



**HAL**  
open science

# Dynamiques temporelles de l'assemblage des communautés de plantes adventices : interactions entre pratiques agricoles et processus écologiques au cours des séquences culturales

Lucie Mahaut

► **To cite this version:**

Lucie Mahaut. Dynamiques temporelles de l'assemblage des communautés de plantes adventices : interactions entre pratiques agricoles et processus écologiques au cours des séquences culturales. Sciences agricoles. Université Bourgogne Franche-Comté, 2018. Français. NNT : 2018UBFCK004 . tel-02305979

**HAL Id: tel-02305979**

**<https://theses.hal.science/tel-02305979>**

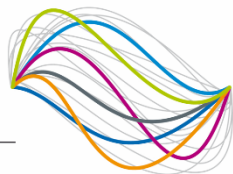
Submitted on 4 Oct 2019

**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.

**UBFC**

UNIVERSITÉ  
BOURGOGNE FRANCHE-COMTÉ



**Agroécologie**  
Dijon  
Unité de Recherche

**anses**  
agence nationale de sécurité sanitaire  
alimentation, environnement, travail



**THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE**

**PREPAREE A L'Université de Dijon, UMR Agroécologie**

Ecole Doctorale Environnements - Santé

Doctorat de Biologie des populations et Ecologie

Par

Madame Lucie Mahaut

Dynamiques temporelles de l'assemblage des communautés de plantes adventices : interactions entre pratiques agricoles et processus écologiques au cours des séquences culturales

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 7 mars 2018.

Composition du Jury :

Monsieur Gillet, François  
Monsieur Alard, Didier  
Monsieur Tabacchi, Eric  
Madame Alignier, Audrey  
Madame, Gaba, Sabrina  
Monsieur, Fried, Guillaume

Professeur, UMR 6249 Chrono-environnement  
Professeur, UMR 1202 BIOGECO  
Directeur de recherche, UMR 5245 Ecolab  
Chargée de recherche, UR 0980 SAD-Paysage  
Directrice de Recherche, UMR 1347 Agroécologie  
Chargé de projet de recherche, ANSES-LSV

Président  
Rapporteur  
Rapporteur  
Examinatrice  
Directeur de thèse  
Codirecteur de thèse



## **Dynamiques temporelles de l'assemblage des communautés de plantes adventices : interactions entre pratiques agricoles et processus écologiques au cours des séquences culturales**

**Mots clés :** méta-communauté, dispersion temporelle, habitat éphémère, variations temporelles

### **Résumé :**

Comprendre comment les pratiques agricoles affectent l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles de grandes cultures annuelles est un enjeu majeur en agro-écologie. Les plantes adventices sont supposées partager certaines caractéristiques écologiques qui leur permettent de se maintenir dans les parcelles cultivées malgré les contraintes environnementales exercées par les pratiques agricoles. De plus, l'assemblage des communautés adventices est supposé dépendre d'interactions entre des processus écologiques opérant pendant une année de culture (par exemple : filtre abiotique) et à l'échelle de la succession des années de cultures (par exemple : dispersion temporelle). Les travaux présentés dans cette thèse ont pour but de tester ces deux hypothèses.

Premièrement, nous avons comparé les pools d'espèces adventices aux plantes non adventices retrouvés dans les milieux ouverts et non cultivés sur la base de traits fonctionnels pour identifier les caractéristiques écologiques propres aux adventices. Les résultats montrent que les plantes adventices représentent un sous-échantillon des plantes retrouvées plus largement dans les milieux ouverts principalement filtré par les perturbations type travail du sol. Deuxièmement, j'ai proposé des dynamiques de type méta-communautés temporelles pour prédire les patrons de diversité attendus en fonction de l'influence de la dispersion temporelle et des variations temporelles des conditions environnementales sur l'assemblage des communautés. J'ai ensuite testé ces prédictions et quantifié la contribution relative des processus écologiques contemporains et passés sur l'assemblage d'une communauté. Pour ce faire, j'ai utilisé le jeu de données Biovigilance flore qui est un suivi sur une décennie des communautés de plantes adventices observées dans 1400 parcelles cultivées. Mes résultats montrent que l'assemblage d'une communauté de plantes adventices dépend d'interactions entre la dispersion temporelle et les conditions environnementales contemporaines de ladite communauté. De plus, mes travaux suggèrent que les risques d'extinctions des espèces adventices augmentent pour des niveaux de variations temporelles des conditions environnementales forts. Analyser directement la composition des banques de graines adventices me permettrait de valider cette hypothèse. Finalement, mes résultats confirment que l'assemblage des communautés adventices est largement imprévisible. Je propose donc un scénario basé sur la théorie des dynamiques de patches et du *priority effect* pour expliquer ce phénomène.

En conclusion, les travaux présentés dans ce manuscrit nous permettent de mieux comprendre comment les pratiques agricoles interagissent avec des processus écologiques à différentes échelles spatiales et temporelles pour façonner les communautés de plantes adventices.

## **Temporal dynamics of weed community assembly: interactions between farming practices and ecological processes across crop sequences**

**Key words:** meta-community, temporal dispersal, ephemeral habitat, temporal variations

### **Abstract:**

Understanding how farming practices affect weed community assembly in arable fields is a core challenge of agro-ecology. Weeds are supposed to share particular ecological characteristics that allow them to colonize arable fields despite environmental constraints exerted by farming practices. In addition, interactions between ecological processes operating during a cropping season (*eg*: abiotic filtering) and at the scale of crop succession (*eg*: temporal dispersal) are supposed to drive weed community assembly in arable fields. These two hypotheses have been tested in my PhD work.

First, we compared a pool of weed species to a pool of non-weed herbaceous plants based on several functional traits to identify which functional traits and which strategies best characterized weeds. Our results brought evidence that weeds are a subset of non-weed herbaceous plants principally filtered out in arable fields by disturbances such as tillage. Second, I proposed different expected diversity patterns according to the influence of temporal dispersal and temporal variation of environmental conditions within temporal meta-community dynamics. Then I tested these predictions and quantified the respective contribution of contemporary and past ecological processes on weed community assembly. To do so, I used long term weed monitoring Biovigilance Flore dataset. Results showed that weed community assembly relies on complex interactions between temporal dispersal and contemporary environmental conditions. In addition, weed extinction risk seemed to increase for strong temporal variation of environmental conditions. However weed seed bank analyses are needed to confirm this hypothesis. Finally, my results confirmed that weed community assembly is largely unpredictable. I propose that patch dynamics and priority effects may explain this phenomenon.

To conclude, the work presented here sheds new lights on how farming practices interact with ecological processes across temporal and spatial scales to drive weed community assembly in arable fields.

## Avant propos

Les différents travaux présentés dans ce manuscrit de thèse ont été conduites au sein de l'UMR 1347 Agro-écologie et du Laboratoire ANSES Santé des Végétaux. La thèse a été réalisée dans le cadre d'un contrat doctoral avec l'Université de Bourgogne Franche Comté et les différentes études ont été financées par :

- Le ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche au travers de l'attribution d'une bourse doctorale
- Le ministère de l'agriculture qui a financé le projet Biovigilance Flore
- L'ANR Agrobiosphère AGROBIOSE (ANR-13-AGRO-0001), coordination Vincent Bretagnolle
- La fondation pour la recherche et la biodiversité au travers du projet CESAB Discoweed (2015 – 2019)

Le manuscrit se présente sous la forme d'un ensemble d'articles publiés ou en cours de rédaction. La première partie correspond à l'introduction générale. Dans la deuxième partie, j'introduis la notion de stratégies écologiques et je présente un article rédigé dans le cadre du consortium FRB CESAB Discoweed. Dans la troisième partie, j'introduis les notions de dispersion temporelle et de variation temporelle des conditions environnementales au travers d'un chapitre rédigé en français qui fera l'objet d'une publication scientifique ultérieurement. Dans les chapitres 4 et 5, je présente les analyses que j'ai réalisées pendant ma thèse pour tester le rôle de la dispersion temporelle et des variations temporelles des conditions environnementales sur l'assemblage des communautés adventices. La sixième partie correspond finalement à la discussion générale.

Les mots soulignés sont référencés dans un glossaire qui clôt ce manuscrit.

## Remerciements

Je remercie Didier Alard, Audrey Alignier, François Gillet et Eric Tabacchi pour avoir bien accepté de faire partie des membres de mon jury de thèse.

Merci également à Vincent Bretagnolle, Jacques Caneill, Joël Chadoeuf, Hervé Cardot et Sandrine Pavoine d'avoir participé à mes comités de pilotage de thèse et d'avoir suivi mon travail pendant ces trois années. Vincent Bretagnolle m'a également permis de venir travailler à plusieurs reprises au CEBC et je l'en remercie chaleureusement.

Un immense merci à Guillaume Fried et Sabrina Gaba pour leurs encadrements très complémentaires et pour la patience dont ils ont su faire preuve tout au long de ma thèse. Ces trois années de travail avec vous deux ont été riches d'enseignements et de rencontres qui, il faut bien le dire, ont bouleversé ma vie ! Guillaume, je n'oublie pas que sans toi je ne me serai jamais lancée dans cette aventure. Moi qui ne voulais pas faire de thèse, voilà que je veux maintenant continuer dans la recherche. Sabrina, en m'intégrant dans le projet FRB DiscoWeed tu m'as permis de rencontrer des chercheurs comme Cyrille Violle, François Munoz, Laura Armengot, Christine Plumejaud, Jonathan Storkey, Edith Gabriel ou Florent Bonneu, autant de personnes dont le contact m'a profondément marqué.

Mes remerciements à Philippe Raynaud et à toute l'équipe du laboratoire LSV de l'ANSES pour l'accueil chaleureux lors de mes séjours à Montpellier.

Merci également aux doctorants et post-doctorants de Chizé, Rui Catarino, Camille Coux, Paul Desrouleux et Thomas Perrot avec qui j'ai adoré travaillé, que ce soit pour l'organisation du colloque Easy que lors de nombreuses réunions.

Merci à Bérenger Bourgeois, avec qui je passe mes journées depuis deux ans maintenant. Heureusement que tu étais là pour discuter et répondre aux nombreuses questions que j'ai pu te poser !

Merci aussi à Fabrice Dessaint pour son aide et nos échanges sur les méthodes statistiques ; merci à Pierre-Olivier Cheptou pour les échanges d'idées.

Merci à Floriane Colas, Olivia Pointurier, Violaine Detyeux, Alice Charalabidis, Guillaume Adeux, Mathieu Siol, Stéphane Cordeau, Benoît Ricci et Nicolas Munier-Jolain pour nos nombreux débats, aux pauses café et à la cantine de l'INRA de Dijon. D'ailleurs, à y être je salue l'équipe de la cantine pour leur bonne humeur quotidienne et de m'avoir nourri tous les midis ! Mes remerciements à Martin Lechenet et Morgane Dubuc dont l'aide et l'amitié m'ont été (et me sont) très précieuses. Merci aussi à Dominique Guillemot pour son aide logistique précieuse et sa bonne humeur.

Je profite de ces remerciements pour exprimer aussi toute ma gratitude à ma famille, parents et amis. Leur infaillible soutien est une immense source de courage pour moi.

Et finalement, un très grand merci à François, sans qui – peut-être - je n'en serais pas là.

*Dans la vie rien n'est à craindre, tout est à comprendre.*

Marie Curie



## Table des matières

Liste des Figures .....	xi
Liste des Tableaux .....	xi
I. Introduction générale.....	1
1.1. Agro-écologie et flore adventice : définitions et enjeux .....	2
1.1.1. Les processus écologiques à l'origine de l'assemblage des communautés .....	3
1.1.2. Les plantes adventices des cultures .....	4
1.1.2.1. Origines.....	4
1.1.2.2. La présence des espèces cultivées dans les parcelles agricoles, un enjeu agro-écologique majeur	6
1.2. Les parcelles de grandes cultures annuelles : des habitats très spécifiques .....	7
1.2.1. Des habitats productifs et compétitifs .....	7
1.2.1.1. Abondance de ressources souterraines .....	7
1.2.1.2. Accès à la lumière et à l'espace restreint.....	8
1.2.2. Perturbations dans les parcelles de grandes cultures.....	8
1.2.2.1. Des types de perturbations variés.....	8
1.2.2.2. Des calendriers de perturbations variés .....	10
1.2.3. Successions de cultures annuelles .....	11
1.2.3.1. Des conditions environnementales fluctuantes.....	11
1.2.3.2. Des régimes de perturbations plus ou moins prévisibles .....	12
1.3. Objectifs et questions de recherche .....	14
II. Quelles stratégies écologiques pour les plantes adventices ? .....	16
2.1. Introduction.....	17
2.1.1. Le modèle CSR .....	17
2.1.2. Le modèle LHS .....	18
2.1.3. Application aux plantes adventices des cultures .....	19
2.2. What makes a weed a weed?.....	20
Préambule .....	20
Résumé de l'article.....	20
Abstract .....	22
2.2.1. Introduction.....	23
2.2.2. Material and methods.....	25
2.2.2.1. Delineation of weed and non-weed species pools .....	25

2.2.2.2.	Functional trait data .....	26
2.2.2.3.	Statistical analyses.....	27
2.2.3.	Results .....	29
2.2.3.1.	Differences in functional traits between weeds and non-weeds .....	29
2.2.3.2.	Differences in functional spaces between weeds and non-weeds .....	29
2.2.3.3.	Variation in weed functional traits with increasing fidelity to arable fields .....	31
2.2.3.4.	Variations in weed functional spaces with increasing fidelity to arable fields .....	32
2.2.4.	Discussion .....	33
2.2.5.	References.....	36
2.2.6.	Supplementary materials .....	43
III.	Le rôle de la dispersion temporelle et de la variation temporelle des conditions environnementales dans l'assemblage des communautés.....	47
3.1.	Introduction.....	48
3.1.1.	Dispersion spatiale .....	48
3.1.2.	Dispersion temporelle .....	48
3.2.	Quelles théories mobiliser ?.....	51
3.2.1.	La théorie des méta-communautés .....	52
3.2.2.	Les modèles de viabilité des populations.....	54
3.2.3.	Le "storage effect" temporel.....	55
3.2.4.	Les limites de ces théories.....	55
3.3.	Le concept de méta-communauté temporelle .....	56
3.3.1.	Quels systèmes s'apparentent à une méta-communauté temporelle ?.....	57
3.3.2.	Dispersion temporelle entre patches d'habitats éphémères.....	59
3.3.2.1.	Composition et structure du réservoir de propagules .....	59
3.3.2.2.	Emergence des propagules .....	60
3.3.3.	Quels patrons de diversités attendus dans une méta-communauté temporelle ? .....	61
3.3.3.1.	Différentiation de niche temporelle et dispersion temporelle .....	61
3.3.3.2.	Risque d'extinction et dispersion temporelle .....	62
3.3.3.3.	Variation de l'importance de la différenciation temporelle et du risque d'extinction ...	63
3.3.4.	Conclusion .....	64
IV.	Quelle est la contribution des processus écologiques passés par rapport aux processus écologiques contemporains sur l'assemblage d'une communauté de plantes adventices ?.....	66
4.1.	Présentation du chapitre.....	67

4.2. Patch dynamics and temporal dispersal partly shape plant community assembly in ephemeral habitat patches.....	69
Summary .....	69
4.2.1. Introduction.....	69
4.2.2. Material and methods.....	72
4.2.2.1. Data set.....	72
4.2.2.2. Data selection.....	73
4.2.2.3. Temporal weed community compositional dissimilarity .....	73
4.2.2.4. Patch availability.....	73
4.2.2.5. Patch suitability .....	75
4.2.2.6. Temporal distance and temporal variation .....	75
4.2.2.7. Analysis.....	76
4.2.3. Results .....	77
4.2.3.1. Major role of crop sowing dates in shaping the weed community soon after patch creation.....	78
4.2.3.2. Changing relative contribution of patch suitability and temporal factors at the middle of cropping season.....	80
4.2.3.3. Herbicide spray strongly reduced the effect of contemporary and temporal factors....	82
4.2.4. Discussion .....	83
4.2.5. References.....	87
4.2.6. Supplementary materials .....	91
V. Comment la variation temporelle des conditions environnementales affecte la diversité des espèces adventices dans les parcelles cultivées ?.....	106
5.1. Présentation du chapitre.....	107
5.2. Disentangling the effect of temporal niche partitioning and extinction risk on weed community assembly.....	110
Summary .....	110
5.2.1. Introduction.....	111
5.2.2. Materials and Methods .....	113
5.2.2.1. Data set.....	113
5.2.2.2. Crop succession diversity gradient.....	114
5.2.2.3. Temporal diversity partitioning.....	115
5.2.2.4. Weed management intensity gradient .....	116
5.2.2.5. Analysis.....	116

5.2.3.	Results .....	118
5.2.4.	Discussion .....	121
5.2.5.	References .....	123
5.2.6.	Supplementary materials .....	129
VI.	Discussion générale.....	132
6.1.	Les plantes adventices, sous-groupe fonctionnel des plantes des milieux ouverts et non cultivés 133	
6.1.1.	Rôle des perturbations liées aux pratiques agricoles.....	133
6.1.2.	La compétition pour l'accès à la lumière.....	134
6.1.3.	Des espèces subordonnées .....	135
6.2.	L'assemblage des communautés adventice dépend de l'interaction entre des processus contemporains et passés.....	135
6.2.1.	Facteurs affectant le rôle de la dispersion temporelle .....	136
6.2.2.	Les variations temporelles des conditions environnementales.....	137
6.2.3.	Une hypothèse généralisable .....	138
6.3.	L'assemblage des communautés adventice est faiblement prévisible .....	139
6.3.1.	Plusieurs hypothèses.....	139
6.3.2.	Dynamiques des patches et <i>priority effect</i> .....	140
6.4.	Les interactions entre pratiques agricoles et processus naturels au cœur de l'assemblage des communautés de plantes adventices.....	142
	Références .....	146
	Glossaire .....	163
	Annexe 1.....	164

## Liste des Figures

Figure 1: Les pratiques agricoles affectent les processus écologiques responsables de l'assemblage des communautés d'espèces dans les parcelles cultivées. ....	2
Figure 2 : L'assemblage des communautés résulte de l'interaction entre différents processus.....	4
Figure 3 : Les différentes routes de diffusion de l'agriculture en Europe.....	5
Figure 4 : La date de semis dicte le calendrier des perturbations .....	11
Figure 5 : Triangle de Grime .....	18
Figure 6 : Distribution of the nine plants traits investigated among the two species pools.....	30
Figure 7: Pairwise plots representing the hypervolumes of weed species and of species of open non-cultivated habitats.....	31
Figure 8 : Variation of the mean value of the functional trait investigated along a gradient of species fidelity for arable fields. ....	32
Figure 9 : Variation in the p-value of the volume of the hypervolume.....	33
Figure 10 : Succession de cultures au sein d'une parcelle cultivée et fonctionnement de la banque de graines adventices.....	51
Figure 11 : Les modèles du cadre théorique des méta-communautés.....	52
Figure 12 : Une méta-communauté temporelle .....	57
Figure 13: Assemblage des communautés dans les habitats éphémères.....	60
Figure 14 : Différents patrons de diversité attendus en fonction du rôle des variations temporelles et de la dispersion temporelle des espèces. ....	63
Figure 15: Schematic representation of a four-year crop sequence in a field.....	72
Figure 16: Relative contribution of contemporary factors, temporal distance and temporal variation to the temporal dissimilarity of the weed community.....	78
Figure 17 : Relationships between temporal weed community dissimilarity and the difference in crop sowing date (patch availability) and temporal distance. ....	81
Figure 18 : Relationship between crop succession diversity and temporal component of weed diversity .....	118
Figure 19 : Classification des espèces adventices du blé en fonction de leur phénologie .....	141
Figure 20 : Des interactions entre processus écologiques et pratiques agricoles à différentes échelles spatiales et temporelles affectent l'assemblage des communautés de plantes adventices .....	142

## Liste des Tableaux

Table 1: Synthetic description of the nine plant traits investigated .....	26
Table 2: Définition des termes liés au concept de méta-communauté temporelle .....	58
Table 3: Mean and standard deviation of the covariates used in the three competing models .....	74
Table 4 : Model outputs for temporal weed community dissimilarity calculated using presence-absence data (Jaccard index).....	79
Table 5 : Model outputs for temporal weed community dissimilarity calculated using abundance data (Bray-Curtis index) .....	80
Table 6 : Crop succession diversity gradients, weed management intensity, years and contemporary crop types .....	115
Table 7 : Models output for weed temporal $\gamma$ -diversity, temporal $\beta$ -diversity and $\alpha$ -diversity in control and sprayed plots .....	120



# I. Introduction générale

## 1.1. Agro-écologie et flore adventice : définitions et enjeux

L'anthropocène marque une nouvelle époque de l'histoire de la Terre où les activités humaines affectent le fonctionnement des écosystèmes, constituant ainsi une nouvelle «force géologique» (Crutzen 2002, Steffen et al. 2011). Une des conséquences du développement des activités humaines depuis la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle est l'actuelle crise de la biodiversité qui est caractérisée, entre autre, par une augmentation très importante des taux d'extinction spécifique (Dirzo et al. 2014, Mc Gill et al. 2015, Gonzalez et al. 2016). Cette crise de la biodiversité menace directement la production de services écosystémiques essentiels au bien-être humain (Tilman et al. 2002) puisque la capacité d'un écosystème à produire ces services dépend à la fois du nombre et de l'identité des espèces présentes dans cet écosystème (Hector et al. 1999, Loreau et al. 2001).

Un des principaux facteurs de la crise de la biodiversité actuelle est l'occupation des terres pour la production agricole (Maxwell et al. 2016). En effet, 40% de la surface des terres émergées sont dédiées à l'agriculture dont plus de 10% aux systèmes de grandes cultures annuelles (Foley et al. 2011). Plusieurs études ont révélé que l'agriculture intensive, basée sur l'utilisation massive d'intrants pétrochimiques, était à l'origine de la crise de la biodiversité dans ces agroécosystèmes (par exemple : Robinson et Sutherland 2002, voir une synthèse dans Stanton et al. 2018). Ainsi malgré les bénéfices que l'intensification de l'agriculture a pu procurer au sortir de la seconde guerre mondiale, il est aujourd'hui reconnu que l'agriculture intensive est économiquement et écologiquement non durable (Tittone 2014).

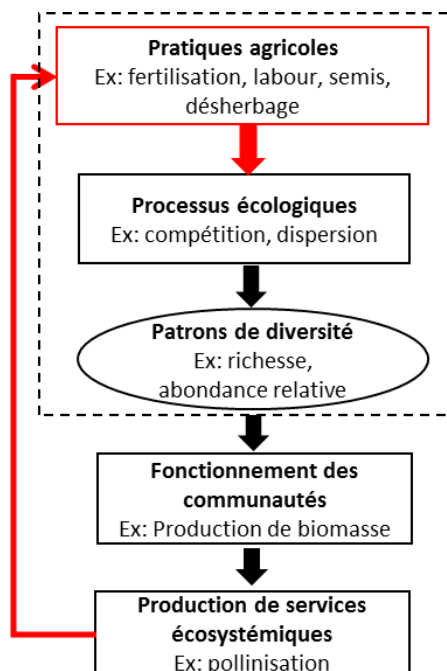


Figure 1: Les pratiques agricoles sont supposées affecter les processus écologiques responsables de l'assemblage des communautés d'espèces dans les parcelles cultivées. Comprendre ces relations est susceptible de nous permettre de prédire l'effet des activités humaines sur le fonctionnement de ces communautés et de maintenir les services écosystémiques rendus par ces dernières. Mes travaux de thèse s'inscrivent dans l'encadré en pointillé.



Une des alternatives à l'agriculture intensive est l'agro-écologie qui propose de développer de nouvelles méthodes de production agricoles basées sur le fonctionnement écologique des agroécosystèmes (Altieri 2000, Gliessman et Tittone 2015). Or le fonctionnement écologique des agroécosystèmes dépend de processus écologiques qui gouvernent l'assemblage des communautés d'espèces non cultivées dans les parcelles cultivées. Comprendre comment les pratiques agricoles affectent ces processus écologiques est donc une étape primordiale pour développer de nouvelles méthodes de productions agro-écologiques (Figure 1).

### 1.1.1. Les processus écologiques à l'origine de l'assemblage des communautés

En écologie, l'ensemble des populations sympatriques (i.e. qui coexistent dans une localité et dans un laps de temps donnés) et de même niveau trophique forme une communauté (Hubbell 2001). Les écologues reconnaissent depuis plusieurs années que l'assemblage de plusieurs espèces en communauté repose sur des interactions complexes entre des processus évolutifs (spéciation, extinction, migration), des processus régionaux (dispersion) et des processus locaux (conditions abiotiques x interactions biotiques) (Ricklefs 1987, Leibold 2004, Gotzenberger et al. 2012). Les processus de spéciation et d'extinction affectent la diversité de l'ensemble des espèces observées à sur Terre soit le pool d'espèce global (Figure 2). De ce pool global, la migration des espèces définit des pools d'espèces continentaux. De ces pools, l'ensemble des espèces capables d'atteindre n'importe quelle localité d'une région (« mesoscale », Holt 1993 ou paysage, Biswas et Wagner 2012) via les processus de dispersion constitue un pool régional d'espèces (Figure 2). Parmi les espèces du pool régional, les conditions abiotiques locales sélectionnent les espèces capables de s'établir dans une localité (pool local d'espèces, Figure 2). Les pools d'espèces locaux sont donc définis en fonction de la niche écologique fondamentale des espèces qui représente la gamme des conditions abiotiques au sein de laquelle un individu peut survivre et se reproduire (Hutchinson 1957). Finalement, les interactions biotiques telles que la compétition modulent les patrons de diversité locaux pour définir la structure d'une communauté (Figure 2). Dans les agroécosystèmes, l'ensemble de ces processus peut être affecté par les pratiques agricoles.

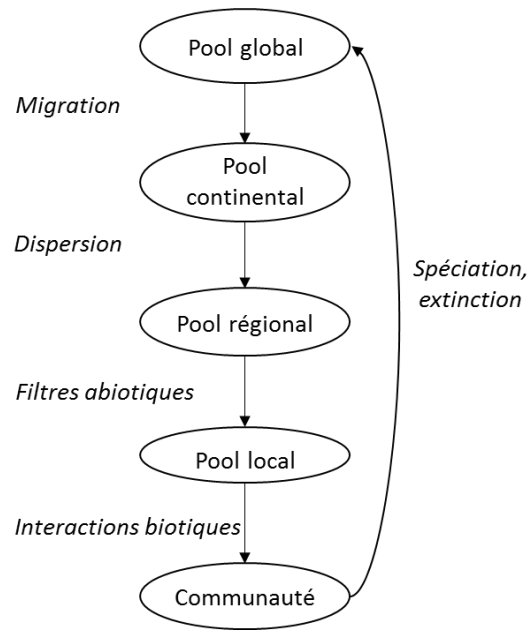


Figure 2 : L'assemblage des communautés résulte de l'interaction entre différents processus (en italique).

### 1.1.2. Les plantes adventices des cultures

Les plantes adventices des cultures sont les espèces végétales retrouvées dans les parcelles cultivées sans y avoir été semées (Godinho et al. 1984) bien que dans certains cas, les repousses d'espèces semées antérieurement puissent aussi être considérées comme des plantes adventices.

#### 1.1.2.1. Origines

La présence des plantes adventices dans les parcelles cultivées est intimement liée au développement de l'agriculture. En effet, l'adoption de pratiques agricoles il y a environ -12 000 ans comme le travail du sol et la fertilisation, va permettre à des plantes sauvages pré-adaptées (apophytes) de s'installer dans les milieux perturbés et riches que constituent les parcelles cultivées. Les fortes pressions de sélection imposées à ces plantes dans ce nouvel habitat (exemples : tri des semences, désherbage) ont pu conduire à la formation de néo-taxons qui n'existent pas dans les milieux naturels (Jauzein 2001). De plus, l'extension du milieu cultural puis la diffusion des semences, souvent mal triées, permet aux espèces messicoles (qui poussent avec la moisson) d'émigrer en dehors de leur aire de répartition d'origine et d'élargir considérablement leur aire de répartition (Figure 3). La composition du cortège d'espèces adventices se transforme ainsi au fil des différentes routes empruntées par la diffusion de l'agriculture du Proche-Orient vers l'Europe de l'Ouest (Bouby 2012). Le long de chaque route, les espèces adventices incapables de se maintenir dans les nouvelles zones géographiques disparaissent alors que des espèces locales capables de s'installer dans les parcelles cultivées enrichissent le cortège d'espèces adventices

(Coward et al. 2008). Ces nouvelles espèces adventices semblent principalement venir de milieux ouverts non cultivés comme des prairies nitrophiles ou calcaires puisque beaucoup d'espèces adventices sont encore rencontrées dans ces types d'habitats naturels (Munoz et al. soumis). Bien plus tard, des échanges de semences avec le continent Américain ont également contribué à enrichir le pool d'espèces adventices européen (exemple : introduction d'*Ambrosia artemisiifolia*, Chauvel et al. 2006). Finalement en plus de processus d'introduction d'espèces, des études carpologiques nous révèlent que certaines espèces aujourd'hui considérées comme adventices étaient autrefois cultivées, comme *Chenopodium album* ou encore *Vaccaria hispanica* et *Camelina sativa subsp. sativa* (Jauzein 2001). Certaines plantes adventices comme la folle avoine (*Avena fatua*) seraient même issue des cultures d'avoine par délétion chromosomique (Aujas et Darmency 1984). Le développement de l'agriculture et les flux de populations humaines ont donc progressivement façonné un pool de plantes adventices des cultures extraordinairement riche puisque environ 1380 espèces sont actuellement retrouvées en France, soit 23% de la flore française (Munoz et al. en préparation).

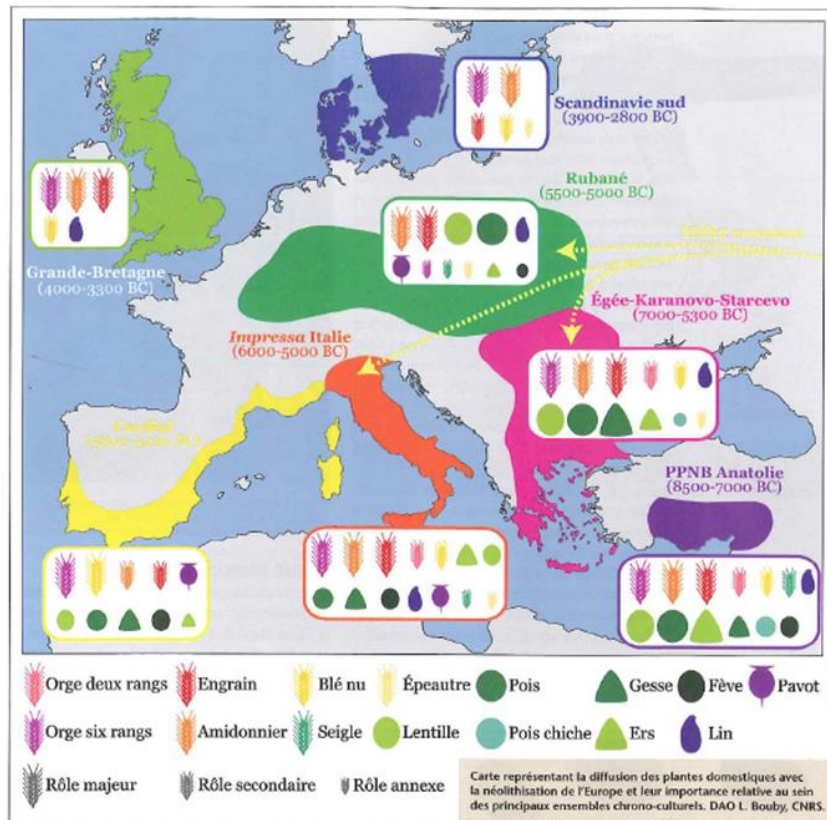


Figure 3 : Les différentes routes de diffusion de l'agriculture en Europe. Issu de Bouby, 2012

#### 1.1.2.2. La présence des espèces cultivées dans les parcelles agricoles, un enjeu agro-écologique majeur

Les plantes adventices représentent un compartiment clé du fonctionnement des agroécosystèmes de grandes cultures annuelles. Dans ces agroécosystèmes, les plantes adventices sont en compétition pour l'accès aux ressources avec les espèces cultivées et peuvent donc induire des pertes de rendements potentiellement importantes (de l'ordre de 8% dans le blé, Oerke et al. 2006). Les plantes adventices des cultures font donc l'objet de mesures de gestion importantes, comme le démontre la quantité d'herbicides utilisés (37% des pesticides utilisés dans le monde, Pretty 2008). L'intensification des pratiques agricoles depuis les années 1950 a ainsi entraîné une diminution drastique de la diversité des espèces adventices, notamment dans les agroécosystèmes de grandes cultures annuelles (Meyer et al. 2013, Richner et al. 2015, Fried et al. 2016). Par exemple, la comparaison des flores adventices de Bourgogne entre les années 1970 et 2000 révèle une diminution d'environ 46% de la diversité taxonomique adventice et 38% de la diversité fonctionnelle (Fried et al. 2016). A l'échelle d'une parcelle agricole, la diversité adventice a diminué de près de 65% en Allemagne au profit d'un faible nombre d'espèces très abondantes (Meyer et al. 2013). L'intensification des pratiques agricoles favorise notamment les espèces ayant des stratégies leur permettant d'échapper aux herbicides, par exemple en germant après les opérations de désherbage (Fried et al. 2012), ou comportant des populations mutantes résistantes aux molécules herbicides (Delye et al. 2013). Cependant dans les agroécosystèmes de grandes cultures annuelles, les plantes adventices sont également à la base des réseaux trophiques (Marshall et al. 2003) puisqu'elles fournissent des graines pour de nombreux insectes et oiseaux granivores et du pollen et/ou du nectar pour des pollinisateurs. De nombreuses études montrent ainsi que la raréfaction des plantes adventices altère la fourniture de services écosystémiques comme la régulation des insectes ravageurs de cultures (DiTommaso et al. 2016) ou encore la pollinisation (Nicholls et Altieri 2013, Bretagnolle et Gaba, 2015), menaçant alors les rendements des cultures dont la fécondation dépend pour partie des pollinisateurs, telles le colza (Woodcock et al. 2016, Perrot et al. soumis) ou le tournesol (Carvalho et al. 2011).

Comprendre comment les pratiques agricoles affectent les processus responsables de l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles cultivées est donc un enjeu majeur pour développer des méthodes de production agro-écologiques (Booth et Swanton 2002).

## 1.2. Les parcelles de grandes cultures annuelles : des habitats très spécifiques

Les parcelles cultivées constituent un habitat relativement unique puisque les niveaux de ressources disponibles pour les plantes adventices dépendent principalement des pratiques agricoles (fertilisation, irrigation) et de l'utilisation de ces ressources par l'espèce cultivée. De plus, les parcelles cultivées représentent des habitats fréquemment perturbés du fait des nombreuses opérations de travail du sol et de désherbage. Finalement la succession des années de cultures au sein d'une parcelle entraînent des dynamiques temporelles importantes dans l'habitat des plantes adventices.

### 1.2.1. Des habitats productifs et compétitifs

La productivité d'un site dépend de la quantité de ressources disponibles pour l'installation, la croissance et la reproduction des individus tandis que la compétition définit la tendance des individus voisins à utiliser les mêmes portions de ressources que soi (pour les végétaux principalement la lumière, l'espace, l'eau, et les minéraux du sol ; Grime 1977, Grime et Pierce 2012).

#### 1.2.1.1. Abondance de ressources souterraines

Dans les parcelles cultivées, la quantité d'azote, de phosphore et de potassium - principaux éléments minéraux nécessaire à la croissance des végétaux - disponible pour les plantes adventices dépend largement de la fertilisation et de l'utilisation de ces ressources par les plantes cultivées. En agriculture conventionnelle, ces éléments sont principalement apportés sous la forme d'engrais chimiques tandis qu'en agriculture biologique, la fertilisation est assurée par des apports de matière organique (exemple fumiers). L'aptitude d'une espèce à augmenter sa croissance quand la quantité d'azote disponible augmente correspond à son degré de tolérance à l'azote ou degré de nitrophilie (Moreau et al. 2013). De nombreuses études montrent que l'apport d'azote diminue la richesse des adventices dans les parcelles cultivées, les espèces oligotrophes étant de plus en plus exclues des parcelles cultivées (par exemple : Smart et al. 2003, Fried et al. 2009, Storkey et al. 2010, Wagner et al. 2017). En revanche l'apport d'azote favorise les espèces nitrophiles connues pour allouer plus d'énergie à la croissance de leurs parties aériennes que souterraines (Moreau et al. 2014). De la même façon, la fertilisation favorise le tallage des espèces cultivées (Aspinall 1961) et ce d'autant plus que la sélection variétale a produit des cultivars adaptés à des doses d'azotes élevées. L'abondance de ressources souterraines dans les parcelles cultivées est donc supposée augmenter la compétition pour l'accès aux ressources aériennes, comme observé dans les milieux prairiaux (Spasojevic et al. 2012). Finalement, le niveau de ressources disponibles pour les

plantes adventices peut aussi varier en fonction des conditions climatiques (i.e. précipitation et température, Ding et al. 2016) et du type de sol, la quantité de matière organique variant d'un type de sol à l'autre (Lashermes et al. 2010).

#### 1.2.1.2. Accès à la lumière et à l'espace restreint

Dans les parcelles de grandes cultures annuelles, l'espace et la disponibilité de la lumière sont supposés être les principaux facteurs limitant le développement des plantes adventices (Weiner 1990, Weiner et al. 2010). Ces ressources sont en effet majoritairement captées par les espèces cultivées qui sont très densément semées (de 180 à 400 individus/m<sup>2</sup> pour le blé d'hiver). Les espèces cultivées exercent donc des contraintes compétitives fortes sur les plantes adventices pour ces ressources. En effet la simple présence de l'espèce cultivée (ici des céréales d'hiver) apparaît être le principal facteur agronomique qui limite la biomasse, l'abondance et la diversité des communautés adventices (Gaba et al. en révision). Comme la lumière est une ressource unidirectionnelle, l'espèce cultivée y accède d'autant plus qu'elle est semée tôt et se développe rapidement, ombrageant ainsi les jeunes pousses de plantes adventices (compétition asymétrique, Weiner 1990, Weiner et al. 2010). L'irrigation (Liebman et Gallandt 1997) et la fertilisation (Wagner et al. 2017, Gaba et al. en révision) contribue en plus à limiter l'accès à la lumière et à l'espace en favorisant le développement de la culture et des espèces adventices les plus nitrophiles. Finalement, le niveau de disponibilité des ressources aériennes pour les adventices peut varier en fonction de la hauteur et de l'étalement latéral des espèces cultivées, ainsi que de l'écartement moyen des rangs et de la densité de semis (Gunton et al. 2011, Fried et al. 2015).

### 1.2.2. Perturbations dans les parcelles de grandes cultures

#### 1.2.2.1. Des types de perturbations variés

Dans les parcelles cultivées, les plantes adventices font faces à deux principaux types de perturbations (voir encadré 1) : les perturbations mécaniques liées aux opérations de travail du sol et les perturbations chimiques liées à l'utilisation des herbicides.

*Perturbations mécaniques.* On distingue les opérations de travail du sol qui initient (préparation du semis) et qui terminent (enfouissement des résidus après récolte) une année culturale, des opérations de désherbage mécanique qui peuvent avoir lieu pendant une année de culture. En mode de travail du sol conventionnel, l'initiation et la fin d'une année culturale sont associées à des opérations de labour (i.e. retournement des mottes de terre) qui détruisent l'ensemble des espèces végétales (adventices et cultivées) précédemment installées (Gaba et al. 2014). Ces labours favorisent notamment les espèces

adventices ayant un cycle de vie annuel, qui forment des banques de graines dormantes (Zanin et al. 1997). A contrario l'absence de labour tel que pratiqué en agriculture de conservation favorise les espèces bisannuelles ou pérennes. Le désherbage mécanique est assuré par des outils de travail du sol superficiels (i.e. dents, absence de retournement des mottes de terre) et affecte plus particulièrement les plantes adventices annuelles (Froud-Williams et al. 1983, Armengot et al. 2016), les plantes disposant d'organes de régénérations types rhizomes pouvant a contrario bénéficier de ces perturbations superficielles (Zanin et al. 1997). Les conditions climatiques après une opération de désherbage mécanique affecte aussi son efficacité (Jursik et al. 2013). Finalement, les caractéristiques du sol comme sa texture, sa structure et son

## Encadré 1

### Qu'est-ce qu'une perturbation ?

La plupart des écosystèmes terrestres sont soumis à des perturbations. Cependant de nombreuses définitions ont été proposées dans la littérature (White et Jentsch, 2001). Les définitions « relatives » stipulent que tout évènement qui modifie le fonctionnement *normal* d'un écosystème (Odum 1979) ou l'*équilibre* d'une communauté (White 1979) constitue une perturbation. Ces définitions posent problèmes puisqu'il est très difficile de définir ce qu'est le fonctionnement *normal* d'un écosystème ou l'*équilibre* d'une communauté dans des environnements sans cesse changeants (White et Jentsch 2001). A l'inverse, les définitions "absolues" sont basées sur des changements physiques abruptes mesurables tel que la biomasse (Grime 1977) ou la disponibilité des ressources (Sousa 1984, Tilman 1982), que ces changements soient attendus ou non. Puisque la destruction de biomasse s'accompagne de l'augmentation des ressources disponibles localement (donc d'une diminution de la compétition), Sommer (1993) définit plus largement une perturbation comme tout évènement qui cause une fluctuation dans la disponibilité des ressources. Selon ces définitions « absolues », les perturbations sont caractérisées par leur type (feu, labour), le moment où elles arrivent - ou calendrier, leur intensité (pourcentage de biomasse détruite), leur étendue (surface affectée), leur durée et la période de retour depuis la dernière perturbation (Pickett et White 1985, White et Jentsch 2001). Dans cette thèse, j'utiliserai le terme de perturbations au sens de « destruction de biomasse ».

### Les régimes de perturbations

La succession des perturbations au sein d'une localité définit un régime de perturbation (Pickett et White 1985). Les régimes de perturbations sont décrits à partir des paramètres moyens qui caractérisent chacune des perturbations (i.e. calendrier moyen, intensité moyenne, étendue moyenne, durée moyenne, et fréquence de retour moyenne). De plus, les régimes de perturbations diffèrent en fonction de la prévisibilité (i.e. auto-corrélation) des perturbations (Sousa 1984, Pickett et White 1985, Garrison et al. 2012). Généralement, les perturbations peu fréquentes sont considérées comme faiblement prévisibles tandis que les perturbations fréquentes sont supposées largement prévisibles (Moloney et Levin 1996, White et Jentsch 2001).

humidité modulent l'ampleur des effets du travail du sol sur les communautés adventices (Roger-Estrade et al. 2004).

*Perturbations chimiques.* Dans beaucoup de systèmes agricoles, les espèces adventices sont régulièrement détruites par l'application d'herbicides. Le spectre d'action des molécules herbicides utilisées détermine les espèces adventices ciblées. Certaines molécules herbicides ont un spectre d'action étroit, touchant un nombre limité d'espèces adventices comme les inhibiteurs d'ACCase qui contrôlent principalement les espèces monocotylédones. A l'inverse, les inhibiteurs d'ALS sont des molécules à spectre d'action large et des matières actives comme le glyphosate sont efficaces sur l'ensemble des espèces adventices. La sensibilité des espèces adventices aux molécules herbicides utilisées affectent notamment l'abondance de ces espèces pendant une année de culture (Fried et al. 2015). De plus, le taux de survie des espèces adventices après application d'herbicide est plus fort pour les espèces les plus fréquentes dans les parcelles (Gaba et al. 2016). En plus du spectre d'action, l'intensité des perturbations chimiques peut varier en fonction de la dose d'herbicide utilisée par les agriculteurs. L'indice de fréquence des traitements herbicides (IFT) est une mesure classiquement utilisée pour mesurer l'intensité de ces perturbations chimiques. Cet indice correspond à la somme des ratios de la dose appliquée sur la dose homologuée pour chaque herbicide utilisé pendant une année de culture. L'intensité du désherbage chimique affecte notamment l'abondance relative des espèces spécialistes à une culture (ici le colza, Fried et al. 2015). Les perturbations chimiques contraignent donc la diversité et la composition des communautés adventices (Hyvönen et Salonen 2002). Finalement, les conditions climatiques (Jursik et al. 2013) et les types de sol peuvent affecter l'effet du désherbage chimique sur les communautés adventices, les sols riches en matière organique adsorbant par exemple mieux les molécules herbicides solubles (Osgerby 1973).

#### 1.2.2.2. Des calendriers de perturbations variés

Pendant une année de culture, le calendrier des perturbations est intimement corrélé à la saison de semis de l'espèce cultivée (Figure 4). On distingue notamment les cultures annuelles semées à l'automne (par exemple, les céréales d'hiver), à la sortie de l'hiver (par exemple, le pois de printemps) et au printemps (par exemple, le maïs ou le tournesol ; Gaba et al. 2014). Les travaux préparatoires du sol ont lieu quelques semaines à quelques jours avant le semis tandis que la date de la récolte dépend de la longueur du cycle de vie des espèces cultivées, elle-même fonction de la date de semis. Par exemple en France (Gunton et al. 2011), les cultures d'automne sont semées à l'automne et récoltées au début de l'été suivant. Le cycle cultural des cultures de printemps est plus court puisque ces dernières sont semées au printemps et récoltées de la fin de l'été suivant à l'automne. Finalement, les opérations de désherbage sont appliquées



quelques jours avant le semis et/ou quelques semaines après. Le calendrier des perturbations est supposé contraindre fortement l'assemblage des communautés de plantes adventices pendant une année de culture (Crawley 2004, Cordeau et al. 2017), les espèces adventices les plus abondantes dans une communauté étant celles qui germent rapidement après le semis de l'espèce cultivée (Perronne et al. 2015). En fonction des périodes de germinations, on distingue notamment les adventices automnales (par exemple : *Adonis aestivalis*), printanières (par exemple : *Ambrosia artemisifolia*) ou indifférentes (par exemple : *Poa annua*; Jauzein 1986).

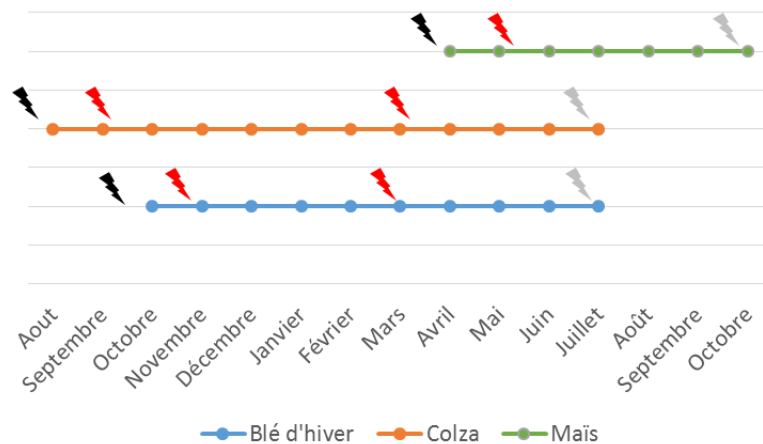


Figure 4 : La date de semis dicte le calendrier des perturbations pendant une année de culture. Ces perturbations sont induites par les travaux du sol préparatoires au semis (éclair noir), à la récolte de l'espèce cultivée (éclair gris) et aux opérations de désherbage pendant l'année de culture (éclair rouge).

### 1.2.3. Successions de cultures annuelles

Dans les parcelles de grandes cultures annuelles, les années de cultures se succèdent les unes aux autres. On distingue les monocultures, où la même espèce est cultivée année après année, des successions de cultures diversifiées. Ces dernières intègrent des cultures annuelles dont les dates de semis et les pratiques agricoles associées varient d'une année à l'autre (Cardina et al. 2002). Des cultures pluriannuelles (par exemple : luzerne, Meiss et al. 2010) peuvent aussi être intégrées dans les successions de cultures mais les successions de cultures mixant cultures annuelles et cultures semi-permanentes sont en nette régression depuis les années 1950 (Robinson et Sutherland 2002). Les rotations de cultures sont un type de succession particulier où un même patron (par exemple colza-blé-orge) est répété dans le temps.

#### 1.2.3.1. Des conditions environnementales fluctuantes

La succession des années de cultures au sein d'une parcelle cultivée provoque des dynamiques temporelles importantes dans l'habitat des plantes adventices. Dans les monocultures, la principale source

de variation des conditions environnementales entre années de cultures provient du climat et potentiellement des changements de pratiques par l'agriculteur. A contrario, dans les successions de cultures diversifiées, la variation des conditions environnementales d'une année à l'autre dépend des fluctuations climatiques, de la diversité des espèces cultivées et des pratiques agricoles associées. En fonction des espèces successivement cultivées et des pratiques agricoles associées, le niveau de ressources disponibles et les types, intensités et calendriers des perturbations varient d'une année à l'autre. En favorisant différentes espèces adventices d'une année de culture à l'autre, les rotations de cultures différentes sont donc supposées favoriser la diversité des espèces adventices dans les parcelles cultivées (Cardina et al. 2002). Ainsi, les banques de graines adventices dans des parcelles soumises à des rotations de cultures diverses sont généralement plus riches que les banques de graines observées dans des parcelles conduites en monocultures (Barberi et Lo Cascio 2000, Ruisi et al. 2015), même si cet effet semble dépendre des cultures mises en rotations (Légère et al. 2005). De plus, comme la banque de graines adventices est supposée être à la base de l'assemblage d'une communauté adventice (i.e. dispersion temporelle ; *détails dans la partie III de cette thèse*), l'augmentation de la diversité de la banque de graines adventice est supposée induire une augmentation de la diversité des communautés adventices (Koocheki et al. 2009). Cependant, la comparaison avec des monocultures a montré que les rotations de culture pouvaient avoir un effet positif (Légère et al. 2005), négatif (Blackshaw et al. 2001) ou nul (Santin-Montanya et al. 2013) sur la diversité des communautés adventices, questionnant aussi bien la caractérisation de la diversité des rotations que le sens (positif, négatif) et la magnitude du lien entre rotation de cultures et diversité des communautés adventices.

#### 1.2.3.2. Des régimes de perturbations plus ou moins prévisibles

Les successions de cultures diversifiées induisent des régimes de perturbations plus ou moins prévisibles (voir encadré 1). Le degré de prévisibilité des perturbations (i.e. variance de la fréquence de retour d'une perturbation, Miller et al. 2011) dépend fortement de la diversité des dates de semis des espèces successivement cultivées et de la diversité des types de perturbations (Garrison et al. 2014). Les monocultures sont donc associées à des régimes de perturbations fortement prévisibles tandis que les rotations de cultures aux dates de semis et aux spectres d'action des molécules herbicides variées à des régimes de perturbations imprévisibles. Notons que ces régimes de perturbations contribuent à faire des parcelles cultivées des habitats originaux puisque dans les écosystèmes naturels, les perturbations sont soit rares et imprévisibles soit fréquentes et prévisibles (Sousa 1984, Pickett et White 1985, encadré 1). Le degré de prévisibilité des régimes de perturbations semble affecter l'abondance des espèces adventices

puisque les banques de graines adventices et les communautés émergées sont généralement plus abondantes dans les monocultures que dans les rotations de cultures (Liebman et Dyck 1993, Cardina et al. 2002). A contrario, les rotations de cultures pourraient favoriser un nombre restreint d'espèces adventices capables de se maintenir dans des habitats aux conditions environnementales imprévisibles (Fried et al. 2012).

Les successions de cultures diversifiées entraînent donc des dynamiques temporelles importantes de l'habitat des plantes adventices. La diversité des conditions environnementales d'une succession peut favoriser la diversité des espèces adventices dans les parcelles cultivées, tandis que les régimes de perturbations peuvent diminuer l'abondance des espèces adventices et/ou sélectionner un nombre restreint d'espèces adaptées aux régimes de perturbations imprévisibles. Ces dynamiques sont susceptibles d'affecter à la fois les banques de graines et, du fait de la dispersion temporelle des espèces adventices, l'assemblage des communautés de plantes adventices pendant une année de culture.

### 1.3. Objectifs et questions de recherche

Les parcelles cultivées constituent des habitats à fois très productifs (ressources souterraines importantes), très compétitifs (accès à la lumière et à l'espace restreint) et régulièrement perturbés (labour, désherbage). Ces caractéristiques sont relativement uniques puisque dans les écosystèmes naturels, les habitats fréquemment perturbés sont généralement productifs et moins compétitifs. Par rapport aux espèces retrouvées dans les milieux naturels, les plantes adventices sont donc supposées avoir développées des stratégies écologiques particulières pour se maintenir dans les parcelles cultivées.

De plus, au sein d'une parcelle, la succession des années culturales entraîne des variations temporelles des conditions environnementales potentiellement importantes (disponibilité des ressources, intensité, type et calendrier de perturbations) et des régimes de perturbations plus ou moins prévisibles (diversité des dates de semis et des types de perturbations). Ces dynamiques temporelles sont supposées exercer des contraintes environnementales variées sur les communautés d'espèces adventices. Différents processus écologiques (dispersion temporelle, différenciation de niche) semblent ainsi interagir au fil des successions de cultures pour dicter la réponse des communautés de plantes adventices aux dynamiques temporelles de leur habitat.

Les travaux de recherche présentés dans ma thèse s'articulent donc autour de trois grands objectifs, à savoir :

#### **1. Identifier les caractéristique(s) écologiques que les espèces adventices ont développées pour se maintenir dans les parcelles cultivées**

Pour répondre à ce premier objectif, je présenterai dans l'introduction de la deuxième partie un état de l'art des stratégies écologiques développées par les plantes pour se maintenir dans différents types d'habitats. Je présenterai ensuite un article co-écrit avec le consortium du projet FRB CESAB DiscoWeed dans lequel nous comparons le pool d'espèces adventices retrouvées en France au pool d'espèces végétales retrouvées dans des milieux herbacées ouverts et non cultivés sur la base de neuf traits fonctionnels. Ce faisant, nous testons quel(s) traits et quelle(s) combinaisons de traits discriminent le mieux les plantes adventices des autres espèces végétales.

#### **2. Caractériser les processus écologiques impliqués dans la réponse des communautés de plantes adventices aux variations temporelles des conditions environnementales**

Pour répondre à ce deuxième objectif, je décrirai dans une troisième partie comment les interactions entre la dispersion temporelle des espèces et les variations temporelles conditions environnementales sont susceptible d'affecter l'assemblage des communautés dans les habitats caractérisés par des dynamiques temporelle fortes. Pour ce faire je présenterai d'abord les différents mécanismes par lesquels les variations temporelles des conditions environnementales peuvent affecter la diversité spécifique, à savoir la différenciation temporelle de niche écologique et les risques d'extinctions aléatoires. Ensuite, j'envisagerai une dynamique de méta-communauté temporelle pour décrire les patrons de diversité attendus en fonction du rôle de la variation temporelle des conditions environnementales et de celui de la dispersion temporelle des espèces sur l'assemblage des communautés. Ce chapitre théorique fera l'objet d'une publication scientifique ultérieurement.

### **3. Quantifier la contribution relative de la dispersion temporelle et de la variation temporelle des conditions environnementales par rapport à celle des processus écologiques contemporains sur l'assemblage des communautés de plantes adventices.**

Pour ce faire, je testerai les prédictions émises dans le cadre d'une dynamique en méta-communautés temporelles dans les chapitres 4 et 5.

- Dans le chapitre 4, je quantifie l'influence relative des processus écologiques contemporains de l'assemblage d'une communauté (i.e. pendant une année de culture), passés (i.e. variations temporelles des conditions environnementales et dispersion temporelles) et de leurs interactions sur l'assemblage des communautés d'espèces adventices. Ce chapitre a d'ores et déjà été publié dans la revue *Oikos*.
- Dans le chapitre 5, j'analyse la réponse des patrons de diversité adventices observés à l'échelle d'une succession de cultures et d'une année de culture aux variations temporelles des conditions environnementales. Suivant les prédictions émises dans le chapitre 3, je suggère la nature des mécanismes par lesquels la variation temporelle des conditions environnementales affecte la diversité adventice. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'un article scientifique en vue d'une soumission à la revue *Journal of Applied Ecology*.

II. Quelles stratégies écologiques pour les plantes adventices des cultures ?

## 2.1. Introduction

Des générations de botanistes depuis la Grèce antique (Théophraste) jusqu'à nos jours (Diaz et al. 2016) ont cherché à classer les plantes non pas en fonction de leur lien de parenté phylogénétique mais en fonction de leurs caractéristiques biologiques et écologiques, plus à même d'expliquer la réponse des espèces à leur environnements (Duckworth 2000). Dans cette optique, les écologues ont développé le concept de « trait fonctionnel » défini comme *une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans faire référence à l'environnement ou à toute sorte d'autre niveau d'organisation* (Violle et al. 2007). Les stratégies écologiques sont alors définies comme une combinaison de traits fonctionnels de réponse qui impactent la valeur phénotypique (fitness) et la survie des individus (Pierce et al. 2017). Depuis quelques années, des efforts considérables ont été réalisés pour mettre à jour des traits fonctionnels qui reflètent le fonctionnement des plantes dans leurs habitats (Westoby 1998, Cornelissen et al. 2003, Garnier et al. 2007). Caractériser les traits fonctionnels permettant aux plantes adventices de se maintenir dans les parcelles cultivées est donc un moyen prometteur pour comprendre comment les pratiques agricoles contraignent l'assemblage des communautés de plantes adventices (Perronne et al. 2015).

### 2.1.1. Le modèle CSR

La théorie des stratégies végétales primaires ou modèle CSR (Grime 1977) constitue un cadre théorique majeur de l'écologie fonctionnelle. Ce modèle stipule que les plantes peuvent être classées en trois groupes définis à partir d'un gradient de perturbations et d'un gradient de disponibilité des ressources (ou stress). Les plantes compétitives (C) survivent dans les environnements productifs et non perturbés. Elles investissent leur énergie dans la croissance végétative continue et l'acquisition rapide d'une taille importante pour maximiser leur capacité à préempter les ressources. Les plantes tolérantes au stress (S) se maintiennent dans les environnements faiblement productif et non perturbés. Elles possèdent des traits fonctionnels qui leur permettent de maximiser l'utilisation des ressources et les mécanismes de réparation cellulaires. Les plantes rudérales (R) s'établissent dans les environnements productifs et perturbés. Ces plantes investissent dans la production d'un grand nombre de propagules qui leur permettent de recoloniser les habitats suite aux événements de perturbations. Puisque les organismes doivent répartir une quantité d'énergie finie aux différentes fonctions vitales que sont la croissance, la reproduction et la survie (Cody 1966), l'augmentation des capacités de compétition, de tolérance au stress ou aux perturbations s'accompagnent automatiquement d'une diminution du niveau

des deux autres capacités (Grime 1977, Figure 5). Ainsi une espèce CS est moins bonne compétitrice qu'une espèce C et moins tolérante au stress qu'une espèce S (Figure 5).

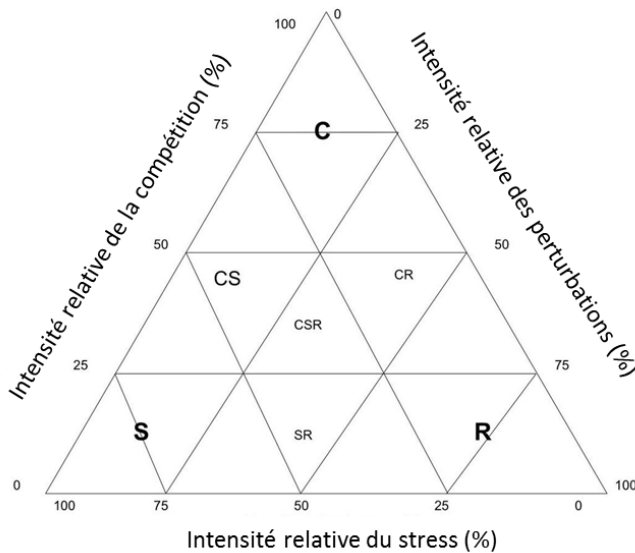


Figure 5 : Triangle de Grime. Les trois stratégies écologique primaires des végétaux (C - Compétitive, S - Stress-tolérante et R – Rudérale). D'après Grime, 1977.

### 2.1.2. Le modèle LHS

Le modèle L-H-S (Westoby 1998) propose trois axes principaux pour discriminer les espèces en fonction de leurs réponses aux conditions environnementales. Le premier axe, principalement défini par des traits foliaires (Leaf, exemple : surface foliaire spécifique) représente les stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources par les plantes. Le deuxième axe, défini notamment par des traits liés à l'architecture des végétaux (Height, exemple : hauteur de la canopée), reflète les capacités compétitrices des espèces. Finalement, le troisième axe, appréhendé par les traits des graines (Seed, exemple : masse des graines) reflète les capacités régénératives ou reproductives des espèces. A la différence des stratégies CSR, ces trois dimensions fonctionnelles sont facilement quantifiables et permettent donc de comparer les réponses des espèces à différents gradients environnementaux (exemple : De Frenne et al. 2010, De Bello et al. 2013, Loranger et al. 2016). Les variations de ces trois dimensions permettent en plus de classer les plantes dans l'une des trois stratégies de Grime (1977). Par exemple, la surface foliaire spécifique (SLA) discrimine les plantes compétitives capables de grandir rapidement (SLA fort) des plantes stress tolérantes plus conservatives (SLA faible). La hauteur de la canopée à maturité reflète la capacité d'une espèce à terminer son cycle de vie pendant le laps de temps moyen entre deux perturbations ; une hauteur petite suggère une stratégie rudérale ou stress tolérante. Finalement le nombre de graines produites, inversement corrélé à la masse des graines, reflète les capacités d'une espèce à disperser dans le temps



ou dans l'espace pour coloniser des habitats fraîchement perturbés (Westoby 1998). Les espèces qui produisent de nombreuses graines de masse faible sont donc associées aux espèces rudérales.

### 2.1.3. Application aux plantes adventices des cultures

Malgré la diversité de leurs origines biogéographiques (1.1.2.1.), les plantes adventices coexistent aujourd'hui au sein des mêmes parcelles cultivées. Ce dernier point suggère que les plantes adventices partagent des caractéristiques écologiques communes qui leur permettent de s'établir dans les parcelles cultivées. Par exemple, beaucoup d'espèces adventices sont des espèces annuelles qui produisent un nombre important de graines et possèdent des taux de croissance rapides, donc des espèces rudérales (Perrins et al. 1992, Kuester et al. 2014). Cependant, toutes les espèces annuelles ne sont pas des espèces adventices (Perrins et al. 1992, Kuester et al. 2014). A contrario, de nombreuses espèces adventices possédant ces traits sont également observées dans les milieux prairiaux non cultivés (Perrins et al. 1992). Etre une espèce rudérale ne suffit donc pas pour classer a priori une espèce végétale dans le groupe des plantes adventices des cultures, i.e. les plantes non-cultivées retrouvées dans les parcelles cultivées (Godinho et al. 1984). En plus du caractère rudéral, les plantes adventices sont supposées avoir développées des stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources particulières puisque l'accès à la lumière et à l'espace pour ces plantes est rapidement restreint (i.e. stress fort) pendant une année de culture du fait de la présence de l'espèce cultivée. Pour les plantes adventices, les agroécosystèmes de grandes cultures constituent donc des habitats caractérisés par des niveaux de perturbations ET de stress pour la lumière forts. Pour survivre dans ces habitats, les plantes adventices ont donc dû développer une ou des stratégie(s) différentes de celles des plantes uniquement rencontrées dans les habitats ouverts non cultivés (i.e. espèces non adventices). Dans le chapitre qui suit, nous cherchons donc à déterminer si les plantes adventices possèdent des caractéristiques fonctionnelles spécifiques qui leur confèrent leur statut d'adventice ou si les plantes adventices ne forment qu'un sous-échantillon des espèces végétales rencontrées dans les milieux prairiaux. De plus, nous cherchons quelles valeurs de trait(s) fonctionnel(s) et quelle(s) combinaison(s) de traits permettent à ces espèces de se maintenir dans les parcelles cultivées.

## 2.2. What makes a weed a weed?

### **What makes a weed a weed? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens**

Bérenger Bourgeois, François Munoz, Guillaume Fried, Sabrina Gaba, **Lucie Mahaut**, Pierre Denelle, Laura Armengot, Jonathan Storkey & Cyrille Violle

*To be submitted in American Journal of Botany*

### Préambule

Cet article est issu d'une réflexion menée par le consortium du projet FRB CESAB Discoweed (2015 – 2019). Un premier travail consistant à établir la liste des espèces adventices recensées en grandes cultures (Munoz et al. en préparation) a soulevé plusieurs questions sur les caractéristiques des espèces adventices. Ce travail a été mené par Bérenger Bourgeois (post-doctorat, FRB CESAB Disco-Weed) qui a réalisé l'ensemble des analyses statistiques et a proposé une première version du manuscrit. J'ai participé aux discussions lors des ateliers de travail au CESAB (Aix-en-Provence) et ai contribué à l'interprétation des résultats ainsi qu'à la rédaction du manuscrit avec l'ensemble des co-auteurs.

### Résumé de l'article

Chaque espèce possède un ensemble de caractéristiques biologiques et écologiques qui lui permettent de s'établir, de se maintenir et de se reproduire dans un habitat. Connaître les stratégies des plantes adventices constitue une étape importante pour mieux comprendre les règles d'assemblages des communautés d'espèces adventices dans les parcelles cultivées d'aujourd'hui. Dans ce projet, nous avons mobilisé le concept de « trait fonctionnel » (Violle et al. 2007) et nous avons cherché à identifier les traits et les valeurs de ces traits qui permettent aux plantes adventices de se maintenir dans les parcelles de grandes cultures annuelles. A l'échelle de la France, nous avons comparé les caractéristiques fonctionnelles du pool d'espèces observées dans les champs cultivés (environ ~1380 espèces adventices, Munoz et al. en préparation) à celles du pool d'espèces végétales uniquement observées dans les milieux ouverts non cultivés, tels que les pelouses sèches, les prairies mésophiles, et les ourlets mésophiles et nitrophiles (~1000 espèces, Violle et al. 2015). Nous avons fait ce choix puisque près de 70% des espèces adventices observées dans les agroécosystèmes de grandes cultures en France et en Grande Bretagne se retrouvent aussi dans ces milieux ouverts non cultivés (Munoz et al. en préparation). Nous avons comparé les deux pools d'espèces sur la base de neuf traits fonctionnels connus pour refléter les stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources, les capacités compétitrices des espèces ou les réponses adaptatives des espèces aux perturbations. Deux analyses ont été menées : une analyse trait par trait et une analyse de l'espace fonctionnel multidimensionnel (analyse hypervolume) occupé par l'ensemble des

espèces de chacun des deux pools. Une analyse a également été conduite afin de déterminer comment varient les caractéristiques fonctionnelles des plantes adventices le long d'un gradient de fidélité aux champs cultivés. Ce gradient de fidélité est calculé pour chaque espèce adventice commune aux parcelles cultivées et aux milieux ouverts non cultivés à partir de la fréquence d'occurrence de cette espèce dans les relevés effectués dans les parcelles cultivées et dans les milieux ouverts non cultivés. Cette analyse nous permet de tester indirectement l'hypothèse que les pratiques agricoles ont sélectionné des stratégies fonctionnelles particulières chez un ensemble d'espèces adventices et ce d'autant plus qu'elles sont strictement inféodées aux parcelles cultivées.

Les résultats de l'analyse trait par trait montrent que les plantes adventices possèdent des valeurs moyennes de SLA, d'indices d'Ellenberg pour la lumière et pour l'azote plus élevées que les espèces non adventices. De plus, 60% des espèces adventices sont des espèces annuelles. Cette proportion atteint les 100% lorsque seules les plantes adventices les plus fidèles aux parcelles cultivées sont considérées, suggérant que les perturbations sont le principal filtre abiotique contraignant l'assemblage des communautés adventices dans les parcelles cultivées. De plus, nos analyses montrent que les espèces les plus fidèles aux parcelles cultivées tolèrent des niveaux de disponibilité de lumière plus faible que les espèces peu fidèles. Ce dernier résultat suggère que les adventices les plus fidèles aux parcelles cultivées sont des espèces tolérantes au stress exercé par la présence de l'espèce cultivée pour l'accès à la lumière. En revanche, les résultats de l'analyse hyper-volume montrent que 98% de l'espace fonctionnel du pool d'espèces adventices est compris dans le pool d'espèces non-adventices. Le volume de l'espace fonctionnel occupé par les plantes adventices est en effet plus petit que celui du pool d'espèces non adventices et ce volume diminue le long du gradient de fidélité des espèces aux parcelles cultivées. En revanche, la divergence entre les centroïdes des espaces fonctionnels des deux pools d'espèces augmente le long du gradient de fidélité. L'ensemble de ces résultats montrent (1) les plantes adventices des cultures forment un sous-groupe fonctionnel du pool d'espèces végétales retrouvées dans les milieux ouverts et non cultivés (2) qu'un nombre restreint de stratégies permettent aux plantes adventices de se maintenir dans les parcelles cultivées et (3) que les espèces adventices les plus fidèles aux parcelles cultivées sont aussi les plus fonctionnellement différentes des espèces retrouvées dans les milieux non cultivés.

Nos analyses suggèrent ainsi que les pratiques agricoles ont façonné un pool d'espèces adventices aux cycles de vies adaptées aux perturbations et capables de supporter une augmentation de la disponibilité en azote et la compétition pour la lumière induite par la présence de l'espèce cultivée (plutôt que de l'éviter par une taille haute).

## Abstract

*Premise of the study:* the question “what makes a weed a weed?” is still unanswered despite long-term efforts in searching for the determinants of weediness. Here, we investigated the specificities of arable weeds, in comparison with plants that co-occur in open non-arable habitats but do not colonize fields, over a large geographical scale using a trait-based approach in order to identify the ecological filters that mold the pool of weed species.

*Methods:* two species pools were delineating from flora and botanical surveys conducted over the entire French territory: plant species occurring in arable fields (weeds) and plant species occurring only in open non-arable habitats (non-weeds). These pools were compared based on nine functional traits both for single traits and for three types of functional space (LHS, reproductive and resource requirement hypervolumes). The categorical analysis between weeds and non-weeds was supported by regression models quantifying variance in traits along a continuum of ‘weediness’ within the weed species pool defined as the degree of specialization to conventionally managed arable fields.

*Key results:* compared to non-weeds, weeds had higher Specific Leaf Area, earlier flowering onset, longer flowering duration, and higher affinity for nutrient-rich soils, sunnier environments and drier conditions. Weeds were also mostly therophytes, and non-weeds hemicryptophytes. When the pool of weeds was gradually restricted to species with the highest affinity for arable fields, the breadth of their functional spaces progressively decreased together with their overlap with non-weeds, in particular for the resource requirement hypervolume indicating the direction of selection pressure under intensive agricultural systems.

*Conclusion:* this study demonstrated from a large scale perspective that arable fields are characterized by strong ecological filters that select for particular ecological strategies that determine the tolerance of weeds to agricultural management, especially frequent disturbance and high inputs of fertilisers. Beyond the optimum traits selected in arable fields under current crop management regimes, the large functional space occupied by arable weed species suggest that there is a large reservoir of species that could rapidly respond to any changes in management practices.

### 2.2.1. Introduction

Trait-based plant ecology has recently emerged as a promising discipline to understand species adaptation to local conditions and communities' response to environmental variation (Grime, 1974; Westoby and Wright, 2006; Garnier et al., 2016). Functional traits are morphological, physiological, phenological and behavioral traits determining species survival and reproduction in a given environment (Violle et al., 2007). Basic ecological strategies (*sensu* Grime, 1979) underlie species adaptation to specific environmental conditions and define delimited hyper-volumes along multiple functional dimensions (Blonder et al., 2014, 2017). The context of arable fields represents specific environmental constraints selecting specific environmental strategies. Our aim is to characterize how these constraints determine the limits of the hypervolume of weeds, based on functional traits related to resource acquisition, competitive ability, resistance to disturbance and phenology.

Weeds are generally defined as *plants that spontaneously grow on a land modified by humans* (Godinho, 1984; Radosevich et al., 2007), while *arable weeds* refer more specifically to non-cultivated plants occurring in agricultural fields cultivated with annual crops. Despite previous efforts to define *weediness* in terms of ecological strategies (Baker, 1965; Sutherland, 2004; van Kleunen et al., 2010; Kuester et al., 2014), there is no definite answer to the question “what makes a weed a weed”. Defining and delineating a pool of weeds is challenging because weeds represent a melting-pot of species with different biogeographic backgrounds and ecological properties (Baker, 1974; Munoz et al., *in prep*). In Europe, some arable weeds are native from open natural habitats such as riparian zones or dry grasslands, which remain potential sources of weed species in current landscapes (Jauzein, 1995, 2001). Other species, conversely, do not exist naturally in European natural habitats and have been accidentally introduced with crop seeds (Coward et al., 2008). Some of these introduced weeds, so called archaeophytes, have a long history of presence in crops since the beginning of agriculture (~ 10,000 BP) and their absence in natural habitats today, even in areas of cereal domestication, suggest that agricultural-derived selection pressure has resulted in the evolution of highly adapted ecotypes that mimic the crop life-cycle and morphological characteristics (Neve et al., 2009). Arable weeds thus include species frequently observed in both arable fields and open non-arable habitats (e.g., *Galium aparine*, *Lapsana communis*) and species confined to arable fields, so called *messicole* species (i.e., weeds specialized to winter cereal fields like *Agrostemma githago*, *Bupleurum rotundifolium*; Fried et al., 2010). Arable fields, therefore, represent both an extended ecological niche for generalist or pre-adapted species present in natural habitats and as a specific ecological niche for a specialist arable flora selected by particular agronomic constraints (Vigueira et al.,

2013). Our objective is to decipher the contribution of such distinct strategies to the structure of the functional hyper-volume of weeds.

Previous studies attempted to characterize weediness by analyzing qualitative lists of weeds and non-weeds using the broadest definition of weeds (i.e., not only *arable* weeds and including ‘invasive species’: Sutherland et al 2004; Kuester et al., 2014), leading to broad conclusions lacking specificity. In addition, trait-based analyses have been limited by a lack of data on all but the commonly recorded botanical traits such as life form. However, growing efforts to compile intensive databases on traits and vegetation worldwide (e.g., Violle et al., 2014, 2015; Chytrý et al., 2016) now allow more comprehensive and quantitative assessment of the eco-physiological attributes of weeds at a large spatial scale. Our objective is thus to perform a broad comparison of ecological attributes of arable weeds with the attributes of plants restricted to open non-arable habitats. We further compare the structure of the functional hypervolume at different levels of specificity of weeds to arable fields. Different outcomes are possible: (i) weeds do not differ from non-weeds, so that all species, regardless of their characteristics, can become weeds based on their ecological attributes, provided they can disperse into a crop field, (ii) weeds have distinct trait values representing an adaptation to environmental constraints in arable fields, which should help identify and predict the weed potential of autochthonous and exotic plants.

Arable weeds are likely to be characterized by specific functional traits ensuring persistence in conditions of high disturbance and fertility imposed by agricultural practices. The ‘leaf (L)-height (H)-seed (S)’ (LHS hereafter) scheme (Westoby, 1998) has been particularly successful in describing main functional dimensions driving the plant responses to environmental constraints, namely the ability to grow (the L dimension), compete (the H dimension), and reproduce and disperse (the S dimension; Díaz et al., 2016; Loranger et al., 2016). This scheme has been mostly tested in non-cultivated contexts (but see Perronne et al., 2015). Apart from LHS traits, the timing of farming practices and the level of soil disturbance (conventional tillage, reduced tillage or no-tillage) should influence phenological traits and biological types, respectively (Baker, 1974; Zanin et al., 1997; Gaba et al., 2017). In addition, agricultural practices result in specific abiotic conditions filtering weeds depending on their resource acquisition strategy and stress tolerance. Considering these strong ecological filters, one may expect that arable weeds occupy a specific zone of the global plant functional space (i.e. the space defined by core and independent traits related to species’ life history and ecology) (see e.g., Díaz et al., 2016; Loranger et al., 2016).

We first compared the functional characteristics of weeds and non-weeds over a large geographical area with broad environmental variations. Secondly, within the weed flora, we quantified the degree of ‘weediness’ by analyzing the level of specialization to arable fields (fidelity), and we analyzed

the variation of the functional hypervolume for varying level of weed fidelity. Overall, we expected a narrower spectrum of ecological strategies among weeds compared to non-weeds, and within the weeds with higher fidelity to arable fields compared to the weeds with lower fidelity. Based on the observed difference among species pools, we discussed the functional specificities of weeds in relation with the ecological mechanisms likely to promote persistence in arable fields.

## 2.2.2. Material and methods

### 2.2.2.1. Delineation of weed and non-weed species pools

We compiled data from several flora and field inventories conducted over the French national territory, in order to exhaustively delineate (i) a pool of weed species, and (ii) a pool of non-weed species. For this, we first compiled a list of plant species occurring in habitats cultivated with annual crops (see Munoz et al., *in prep*), which included species retrieved from a comprehensive specialized flora of arable fields (Jauzein, 1995), the Biovigilance Flore Network that sampled 1440 arable fields over France during 9 years (Fried et al., 2008), the survey of 3000 arable fields over 10 years in the LTSER Zone Atelier “Plaine & Val de Sèvre” (a 450-km<sup>2</sup> intensive farmland landscape in western France; Bretagnolle et al., *in review*), and the governmental reference list of *messicoles* species (Cambecèdes et al., 2012). We secondly defined a list of plant species occurring in open non-arable habitats using the Divgrass database (Violle et al., 2015), which encompassed 51,486 vegetation plots over France occurring mainly in grassland habitats for a total of 5245 species (see Violle et al., 2015 for further information). The Divgrass database further assigned habitat categories to these species, based on a global analysis of their co-occurrence yielding basic vegetation types (Violle et al., 2015). Species present in both arable fields and open non-arable habitats mainly belonged to four habitats, namely (i) dry calcareous grasslands, (ii) mesic grasslands, (iii) ruderal and trampled grasslands, and (iv) mesophilous and nitrophilous fringes. We analyzed weeds and non-weeds from these four basic habitats, and excluded herbaceous species of Divgrass specific to wetlands, such as ponds or riparian zones. We also excluded phanerophytes, chamaephytes, hydrophytes or lianas, and thus focused on non-climbing herbaceous species (i.e. therophytes, hemicryptophytes, and geophytes). We attributed taxa names following the TaxRef v.10.0 nomenclature (Gargominy et al., 2016).

The selected plant taxa were then classified into two species pools: (i) plant species inventoried in both arable fields and open non-arable habitats (hereafter, weeds; 1383 species), and (ii) plant species only inventoried in open non-arable habitats (i.e. species only present in Divgrass; hereafter, non-weeds; 998 species).

#### 2.2.2.2. Functional trait data

We compiled data on nine functional traits (Table 1). Three traits represented plant ecological strategies according to the Leaf-Height-Seed (LHS) scheme (Westoby, 1998), namely plant height, seed mass and specific leaf area (SLA). Reproductive strategies (Bolmgren and Cowman, 2008; Du and Qi, 2010) were evaluated using flowering onset and flowering duration (in months; flowering duration refers to the period length during which a species – not an individual – is able to produce flowers). Species adaptive strategies in response to stress and disturbances (McIntyre et al., 1999) were assessed based on Raunkiaer biological types, while species resource requirements were estimated from Ellenberg index for nitrogen (Ell-N), light (Ell-L) and moisture (Ell-F). The six latter traits were extracted from the Baseflor database (Julve, 1998), whereas the three LHS traits were obtained from the BioFlor (Klotz et al., 2002), Ecoflora (Fitter and Peat, 1994), and LEDA databases (Kleyer et al., 2008). Plant taxa for which trait values were not available in these databases (see Table 1) were excluded from statistical analyses.

Table 1: Synthetic description of the nine plant traits investigated, obtained from the Baseflor, BioFlor, Ecoflora and LEDA databases. Range corresponds to mean [min-max] for LHS traits (i.e., Specific Leaf Area, Plant height and Seed mass), and to median [min-max] for flowering phenology traits and Ellenberg indices.

Trait	Type	Units	Range/Level	Number of weed species informed (over 1383)	Number of non-weeds species informed (over 998)
<b>Specific leaf area</b>	quantitative (numeric)	mm <sup>2</sup> /kg	24.49 [3.48-71.27]	579	296
<b>Plant Height</b>	quantitative (numeric)	mm <sup>2</sup> /kg	0.50 [0.01-2.74]	732	403
<b>Seed Mass</b>	quantitative (numeric)	g	4.19 [0.0008-99.17]	800	383
<b>Biological type</b>	qualitative (factor)	-	therophyte - hemicryptophyte - geophyte	1365	968
<b>Flowering onset</b>	quantitative (integer)	month	5 [1-12]	948	672
<b>Flowering duration</b>	quantitative (integer)	month	7 [1-12]	948	672
<b>Ellenberg Nitrogen</b>	semi-quantitative (interger)	-	6 [ 1-9]	1022	707
<b>Ellenberg Light</b>	semi-quantitative (interger)	-	8 [1-9]	1025	719
<b>Ellenberg Moisture</b>	semi-quantitative (interger)	-	7 [1-11]	1015	703



### 2.2.2.3. Statistical analyses

First, we investigated functional differences between weeds and non-weeds by comparing trait distributions between the two species pools for each trait separately. For the three LHS traits (quantitative variables), we devised a randomization approach to specifically test whether functional overlap, measured as the area common to both trait distributions (in %), was significantly lower than expected under a null hypothesis of no functional difference between the two pools (Perronne et al., 2014). We simulated 1000 random distributions by permuting trait values between species pools (species pool sizes were kept constant), and we derived the corresponding functional overlap. We then compared the simulated null overlap values to the observed overlap, with a significance threshold of 0.05. Concerning the other six traits (semi-qualitative and qualitative variables), differences in trait distributions between the two species pools were quantified based on  $\chi^2$  tests.

Second, we compared the hypervolumes of weeds and non-weeds for multiple traits. The hypervolume method uses threshold kernel density estimation to calculate a multidimensional volume approximating the functional space occupied, while acknowledging the presence of holes and potential outliers in this volume (Blonder et al., 2014, 2017). Three types of hypervolumes were considered here to investigate the importance of specific sets of traits: 1) an hypervolume based on LHS traits (plant height, seed mass and SLA), 2) an hypervolume based on reproductive strategies (implemented from flowering onset, flowering duration and seed mass), and 3) an hypervolume based on resource requirements, calculated using Ellenberg indices for nitrogen, light and moisture. To control for the different numbers of species in each pool, we applied a rarefaction approach:  $n$  weed species were subsampled 1000 times, with  $n$  corresponding to the number of non-weed species (pool with the lower number of species). 1000 weed hypervolumes and one non-weed hypervolume were thus calculated for each of the three types of hypervolumes. We tested the differences in ecological niche breadth between weeds and non-weeds by calculating the p-value between the frequency distribution of the 1000 volumes of the weed hypervolumes and the volume of the non-weed hypervolume. A p-value value inferior to 0.025 or superior to 0.975 (two-tailed exact test) indicated a non-weed hypervolume significantly smaller or larger than the weed hypervolume, respectively. In addition, we assessed the extent of ecological niche overlap between weeds and non-weeds by calculating the number of weed species included in the non-weed functional hypervolume.

The pool of weeds could include some species that were accidentally recorded within arable fields, while being more frequently encountered in other habitats. To differentiate the characteristics of such 'occasional weeds' from those of weeds more specific to cultivated contexts, we calculated a fidelity

value of each weed species for arable fields. We then assessed the variations of functional traits and hypervolumes for varying levels of fidelity. In these analyses, only plant species inventoried in the Biovigilance Flore Network or the Divgrass database were kept, as these two datasets included inventory data and allowed calculating species fidelity at a national scale. The fidelity value of each species for arable fields relative to open non-arable habitats was calculated for each species  $i$  using the  $\Phi$  index proposed by Chytrý et al. (2002), i.e.:

$$\Phi = \frac{N \times n_p - n \times N_p}{\sqrt{n \times N_p \times (N - n) \times (N - N_p)}}$$

where  $N$  was the total number of botanical surveys in both Biovigilance Flore Network and Divgrass database,  $N_p$  the total number of botanical surveys in the Biovigilance Flore Network,  $n$  the number of occurrences of the species  $i$  in both the Biovigilance Flore Network and the Divgrass database, and  $n_p$  the number of occurrences of the species  $i$  in the Biovigilance Flore Network. This index thus ranked theoretically from -1 for species occurring only in open non-arable habitats (i.e. inventoried only in the Divgrass database) to +1 for species occurring only in arable fields (i.e., inventoried only in the Biovigilance Flore Network). Species were sorted by decreasing fidelity value for arable fields, and splitted into 9 subsets corresponding to fidelity deciles (i.e., first decile represented 10% of the species with the highest  $\Phi$  index, and so on). We assessed the variation of the mean and variance of each of the nine selected functional traits across the subsets. We hypothesized decreasing variance of functional traits with increasing weed fidelity. To test the hypothesis, we calculated for each fidelity decile 1000 times the variance of each functional trait using  $n$  species randomly selected among the overall species pool (with  $n$  corresponding to the number of species in the decile), and calculated the  $P$ -value of observed variance as:

$$P = \frac{\sum(\text{null values} < \text{obs. value}) + \frac{\sum(\text{null values} = \text{obs. value})}{2}}{n_{\text{permutations}} + 1}$$

Hence, for each fidelity decile, a  $P$ -value superior to 0.975 indicated a trait variance significantly higher than expected by chance, while a  $P$ -value lower to 0.025 a trait variance significantly smaller than expected by chance.

We likewise expected decreasing ecological niche breadth and functional hypervolume with increasing fidelity. A similar rarefaction procedure was designed to test the deviation of each of the three types of hypervolumes from null along the fidelity gradient. Lastly, we assessed the distance of ecological niches between weed and non-weed species, and its variation along the gradient of weed fidelity, by

computing the distance between the centroids of non-weeds and weed hypervolume for each fidelity decile and each type of hypervolume.

All analyses were conducted in R v.3.2.3 (R Development Core Team, 2016); the package *hypervolume* (Blonder, 2017) was used for hypervolume analyses.

### 2.2.3. Results

#### 2.2.3.1. Differences in functional traits between weeds and non-weeds

We found significant differences between weeds and non-weeds for most functional traits (Figure 6, Appendix S1). Regarding LHS traits, weed species globally had higher SLA than non-weed species, whereas plant height and seed mass did not significantly differ between the two pools. Regarding Raunkiaer biological types, more than 60% of the weed species were therophytes while non-weed species were mainly hemicryptophytes and geophytes (65% and 20%, respectively). In terms of flowering phenology, weeds started to flower earlier (notably in March and April) and for a longer period (species were able to produce flowers up to 9 to 10 months; Figure 6; Appendix S1). Regarding Ellenberg indices, weeds showed higher affinity for nitrogen-rich soils (Ellenberg-N), sunnier environments (Ellenberg-L) and drier conditions compared to non-weeds (Ellenberg-F; Figure 6; Appendix S1).

#### 2.2.3.2. Differences in functional spaces between weeds and non-weeds

The functional spaces of weed and non-weed species differed for two of the three types of hypervolumes. Weeds were characterized by a smaller LHS hypervolume than non-weeds (mean weed  $\text{LHS volume} = 189$ ; non-weed  $\text{LHS volume} = 237$ ;  $p_{\text{LHS volume difference}} < 0.0001$ ; Figure 7a), as well as a smaller resource requirement hypervolume (mean weed  $\text{Ellenberg volume} = 181$ ; non-weed  $\text{Ellenberg volume} = 192$ ;  $p_{\text{Ellenberg volume difference}} < 0.0001$ ; Figure 7b), thereby showing narrower ecological niche breadth among weeds for these two functional spaces, for a same sample size. Despite these differences, the ecological niches of both species pools broadly overlapped, as up to 98% of the weeds were included in the non-weeds LHS hypervolume and 99% in the non-weed resource requirements hypervolume. Only the hypervolumes related to reproductive strategies did not show significant volume differences between weeds and non-weeds (mean weed  $\text{reproductive strat. volume} = 172$ ; non-weed  $\text{reproductive strat. volume} = 175$ ;  $p_{\text{reproductive strat. volume difference}} = 0.3566$ ; Figure 7c), and more than 99% of the weed species were on average included in the hypervolume of non-weeds.

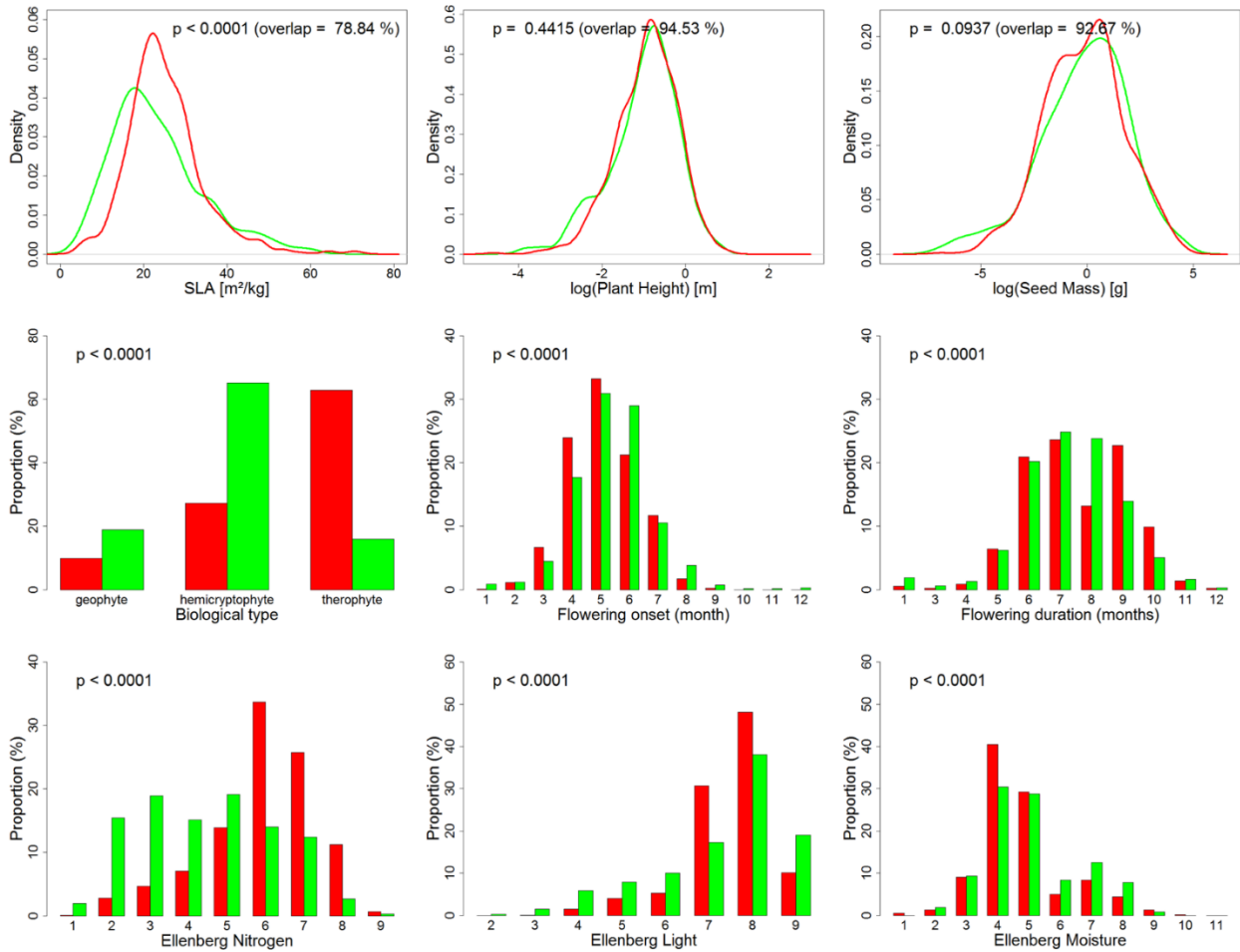


Figure 6 : Distribution of the nine plants traits investigated among the two species pools (red: weed species; green: species of open non-cultivated habitats). P-values testing for differences in trait distribution between the two species pools were obtained by a null model approach for LHS traits (quantitative variables) and using  $\chi^2$  tests for the six other traits. Detailed results of the  $\chi^2$  tests are Appendix 1.

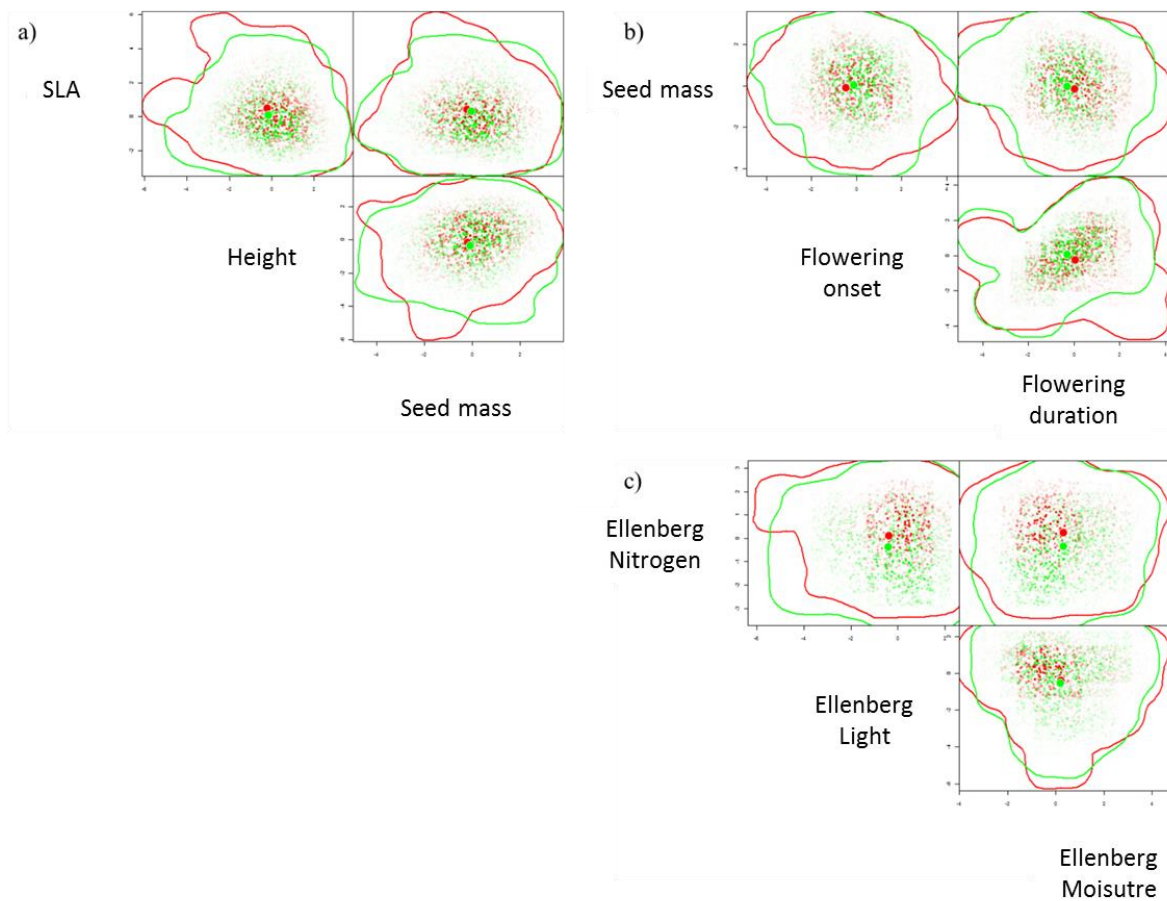


Figure 7: Pairwise plots representing the hypervolumes of weed species (in red) and of species of open non-cultivated habitats (in green) based on a) LHS traits, b) reproductive traits, and c) Ellenberg indices. Only one of the 1000 hypervolumes calculated by resampling is shown for weed species. Colored lines corresponds to the contour lines of the hypervolumes, large color dots to hypervolumes' centroids, and small colored points to the uniformly random samples from the inferred hypervolumes.

### 2.2.3.3. Variation in weed functional traits with increasing fidelity to arable fields

We found changes in functional trait values with increasing fidelity of weeds for arable fields (Figure 8): SLA, flowering duration and Ellenberg index for nitrogen increased in mean trait values while Ellenberg index for light and flowering onset decreased. Species more confined to arable fields thus flowered earlier, produced flowers over a longer period and had higher affinity for nitrogen-rich soils and shady environments. Furthermore, the proportion of therophytes increased with weed fidelity while the proportion of hemicryptophytes decreased (Figure 8). Ellenberg index for soil moisture showed a different pattern along the fidelity gradient (*following a positive parabola*). Only plant height and seed mass did not show significant variation in mean trait values along the fidelity gradient.

In addition, the variance of Ellenberg indices for nitrogen, light and moisture decreased with increasing fidelity for arable fields and rapidly became lower than expected from random subsamples of same size among the entire weed pool. A narrower range of resource requirements strategies thereby

characterized weed species with higher fidelity for arable fields (Appendix S2). Conversely, we did not find significant decrease in trait variance with increasing fidelity for the other traits.

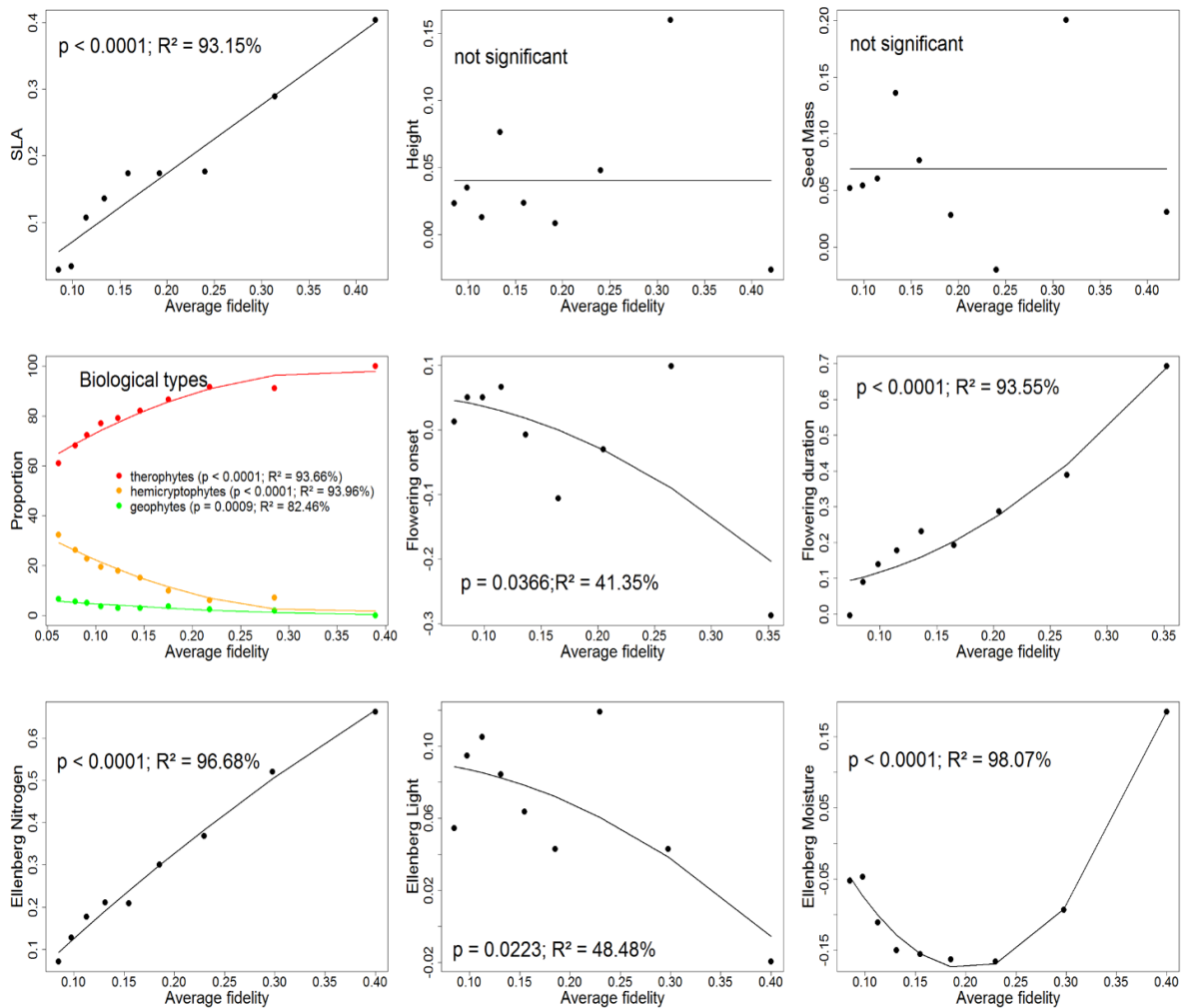


Figure 8 : Variation of the mean value of the functional trait investigated along a gradient of species fidelity for arable fields. Species fidelity for arable fields ranges from -1 to 1 and correlates positively with the ratio of the frequency of the species in arable fields to the frequency of the species in open non-cultivated habitats. On each plot x-axis, dots corresponds from left to right to the first nine deciles of the weed species pool ranked by decreasing fidelity (e.g., the dot on the extreme left of each plot refer to the hypervolume calculated using the 10% of the species among the weed pool with the highest fidelity for arable fields). For Raunkiaer biological types only, the y-axis shows the proportion of each biological types along the gradient of weed species fidelity for arable fields. Regression lines were obtained by AIC selection on linear and quadratic models.

#### 2.2.3.4. Variations in weed functional spaces with increasing fidelity to arable fields

Among the three functional spaces investigated, only the hypervolume related to resource requirements (i.e., based on Ellenberg indices), showed a volume that rapidly dropped and became significantly smaller than expected from random subsamples of same size among the entire weed pool (Figure 9). Along the fidelity gradient, weeds thus experienced an important narrowing in the breadth of

their ecological niche related to resource requirements, as limited combinations of Ellenberg indices characterized weeds with higher affinity for arable fields. Although the volume also decreased with fidelity for the two other types of hypervolumes (LHS and reproductive hypervolumes), it did not become significantly smaller than null even for the 10% of the weeds with highest fidelity. Furthermore, we found increasing distance between the centroids of the weed and the non-weed hypervolumes when increasing fidelity, for the three types of functional spaces, indicating a gradual decrease in ecological niche overlap between weeds and non-weeds with fidelity (Appendix S3).

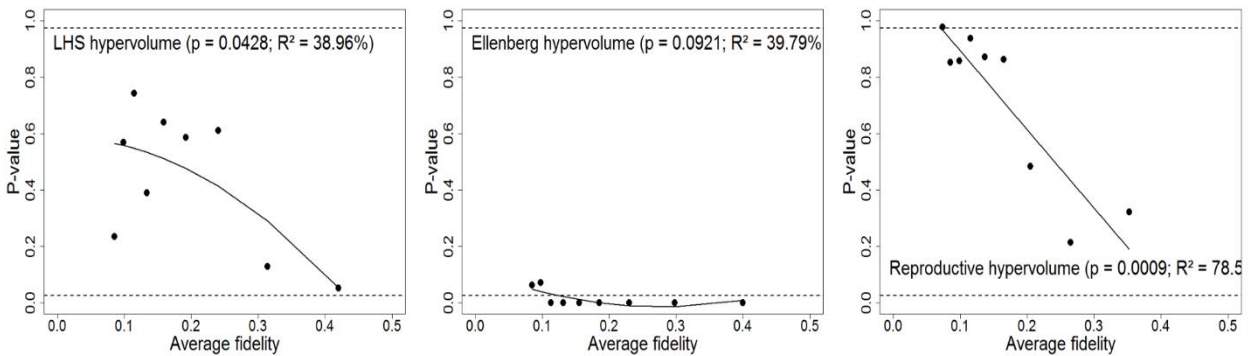


Figure 9 : Variation in the p-value of the volume of the hypervolume based on a) LHS traits, b) reproductive traits, and c) Ellenberg indices, along a gradient of weed species fidelity for arable fields. P-values obtained through resampling corresponds to the probability of volume of the hypervolume to be significantly different than expected by chance; hence, a p-value inferior to 0.025 or superior to 0.975 corresponds to a hypervolume significantly smaller or larger than expected, respectively (dotted lines show significance levels). Species fidelity for arable fields ranges from -1 to 1 and correlates positively with the ratio of the frequency of the species in arable fields to the frequency of the species in open non-cultivated habitats. On each plot x-axis, dots corresponds from left to right to the first nine deciles of the weed species pool ranked by decreasing fidelity (e.g., the dot on the extreme left of each plot refer to the hypervolume calculated using the 10% of the species among the weed pool with the highest fidelity for arable fields). Regression lines were obtained by AIC selection on linear and quadratic models.

#### 2.2.4. Discussion

Characterizing the functional space of species occurring in a specific environmental context allows better understanding the ecological mechanisms driving their persistence and coexistence. We here investigated the functional characteristics of arable weeds (*i*) compared to herbaceous plants occurring in non-arable habitats (non-weeds), and (*ii*) along a gradient of weed fidelity for arable fields. We found that weeds, especially the weeds with highest fidelity for arable fields, were characterized by key functional characteristics likely to promote their persistence despite the harsh abiotic and biotic constraints imposed by agricultural management (Navas, 2012). Globally, agricultural management appeared to have selected for specific functional strategies providing plants tolerance to arable field conditions, and thereby mold a pool of weed species by filtering out less adapted species. Even though these ecological characteristics have previously been observed locally or using a taxonomic approach (Booth and Swanton, 2002; Navas,

2012), our trait-based approach provides new insights on the functional space of weeds, at a large spatial scale and over a broad range of bioclimatic and agronomic situations.

#### *Role of flowering phenology*

Frequent disturbances in cultivated fields, associated with the succession of tillage and weeding operations through annual crops succession, can select species able to avoid unfavorable conditions as seeds (i.e. therophytes) (Zanin et al., 1997). Timing of tillage is correlated to crop sowing season (i.e. spring, summer and winter sown crops; Gaba et al., 2014) and determines the assembly of weed communities in arable fields depending on weed phenology (Crawley et al., 2004; Cordeau et al., 2017). Tillage season favors early emerging annuals when conducted in spring (Smith, 2006). In addition, the timing of disturbances in arable fields shows great inter-annual variability due to the rotation of crops with different sowing season (Garrison et al., 2014). Therefore, longer flowering can confer greater tolerance to a low predictability of the favorable reproductive period. Weeds with shorter flowering period are basically rare species occurring in extensive agricultural systems (Pinke and Gunton, 2014).

#### *Resource acquisition strategies*

For weeds with highest fidelity to arable fields, high SLA and low Ellenberg index for light could reflect their ability to better acquire resources while tolerating competition for light with dominant crops, one of the main limiting resources in modern arable fields (Weiner et al., 2010). Our findings support a physiological adaptation of weeds to lower light level in cultivated fields (Storkey, 2005). Lastly, high and regular fertilizer applications can favor weeds able to develop in nutrient-rich environments, i.e., with higher Ellenberg index for nitrogen. Plant species with high affinity to nutrient-rich soils are generally selected over the long term through agricultural intensification (Fried et al., 2009; Storkey et al., 2010). Although some weed species have low nitrogen requirements, they are currently rare because of widespread fertilization (Pinke and Gunton, 2014; Wagner et al., 2017).

#### *Functional hypervolume of weeds*

Multi-dimensional functional spaces provide a more comprehensive characterization of ecological strategies than single-trait comparisons (Díaz et al., 2016). Using an original hypervolume approach, we found that weeds have narrower ecological niches relative to non-weeds, i.e., a narrower spectrum of ecological strategies in the functional space of both LHS and Ellenberg variables. However, the ecological niches of these two pools strongly overlapped, as most weeds were included in non-weed hypervolumes. Nevertheless, the functional space of weeds was smaller and the distance between the weed and non-weed centroids was larger, when considering weeds with higher affinity for arable fields. These results indicate that while the ecological strategies allowing species to be present in arable fields



are diverse and often similar to the ones selected in open non-arable habitats, the spectrum of ecological strategies conferring higher fidelity for arable fields is highly reduced.

As for arable fields, the reduction in ecological niche breadth was also observed between Mediterranean woody ecosystems along aridity gradient (De La Riva et al., 2017). Here, the shrinkage of favorable trait combinations with increasing fidelity for arable field conditions is likely to reflect the major environmental filters of this particular habitat associated with the intensity of disturbance and high soil fertility. Our results indicated that particularly resource availability, and hence species resource requirement strategies, are the main processes determining weed tolerance to arable field conditions as Ellenberg hypervolume showed significant ecological niche breadth reduction along the fidelity gradient for arable fields. Indeed, when the pool of weeds was gradually restricted to the species with higher fidelity for arable fields, its affinity for nutrient-rich soils and shady environment became more and more pronounced. The other LHS, life form and reproductive traits showed consistent variations along the weed fidelity gradient, i.e., decrease in flowering onset, increase in SLA, flowering duration and therophyte proportion for trait mean, and general decrease in trait variance, but these patterns did not translate into significant functional space reduction with the hypervolume approach. Therefore, the strength of the ecological factors filtering LHS and phenological traits can be less pronounced than on Ellenberg values. High similarity in LHS functional space could be explained by the fact that both cultivated and non-cultivated habitats correspond to open habitats, in which only a restricted number of resource-acquisition strategies may promote species persistence.

#### *Limitations and perspectives*

Previous studies have demonstrated that weed phenology generally mimics the crop with later flowering onset and shorter flowering period in late-sowing crop (Gunton et al., 2011; Perronne et al., 2015). We did not detect such filtering on reproductive strategies plausibly because the weed species pool was defined here independently of crop types. Future studies should thus investigate the phenological functional spaces of weeds associated with different crop types. In addition, weed trait measurements on the field should be considered to refine our results by accounting for intraspecific trait variation, and, for example, to test if phenotypic plasticity contributes to the definition of the weed species pool. Previous studies have indeed showed that arable weed traits, and notably leaf traits, strongly vary depending on ontogeny and local conditions such as crop sequence or position within a field (Storkey, 2005; Perronne et al., 2014; Borgy et al., 2016). Despite these limitations, our study sheds new light on the ecological strategies of weeds filtered by agricultural management.

#### *Conclusion*

The trait-based comparative approach developed in this study is a promising framework to better understand the ecological meaning of ‘weediness’. Weeds were globally quite similar to species restricted to open non-arable habitats, but weeds with higher fidelity to arable field conditions showed a narrower range of ecological strategies reflecting the influence of ecological constraints in cultivated fields. Such shrinkage of ecological niche breadth appears predominantly related to the ecological filters induced by agricultural practices, and notably heavy fertilization and asymmetric competition for light. From an evolutionary perspective, the functional characteristics of weed species with highest fidelity to arable fields constitute an interesting case of human niche construction (Laland et al., 1999). Taking into account the multiple features that mold species pool is of great interest for future studies exploring ecological strategies of plants or investigating invasiveness of alien species, including potentially new arable weeds.

While the term ‘weed’ is primarily an anthropogenic, rather than biological, construct (see below) this new ecological understanding will be valuable for assessing their contribution economically (e.g., competition with crops; Oerke, 2006), ecologically (e.g., associated with key ecosystem services like pollination; Bretagnolle and Gaba, 2015) and culturally (e.g., protection of endangered species; Gerowitt et al., 2003) values.

### **Acknowledgments**

This paper was produced with the support of CESAB-FRB as part of the activities of the DISCO-WEED Working Group. The authors thank Joël Chadoeuf for helpful comments on previous versions of the manuscript. J. Storkey was supported by research programme NE/N018125/1 LTS-M ASSIST - Achieving Sustainable Agricultural Systems, funded by NERC and BBSRC.

### [2.2.5. References](#)

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

Armengot L., J. M. Blanco-Moreno, P. Bàrberi, G. Bocci, S. Carlesi, R. Aendekerk, A. Berner, F. Celette, M. Grosse, H. Huiting, A. Kranzler, A. Luik, P. Mäder, J. Peigné, E. Stoll, P. Delfosse, W. Sukkel, A. Surböck, S. Westaway, and F. X. Sans. Tillage as a driver of change in weed communities: a functional perspective. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 222: 276–285.

Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In H. G. Baker and G. Stebbins [eds.], *The genetics of colonizing species*, 147–168. Academic Press, Oxford, UK.

Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 1–24.

- Blonder, B. and with contributions from D. J. Harris. 2017. Hypervolume: high-dimensional geometry and set operations using kernel density estimation, support vector machines and convex hulls. R package version 2.0.8. Website <http://www.CRAN.R-project.org/package=hypervolume>.
- Blonder, B., C. Babich Morrow, B. Maitner, D. J. Harris, C. Lamanna, C. Violle, B. J. Enquist, and A. J. Kerkhoff. 2017. New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*.
- Blonder, B., C. Lamanna, C. Violle, and B. J. Enquist. 2014. The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography* 23: 595–609.
- Bolmgren, K., and P. D. Cowman. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in north-temperate flora. *Oikos* 117: 424–429.
- Booth, B. D., and C. J. Swanton. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50: 2–13.
- Borgy, B., R. Perronne, C. Kohler, A.-L. Grison, B. Amiaud, and S. Gaba. 2016. Changes in functional diversity and intraspecific trait variability in response to crop sequence and climate. *Weed Research* 56: 102–113
- Bretagnolle, V., E. Berthet, N. Gross, B. Gauffre, C. Plumejeaud, S. Houte, I. Badenhausser, K. Monceau, F. Allier, P. Monestiez, and S. Gaba. *In review*. Biodiversity, ecosystem services and citizen science: the value of long term monitoring in farmland landscapes for sustainable agriculture. *Science of the Total Environment*.
- Bretagnolle, V., and S. Gaba. 2015. Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development* 35: 891–909.
- Cambecèdes, J., G. Largier, and A. Lombard. 2012. Plan national d'actions en faveur des plantes messicoles. Conservatoire Botanique National des Pyrénées et de Midi-Pyrénées, Fédération des Conservatoires Botaniques Nationaux, Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie, France.
- Carstensen, D. W., B. Dalsgaard, J.-C. Svenning, C. Rahbek, J. Fjeldså, W. J. Sutherland, and J. M. Olesen. 2012. Biogeographical modules and island roles: a comparison of Wallacea and the West Indies. *Journal of Biogeography* 39: 739–749.
- Carstensen, D. W., B. Dalsgaard, J.-C. Svenning, C. Rahbek, J. Fjeldså, W. J. Sutherland, and J. M. Olesen. 2013. The functional biogeography of species: biogeographical species roles of birds in Wallacea and the West Indies. *Ecography* 36: 1097–1105.
- Chytrý, M., L. Tichý, K. Holt, and Z. Botta-Duká. 2002. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* 13: 79–90.

- Chytrý, M., S. M. Hennekens, B. Jiménez-Alfaro, I. Knollová, J. Dengler, F. Jansen, F. Laducci, et al. 2016. European Vegetation Archive (EVA): an integrated database of European vegetation plots. *Applied Vegetation Science* 19: 173–180.
- Colbach, N., S. Granger, S. H. M. Guyot, and D. Mézière. 2014. A trait-based approach to explain weed species response to agricultural practices in a simulation study with a cropping system model. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 183: 197–204.
- Cordeau, S., R. G. Smith, E. R. Gallandt, B. Brown, P. Salon, A. DiTommaso, and M. R. Ryan. 2017. Timing of tillage as a driver of weed communities. *Weed Science* 65: 504–514.
- Coward, F., S. Shennan, S. Colledge, J. Conolly, and M. Collard. 2008. The spread of Neolithic plant economies from the Near East to northwest Europe: a phylogenetic analysis. *Journal of Archaeological Science* 35: 42–56.
- Crawley, M. 2004. Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. *Ecology* 85: 3277–3288.
- De Bello, F., J. N. Price, T. Münkemüller, J. Liira, M. Zobel, W. Thuillier, 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 La Riva, E.G., C. Violle, I. M. Pérez-Ramos, T. Marañón, C. M., Navarro-Fernández, M. Olmo, and R. Villar. 2017. A multidimensional functional trait approach reveals the imprint of environmental stress in Mediterranean woody communities. *Ecosystems*
- Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, B. Reu, M. Kleyer, C. Wirth, I. C. Prentice, E. Garnier, G. Bönsch, M. Westoby, H. Poorter, P. B. Reich, A. T. Moles, J. Dickie, A. N. Gillison, A. E. Zanne, J. Chauve, S. J. Wright, S. N. Sheremet'ev, H. Jactel, C. Baraloto, B. Cerabolini, S. Pierce, B. Shipley, D. Kirkup, F. Casanoves, J. S. Joswig, A. Günther, V. Falczuk, N. Rüger, M. D. Mahecha, and L. D. Gorné. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529: 167–171.
- Du, G., and W. Qi. 2010. Trade-offs between flowering time, plant height, and seed size within and across 11 communities of a Qinghai-Tibetan flora. *Plant Ecology* 209: 321–333.
- Fitter, A.H., and H. J. Peat. 1994. The ecological flora database. *Journal of Ecology* 82: 415–425.
- Fried, G., L. R. Norton, and X. Reboud. 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128: 68–76.
- Fried, G., S. Petit, and X. Reboud. 2010. A specialist-generalist classification of the arable flora and its response to changes in agricultural practices. *BMC Ecology* 10: 20.

- Gaba, S., G. Fried, E. Kazakou, B. Chauvel, and M.-L. Navas. 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development* 34: 103–119.
- Gaba, S., R. Perronne, G. Fried, A. Gardarin, F. Bretagnolle, L. Biju-Duval, N. Colbach, S. Cordeau, M. Fernández-Aparicio, C. Gauvrit, S. Gibot-Leclerc, J.-P. Guillemin, D. Moreau, N. Munier-Jolain, F. Strbik, and X. Reboud. 2017. Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research* 57: 123–147.
- Gargominy, O. S. Tercerie, C. Régnier, T. Ramage, C. Schoelinck, P. Dupont, E. Vandiel, P. Daszkiewicz, and L. Poucet. 2016. TAXREF v10.0, référentiel taxonomique pour la France: méthodologie, mise en oeuvre et diffusion. Muséum National d’Histoire Naturelle, Rapport SPN 2016 – 101, Paris, France.
- Garnier, E., M.-L. Navas, and K. Grigulis. 2016. Plant functional diversity: Organism traits, community structure, and ecosystem properties. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Garrison, A. J., A. D. Miller, M. R. Ryan, S. H. Roxburgh, and K. Shea. Stacked crop rotations exploit weed- weed competition for sustainable weed management. *Weed Science* 62: 166–176.
- Gerowitt, B., E. Bertke, S.-H. Hespelt, and C. Tute. 2003. Towards multifunctional agriculture – weeds as ecological goods? *Weed Research* 43: 227–235.
- Godinho, I. 1984. Les définitions d’ ‘adventice’ et de ‘mauvaise herbe’. *Weed Research* 24: 121–125.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26–31.
- Grime, J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Wiley, Chichester, UK.
- Gunton, R. M, S. Petit, and S. Gaba. 2011. Functional traits relating weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22: 541–55.
- Hernández Plaza, E., L. Navarrete, and J. L. González-Andújar. 2015. Intensity of soil disturbances shapes response trait diversity of weed communities: the long-term effects of different tillage systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 207: 101–108.
- Holzner, W, and M. Numata. 1982. Biology and ecology of weeds. Springer, Amsterdam, the Netherlands.
- Jauzein, P. 1995. Flore des champs cultivés. Quae, Paris, France.
- Jauzein, P. 2001. Biodiversité des champs cultivés: l’enrichissement floristique. In S. Le Perchec, P. Guy and A. Fraval [eds.], Agriculture et biodiversité des plantes, 43–64. Dossier de l’environnement de l’INRA n°21.
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In H. G. Baker and G. Stebbins [eds.], The genetics of colonizing species, 147–168. Academic Press, Oxford, UK.

- Julve, P. 1998. Baseflor, index botanique, écologique et chorologique de la flore de France [online]. Website <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat> [accessed 00 Month Year].
- Kleyer, M., R. M. Bekker, I. C. Knevel, J. P. Bakker, K. Thompson, M. Sonnenschein, P. Poschold, et al. 2008. The LEDA traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266–1274.
- Klotz, S., I. Kühn, and W. Durka. 2002. Bioflor – Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Schriften für Vegetationskunde*, 38. Bundesamt für Naturschutz, Bonn, Germany.
- Kuester, A., J. K. Conner, T. Culley, and R. S. Baucom. 2014. How weeds emerge: a taxonomic and trait-based examination using United States data. *New Phytologist* 202: 1055–1068.
- Laland, K. N., F. J. Odling-Smee, and M. W. Feldman. 1999. Evolutionary consequences of niche construction and their implications for ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 10242–10247.
- Lamanna, C., B. Blonder, C. Violle, N. J. B. Kraft, B. Sandel, I. Šímová, J. C. Donoghue II, J.-C. Svenning, B. J. McGill, B. Boyle, V. Buzzard, S. Dolins, P. M. Jørgensen, A. Marcusa-Kubitzka, N. Morueta-Holme, R. K. Peet, W. H. Piel, J. Regetz, M. Schildhauer, N. Spencer, B. Thiers, S. K. Wisser, and B. J. Enquist. Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 11:13745–13750.
- Laughlin, D. C., J. Chaitanya, P. M. van Bodegom, Z. A. Bastow, and P.Z. Fulé. 2012. A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecology Letters* 15: 1291–1299.
- Lessard, J.-P., J. Belmaker, A. 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.
- Martin, A. R., and M. E. Isaac. 2015. Plant functional traits in agroecosystems: a blueprint for research. *Journal of Applied Ecology* 52: 1425–1435.
- McIntyre, S., S. Díaz, S. Lavorel, and W. Cramer. 1999. Plant functional types and disturbance dynamics – Introduction. *Journal of Vegetation Science* 10: 603–608.
- Milla, R., C. P. Osborne, M. M. Turcotte, and C. Violle. 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 463–469.
- Munoz, F., Fried, G., Armengot, L., Bourgeois, B., Mahaut, L., Storkey, J., Violle, C., Gaba, S. *In prep.* Into the biogeographical and ecological melting pot of weeds.
- Navas, M.-L. 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Research* 52: 479–488.

- Neve, P., M. Vila-Aiub, and F. Roux. 2009. Evolutionary-thinking in agricultural weed management. *New Phytologist* 184: 783–793.
- Oerke, E.-C. 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* 144: 31–43.
- Perronne, R. S. Gaba, E. Cadet, and V. Le Corre. 2014. The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Botanica Gallica* 161: 243–252.
- Perronne, R., V. Le Corre, V. Bretagnolle, and S. Gaba. 2015. Stochastic processes and crop types shape weed assembly in arable fields. *Journal of Vegetation Science* 26: 348–359.
- Perry, L. G., C. Neuhauser, and S. M. Galatowitsch. 2003. Founder control and coexistence in a simple model of asymmetric competition for light. *Journal of Theoretical Biology* 22: 425–436.
- Pinke, G., and R. M. Gunton. Refining rare weed trait syndromes along arable intensification gradients. *Journal of Vegetation Science* 25: 978–989.
- R Development Core Team. 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Website <http://www.CRAN.R-project.org>
- Radosevich S. R., J. S. Holt, and C. M. Ghera CM. 2007. Ecology of weeds and invasive plants: relationship to agriculture and natural resource management, 3rd edn. Wiley, New York, New York, USA.
- Rejmanek, M., and D. M. Richardson. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77: 1655–1661
- Schmitt, J., S. A. Dudley, and M. Pigliucci. 1999. Manipulative approaches to testing adaptive plasticity: phytochrome-mediated shade-avoidance responses in plants. *The American Naturalist* 154: S43–S54.
- Shipley, B. 2007. Comparative plant ecology as a tool for integrating across scales. *Annals of Botany* 99: 965–966.
- Smith, R. G. 2006. Timing of tillage is an important filter on the assembly of weed communities. *Weed Science* 54: 705–712.
- Storkey, J. 2005. Modelling assimilation rates of 14 temperate arable weed species as a function of the environment and leaf traits. *Weed Research* 46: 361–370.
- Storkey, J., S. R. Moss, and J. W. Cussans. 2010. Using assembly theory to explain changes in weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Science* 58: 39–46.
- Sun, S., and L. E. Frelich. 2011. Flowering phenology and height growth pattern are associated with maximum plant height, relative growth rate and stem tissue mass density in herbaceous grassland species. *Journal of Ecology* 99: 991–1000.

- Sutherland, S. 2004. What makes a weed a weed: life history traits and native and exotic plants in the USA. *Oecologia* 141: 24–39.
- van Kleunen, M. E. Weber, and M. Fischer. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* 13: 235–245.
- Vigueira, C. C., K. M. Olsen, and A. L. Caicedo. 2013. The red queen in the corn: agricultural weeds as models of rapid adaptive evolution. *Heredity* 110: 303–311.
- Vile, D., B. Shipley, and E. Garnier. 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87: 504–517.
- Violle, C., P. Choler, B. Borgy, E. Garnier, B. Amiaud, G. Debarros, S. Diquelou, S. Gachet, C. Jolivet, J. Kattge, S. Lavorel, S. Lemauviel-Lavenant, J. Loranger, A. Mikolajczak, F. Munoz, J. Olivier, and N. Viovy. 2015. Vegetation ecology meets ecosystems science: permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of the Total Environment* 534: 43–51.
- Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882–892.
- Violle, C., P. B. Reich, S. W. Pacala, B. J. Enquist, and J. Kattge. 2014. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111:13690–13696.
- Wagner, M., J. M. Bullock, L. Hulmes, S. Hulmes, and R. F. Pywell. 2017. Cereal density and N-fertiliser effect on the flora and biodiversity value of arable headlands. *Biodiversity and Conservation* 26: 85–102.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 360–364.
- Weiner, J., S. B. Andersen, W. K.-M. Wille, H. W. Griepentrog, and J. M. Olsen. 2010. Evolutionary agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. *Evolutionary Applications* 3: 473–479.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.
- Westoby, M., and I. J. Wright. 2006. Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 261–268.
- Wood, S. A., D. S. Karp, F. DeClerck, C. Kremen, S. Naeem, and C. A. Palm. 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 531–539.
- Zanin, G., S. Otto, L. Riello, and M. Borin. 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 66: 177–188.



## 2.2.6. Supplementary materials

**Appendix S1.** Detailed results of  $\chi^2$  tests presented on Figure 1:  $\chi^2$  components and observed *versus* expected (in brackets) number of species.

### BIOLOGICAL TYPES:

	Geophyte		Hemicryptophyte		Therophyte	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
Species of cultivated habitats	14	135 (186)	79	372 (587)	119	857 (591)
Species of non-cultivated habitats	20	183 (132)	111	631 (416)	168	154 (420)

### FLOWERING ONSET:

	January		February		March		April	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
Species of cultivated habitats	2	1 (4)	< 1	11 (11)	1	63 (55)	3	227 (203)
Species of non-cultivated habitats	3	6 (3)	< 1	8 (8)	2	30 (38)	4	119 (143)

	May		June		July		August		September	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
	< 1	315 (307)	4	201 (232)	< 1	111 (107)	3	16 (25)	1	2 (4)
	< 1	208 (216)	6	195 (216)	< 1	71 (75)	4	26 (17)	2	5 (3)

### FLOWERING DURATION:

	1 month		3 months		4 months		5 months	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
Species of cultivated habitats	3	5 (11)	< 1	2 (4)	< 1	8 (< 1)	< 1	61 (60)
Species of non-cultivated habitats	4	13 (7)	< 1	4 (2)	< 1	9 (< 1)	< 1	42 (43)

	6 months		7 months		8 months		9 months		10 months	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
	< 1	198 (195)	< 1	224 (229)	10	125 (167)	6	215 (181)	5	94 (75)
	< 1	136 (139)	< 1	167 (162)	15	160 (118)	9	94 (128)	7	34 (53)

	11 months		12 months	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
	< 1	13 (14)	< 1	2 (2)
	< 1	11 (10)	< 1	2 (2)

ELLENBERG-NITROGEN:

	1		2		3		4	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
Species of cultivated habitats	7	1 (9)	34	29 (82)	33	48 (108)	11	72 (106)
Species of non-cultivated habitats	10	14 (6)	49	109 (56)	48	134 (74)	16	107 (73)

	5		6		7		8		9	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
	3	142 (134)	26	344 (262)	15	263 (207)	16	115 (79)	< 1	7 (5)
	4	135 (113)	37	99 (181)	22	88 (144)	23	19 (55)	< 1	2 (4)

ELLENBERG-LIGHT:

	3		4		5		6	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
Species of cultivated habitats	5	1 (7)	10	15 (34)	5	41 (58)	5	54 (74)
Species of non-cultivated habitats	7	11 (5)	15	42 (23)	7	57 (40)	8	72 (52)

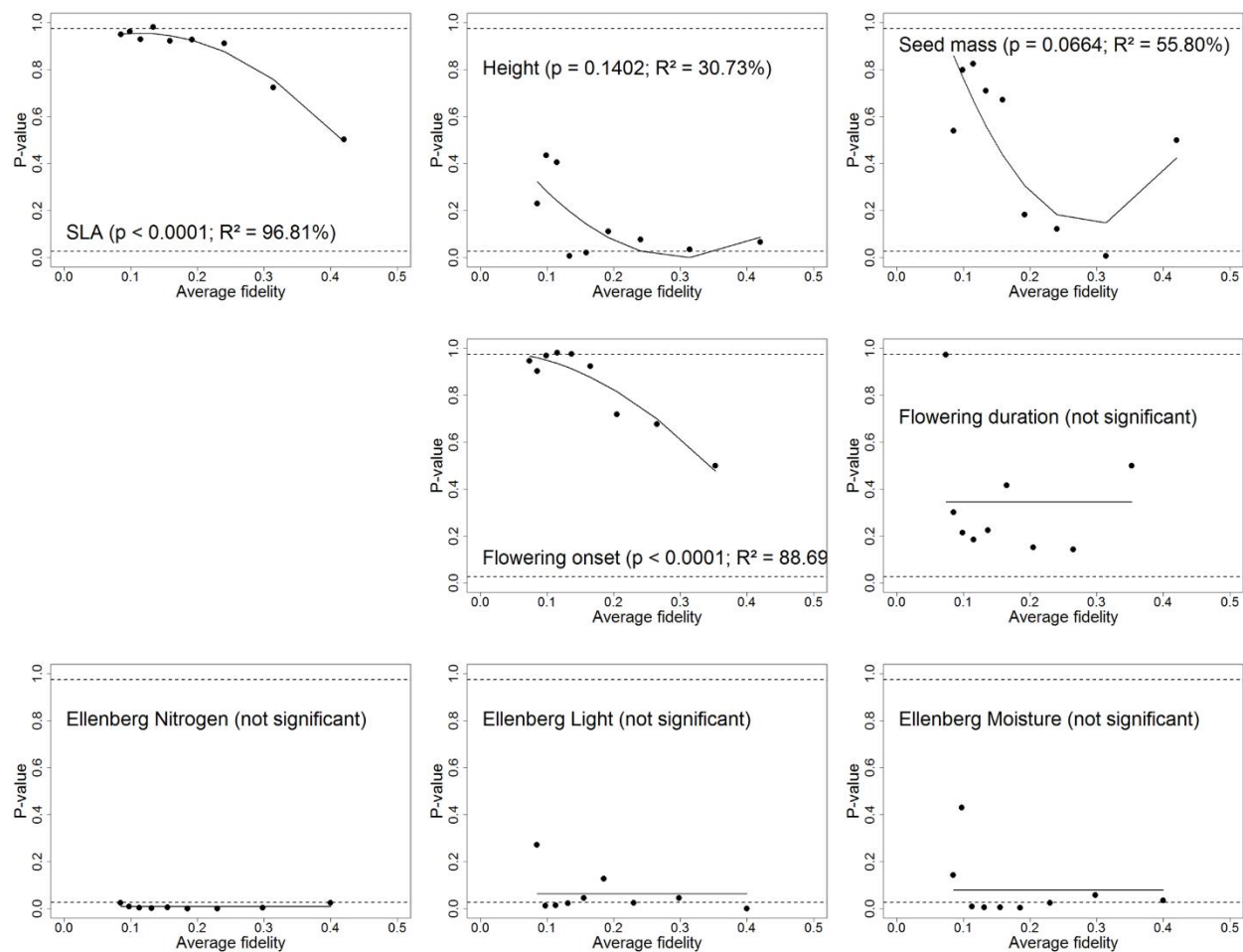
	7		8		9	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
	13	315 (258)	4	493 (451)	10	104 (142)
	18	124 (181)	6	274 (316)	14	137 (99)

ELLENBERG-MOISTURE:

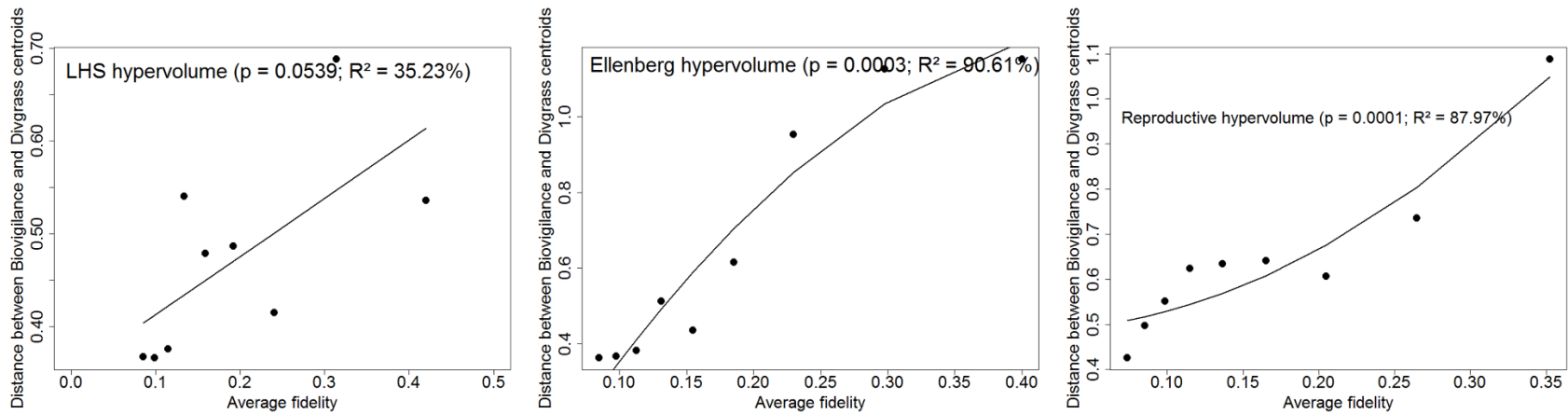
	2		3		4		5	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
Species of cultivated habitats	< 1	13 (15)	< 1	92 (93)	5	411 (368)	< 1	297 (294)
Species of non-cultivated habitats	< 1	13 (11)	< 1	66 (65)	7	214 (257)	< 1	202 (205)

	6		7		8		9	
	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts	Chi <sup>2</sup> component	Species counts
	3	51 (65)	3	85 (102)	3	45 (59)	< 1	13 (11)
	4	59 (45)	4	88 (71)	5	55 (41)	< 1	6 (8)

**Appendix S2.** Variation in the p-value of the variance of the investigated functional traits along a gradient of weed species fidelity for arable fields. P-values obtained through resampling corresponds to the probability of trait variance to be significantly different than expected by chance; hence, a p-value inferior to 0.025 or superior to 0.975 corresponds to a trait variance significantly smaller or higher than expected, respectively (dotted lines show significance levels). Species fidelity for arable fields ranges from -1 to 1 and correlates positively with the ratio of the frequency of the species in arable fields to the frequency of the species in open non-cultivated habitats. On each plot x-axis, dots corresponds from left to right to the first nine deciles of the weed species pool ranked by decreasing fidelity (e.g., the dot on the extreme left of each plot refer to the 10% of the species among the weed pool with the highest fidelity for arable fields). Regression lines were obtained by AIC selection on linear and quadratic models.



**Appendix S3.** Variations in the distance between the hypervolume centroid of weeds and the hypervolume centroid of species of open non-cultivate habitat along a gradient of species fidelity for arable fields. Species fidelity for arable fields ranges from -1 to 1 and correlates positively with the ratio of the frequency of the species in arable fields to the frequency of the species in open non-cultivated habitats. On each plot x-axis, dots corresponds from left to right to the first nine deciles of the weed species pool ranked by decreasing fidelity (e.g., the dot on the extreme left of each plot refer to the hypervolume calculated using the 10% of the species among the weed pool with the highest fidelity for arable fields). Regression lines were obtained by AIC selection on linear and quadratic models.



III. Le rôle de la dispersion temporelle  
et de la variation temporelle des  
conditions environnementales  
dans l'assemblage des  
communautés

### 3.1. Introduction

Après avoir analysé les caractéristiques fonctionnelles du pool d'espèces adventices, je propose maintenant d'appréhender le rôle de la dispersion temporelle (voir encadré 2) et des variations temporelles des conditions environnementales dans l'assemblage des communautés de plantes adventices. En effet, les parcelles cultivées sont des habitats très dynamiques dans le temps où les cultures se succèdent les unes aux autres. Du fait de la destruction régulière des plantes adventices dans les parcelles cultivées par les nombreuses perturbations qui les affectent, les mécanismes de dispersion sont supposés jouer un rôle important dans l'assemblage des communautés de plantes adventices. Si le rôle de la dispersion spatiale des plantes adventices a déjà été étudié, celui de la dispersion temporelle reste à élucider.

#### 3.1.1. Dispersion spatiale

Nous avons vu dans le chapitre précédent que la plupart des espèces adventices se retrouvent à la fois dans les parcelles cultivées et dans des habitats ouverts non cultivés. A l'échelle d'un paysage, des mécanismes de dispersion spatiale entre habitats non-cultivés et parcelles cultivées sont donc susceptibles de maintenir la diversité des espèces adventices dans les parcelles cultivées. Des longueurs de linéaires de bordures herbacées semi-naturelles importantes semblent ainsi favoriser la diversité des communautés adventices dans les parcelles agricoles (Gaba et al. 2010, Petit et al. 2016). De même, des études suggèrent que la dispersion spatiale de l'interface au centre des parcelles contribue à maintenir les espèces dans les parcelles (Gabriel et al. 2005, Poggio et al. 2012), les interfaces constituant des habitats moins perturbés et moins compétitifs. Finalement, la richesse des communautés adventices observées dans des blés d'hiver cultivés conventionnellement augmente avec la proportion de parcelles agricoles en agriculture biologique présentes dans un rayon de un kilomètre, suggérant que les parcelles cultivées en agriculture biologique constituent un habitat source pour les espèces adventices (Henckel et al. 2015). L'ensemble de ces travaux souligne l'importance de considérer l'existence de mécanismes régionaux et locaux pour comprendre les patrons de diversité observés à l'échelle des communautés de plantes adventices. Cependant, ces études ne tiennent compte ni de l'effet de la variation temporelle des conditions environnementales au sein d'une parcelle cultivée (exception dans Henckel et al. 2015) ni de la dispersion temporelle des espèces adventices.

#### 3.1.2. Dispersion temporelle

Nous avons vu dans le chapitre précédent que la majorité des espèces adventices des cultures sont des plantes annuelles (ou thérophytes ; Bourgois et al. en préparation). Cette stratégie est supposée

avoir été favorisée par les perturbations fréquentes dans les parcelles de grandes cultures annuelles. En effet les plantes annuelles produisent de nombreuses graines dormantes qui leur permettent de recoloniser rapidement les patches d'habitat après un évènement de perturbation (Westoby 1998). De plus, la production de graines qui forment des banques de graines dans le sol des parcelles cultivées permet aux espèces adventices de disperser dans le temps (encadré 2). A chaque année culturale, les conditions abiotiques (exemple : désherbage, climat) et la compétition avec l'espèce cultivée affectent la structure des communautés adventices (voir 1.2). Sous cette hypothèse, seules les espèces adventices adaptées à ces conditions pourront terminer leur cycle de vie et produire de nouvelles graines (Figure 10). En conséquence, la composition de la banque de graines observée à un instant  $t$  dépend des conditions environnementales qui prévalaient dans le passé (Bohan et al. 2011). L'ensemble des conditions environnementales passées, décrit par la variation temporelle de ces conditions, peut alors affecter l'assemblage des communautés adventices suivantes du fait de la dispersion temporelle des espèces adventices depuis les banques de graines. Par exemple, Ryan et al. (2010) montrent que l'assemblage d'une communauté adventice peut être affecté par l'expansion d'une population adventice ayant eu lieu plus de dix années avant l'année de culture considérée. L'assemblage d'une communauté de plantes adventices est donc supposé dépendre d'interactions entre la dispersion temporelle des espèces, la variation temporelle des conditions environnementales et les conditions environnementales contemporaines de l'année de culture considérée (i.e. conditions abiotiques et interaction biotiques). Cependant à ce jour, aucune étude n'a quantifié la contribution du processus de dispersion temporelle sur l'assemblage des communautés adventices par rapport aux conditions environnementales contemporaines. Plus généralement, comment les interactions entre dispersion temporelle des espèces, les variations temporelles des conditions environnementales et conditions environnementales contemporaines affectent l'assemblage des communautés dans les habitats très dynamiques reste largement méconnu.

## Encadré 2 : La dispersion temporelle

La dispersion est le mouvement dans l'espace ou dans le temps des individus d'un site source (site de naissance ou site où se sont reproduits les parents) à un autre site où ils peuvent s'établir et se reproduire (Nathan et al. 2008).

La dispersion temporelle est souvent associée à la dormance dont la définition la plus large est un « stade de vie pendant lequel le développement d'un individu est stoppé du fait d'un métabolisme fortement ralenti » (*hypo-métabolisme*, Brendonck et De Meester 2003). La dormance est une réponse adaptative qui permet aux espèces d'être maintenues dans un site malgré des périodes saisonnières aux conditions environnementales défavorables au développement des individus (Harper et McNaughton 1960). De nombreux animaux, plantes, champignons ou bactéries peuvent ainsi disperser dans le temps (Mergeay et al. 2007). Les modes de dispersion temporelle sont variés : certains organismes adultes peuvent entrer en dormance pour survivre à une mauvaise période (exemple : insectes). Dans les forêts tropicales et tempérées, les plantules de jeunes arbres peuvent disperser dans le temps en attendant une perturbation qui leur permettra d'accéder à la lumière. Autrement, de nombreux organismes adultes produisent des propagules dormantes (exemple : œuf de diapause, graines dormantes) avant les périodes aux conditions environnementales défavorables pour assurer la survie de l'espèce dans un site. Ces propagules forment des réservoirs de propagules (exemple : banque de graines) principalement dans le sol des localités où elles ont été formées même si elles peuvent aussi disperser dans l'espace et contribuer à la constitution des réservoirs de propagules dans des sites voisins (Mergeay et al. 2011, Alexander et al. 2012, Falahati-Anbaran et al. 2014).

En biologie végétale, on distingue la dormance de la quiescence des graines. La dormance des graines correspond à leur incapacité à germer (reprise du développement) malgré des conditions environnementales favorables tandis que la quiescence est une réponse immédiate à un facteur limitant ; le métabolisme est rétabli aussi tôt après que ce facteur limitant soit levé (Baskin et Baskin 2004). En biologie animale, l'équivalent de la dormance végétale est la « diapause » qui définit un stade de dormance où l'arrêt du développement est induit par des facteurs internes (Brendonck 1996).

Dans ce manuscrit, on considèrera que la dispersion temporelle des espèces réfère à la production de propagules dormantes et à la germination (ou éclosion) de ces propagules après une période de temps au moins égal au temps moyen d'une génération de l'espèce considérée.



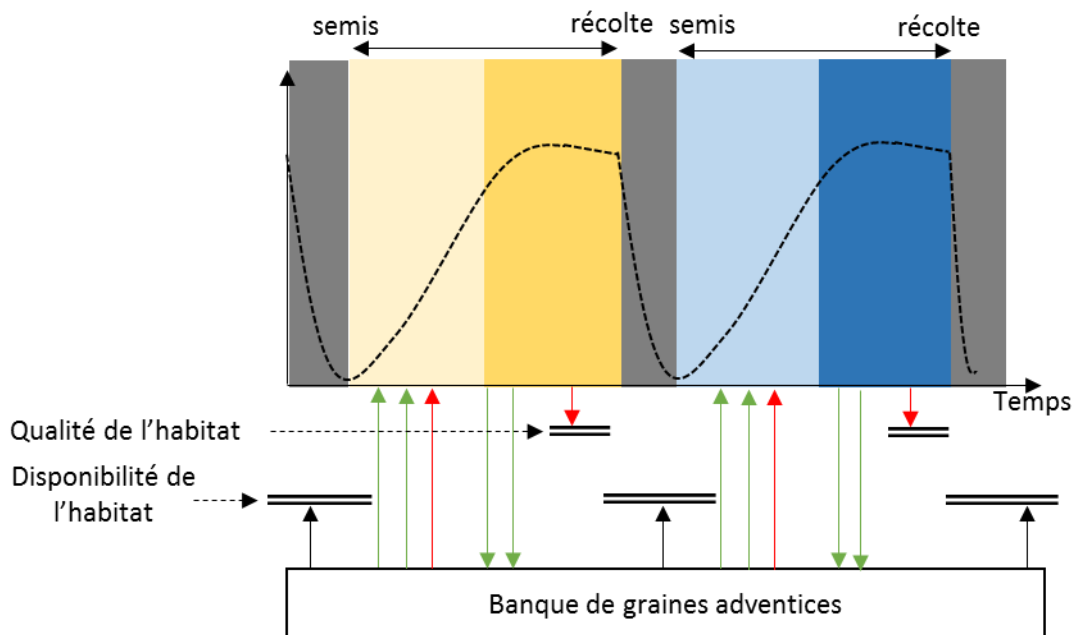


Figure 10 : Succession de cultures au sein d'une parcelle cultivée et fonctionnement de la banque de graines adventices.

Haut : Succession des années culturales au sein d'une parcelle agricole de grandes cultures annuelles. Une année culturale est délimitée par le semis et la récolte d'une espèce cultivée (période de disponibilité de l'habitat). La courbe en pointillé représente la biomasse des espèces cultivées. Le niveau de ressources disponibles pour les adventices est plus important au début (couleurs claires) qu'à la fin (couleurs sombres) d'une année de culture. Les périodes en gris sombres correspondent aux périodes d'inter-cultures.

Bas : Fonctionnement de la banque de graines adventices. L'assemblage des communautés adventices pendant une année culturale dépend de l'émergence des graines adventices depuis la banque de graines (flèches montantes). La composition de la banque de graines dépend de la production des graines adventices pendant les années de cultures (flèches descendantes). Les espèces qui germent pendant l'inter-culture (en noir) sont généralement détruites avant le semis de l'espèce cultivée. Les espèces adventices qui germent pendant la période de disponibilité de l'habitat peuvent être exclues de la communauté avant d'avoir pu produire de nouvelles graines (en rouge). Seules les espèces capables de germer pendant la période de disponibilité et de survivre aux conditions abiotiques et aux interactions biotiques (i.e. qualité de l'habitat) produiront de nouvelles graines (en vert).

### 3.2. Quelles théories mobiliser ?

Pour comprendre comment des interactions entre la dispersion temporelle des espèces, la variation temporelle des conditions environnementales et les conditions environnementales contemporaines de l'année de culture considérée peuvent affecter l'assemblage des communautés, je fais appel à trois cadres théoriques développés en écologie. Ces théories traitent respectivement du rôle des interactions entre dispersion et conditions environnementales sur l'assemblage des communautés (théorie des méta-communautés ; Leibold et al. 2004) ; des effets de la variation temporelle des conditions environnementales sur les populations (modèle de viabilité des populations ; Shaffer 1981, Boyce 1992) et des effets de la variation temporelle des conditions environnementales sur la coexistence des espèces (*storage effect* ; Chesson 2000).

### 3.2.1. La théorie des méta-communautés

La théorie des méta-communautés est le principal cadre théorique développé en écologie qui intègre explicitement le rôle des processus régionaux (i.e. dispersion spatiale) et locaux (conditions abiotiques x interactions biotiques) sur l'assemblage des communautés (Hubbell 2001, Leibold et al. 2004, Holyoak et al. 2005). Une méta-communauté est un ensemble de communautés reliées par la dispersion d'au moins une espèce (Figure 11) ; elle correspond en cela à la définition du pool régional d'espèces présenté dans l'introduction générale. En fonction du poids respectifs des processus locaux et régionaux sur l'assemblage d'une communauté, quatre principaux scénarios ont été envisagés. L'analyse des différentes composantes de la diversité (encadré 3) est un moyen de dissocier ces différents scénarios les uns des autres.

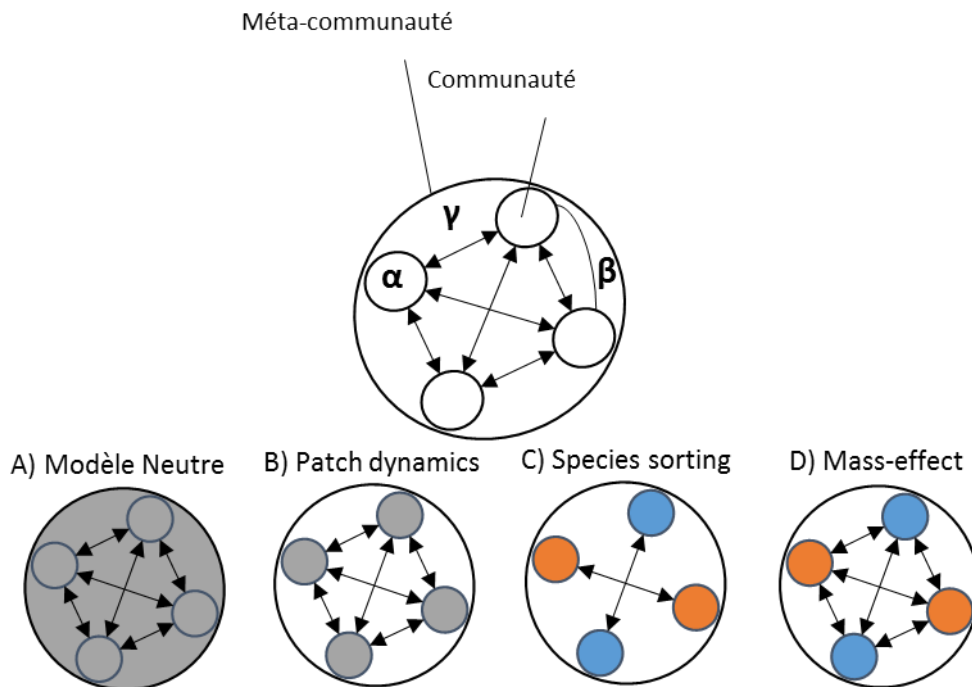


Figure 11 : Les modèles du cadre théorique des méta-communautés. Les communautés (petits cercles) reliées entre elles par la dispersion d'au moins une espèce (flèches noires) forment une méta-communauté (grand cercle). Les couleurs différentes représentent les conditions abiotiques locales différentes.

Dans le modèle neutre (Hubbell, 2001), l'ensemble des espèces sont supposées écologiquement équivalentes et les conditions environnementales homogènes (Figure 11A). La diversité  $\gamma$ - dépend ainsi uniquement des taux de spéciation, tandis que la diversité  $\alpha$ -dépend de la dispersion des espèces au sein du paysage considéré et des perturbations stochastiques génératrices d'extinctions locales. La  $\beta$ -diversité est supposée augmenter avec la distance spatiale séparant deux communautés comparées (Legendre 2008).

La perspective du *patch-dynamic* (Hastings 1980, Tilman 1994) envisage l'existence de multiples patchs aux conditions abiotiques équivalentes mais compris dans une matrice inhospitalière

(figure 11B). Des extinctions régulières, résultant soit de phénomènes démographiques aléatoires, soit de perturbations (Lande 1993), entraîne le réassemblage régulier des communautés. Cependant à la différence du modèle neutre, les espèces diffèrent en fonction d'un compromis entre capacité compétitrice et capacité de dispersion. L' $\alpha$ -diversité dépend donc principalement du taux de colonisation du patch considéré qui varie en fonction des espèces. Ce taux de colonisation est également supposé augmenter avec le périmètre du patch (*target area hypothesis*, Lomolino 1990) et avec la connectivité entre les différents patches (Biswas et Wagner 2012). La  $\beta$ -diversité est donc supposée diminuer avec la connectivité de l'habitat entre les différents patches (Economio et Weitt 2010). Finalement, la  $\gamma$ -diversité résulte des dynamiques de spéciation et d'extinction des espèces propres à chaque patch (Leibold et al. 2004).

La perspective du *species sorting* (Figure 11C) fait suite aux théories fondées sur l'observation de changement d'espèces le long de gradients environnementaux en considérant les effets des conditions abiotiques locales sur la démographie des populations et les interactions interspécifiques (Chase et Leibold 2003). La dispersion des espèces au sein de la méta-communauté permet aux espèces de suivre l'hétérogénéité spatiale des conditions abiotiques de façon à ce que le lien entre conditions abiotiques locales et nature des espèces présentes soit préservé. Dans cette perspective, l' $\alpha$ -diversité dépend donc principalement des conditions environnementales au sein du patch considérée. La  $\beta$ -diversité est supposée augmenter avec l'hétérogénéité des conditions environnementales au sein du paysage (Legendre et al. 2008) tout comme la  $\gamma$ -diversité (Stein et al. 2014). Cependant, si l'hétérogénéité des conditions environnementales est trop forte au sein d'un paysage, la quantité d'habitats disponibles pour une espèce peut diminuer si fortement que le risque d'extinction de cette espèce augmente, entraînant une diminution des diversités  $\alpha$  et  $\gamma$  (Kadmon et Allouche 2007, Allouche et al. 2012, Laanisto et al. 2013).

Finalement le modèle du *mass effect* (figure 11D), envisage des taux de dispersion entre patches si important que le lien entre niche écologique des espèces et conditions environnementales locales peut en être altéré (Holt 1996, Mouquet et Loreau 2002). Les espèces peuvent émigrer d'habitats sources (où leur croissance démographique est positive) vers des habitats puits (où leur taux de croissance démographique est négatif). Dans cette optique, la diversité  $\alpha$  dépend des conditions environnementales locales mais aussi des taux de dispersion entre les différents patches, alors corrélés à la distance spatiale séparant les communautés comparées. La  $\beta$ -diversité est supposée être plus faible que sous l'hypothèse du *species sorting* puisque la dispersion des espèces homogénéise la composition des différentes communautés (Münkemüller et al. 2012). La  $\gamma$ -diversité est supposée augmenter avec l'hétérogénéité des conditions environnementales sauf si des taux de

dispersion importants favorisent un nombre d'espèces restreints (par exemple des prédateurs ou des espèces généralistes ; Leibold et al. 2004).

### Encadré 3 : Les différentes composantes de la diversité

En 1972, Whittaker propose de décomposer les patrons de diversité observés à différentes échelles spatiales de façon à dissocier le poids des processus écologiques sous-jacents l'assemblage d'une communauté. L'ensemble des espèces observées à l'échelle de la méta-communauté est appelée  $\gamma$ -diversité tandis que l'ensemble des espèces observées à l'échelle d'une communauté est appelée  $\alpha$ -diversité (Figure 11). Finalement, la  $\beta$ -diversité est le rapport entre diversité locale et régionale (Whittaker 1972). La méthode de partitionnement de la diversité selon Whittaker est donc une méthode multiplicative. A contrario, Lande (1996) propose une approche additive du partitionnement de la diversité où la diversité  $\beta$  correspond à la différence entre les diversités  $\gamma$  et  $\alpha$ . Finalement, le concept de  $\beta$ -diversité est aussi fréquemment associé à une mesure du degré de similarité (ou de dis-similarité) de la composition de deux ou plusieurs communautés (Anderson et al. 2011). Les indices de Jaccard et de Bray-Curtis sont deux indices qui mesurent le degré de dis-similarité de la composition de deux communautés basés respectivement sur la présence et l'abondance relative des espèces. Bien que les concepts diffèrent un peu, le degré de dis-similarité de la composition de deux communautés est très corrélé à la diversité  $\beta$  calculée selon Whittaker (1972) (Anderson et al. 2011).

Dans mes travaux de thèse, j'emploie le terme de  $\beta$ -diversité en référence à la dis-similarité de composition entre deux communautés dans le chapitre 4. A contrario dans le chapitre 5, j'emploie le terme de  $\beta$ -diversité au sens de Whittaker (1972).

### 3.2.2. Les modèles de viabilité des populations

Les modèles de viabilité des populations sont des modèles de dynamique des populations qui déterminent la probabilité qu'une population s'éteigne dans un nombre d'années donné (Shaffer 1981). Cette probabilité dépend des variations aléatoires des conditions environnementales au cours du temps qui affectent les traits des espèces et de la stochasticité démographique. La stochasticité démographique réfère au caractère aléatoire de la naissance et de la mort d'un individu (Gravel et al. 2011). Selon ces modèles de dynamique des populations, le risque d'extinction d'une espèce augmente avec la variation temporelle aléatoire des conditions environnementales et ce d'autant plus que la taille des populations est petite (Boyce 1992). A contrario, la production de structures de dispersion temporelle comme les graines dormantes diminue le risque d'extinction d'une espèce avec la variation temporelle des conditions environnementale (Gravel et al. 2011).

### 3.2.3. Le "storage effect" temporel

La théorie du *storage effect* stipule que la variation temporelle des conditions environnementales peut promouvoir la coexistence de différentes espèces au sein d'une localité. Pour ce faire, trois prérogatives sont nécessaires à savoir : 1) les capacités de compétition des espèces qui coexistent varient avec la fluctuation des conditions environnementales, 2) les espèces répondent différemment aux fluctuations des conditions environnementales (différentiation temporelle de niche) et 3) les espèces disposent de structures leur permettant de "tamponner" les taux de croissance négatifs pendant les périodes où les conditions environnementales leurs sont défavorables (Chesson 2000). La formation de réservoirs de propagules dormantes (exemple : œufs de diapause, banque de graines) qui permet aux espèces de disperser dans le temps est un tel mécanisme (Cacères 1997, Mergaey et al. 2007).

### 3.2.4. Les limites de ces théories

Chacune des théories présentées apporte des éléments pour comprendre comment les interactions entre la dispersion temporelle des espèces et les conditions environnementales passés et contemporaines peuvent affecter l'assemblage des communautés. Premièrement, le cadre théorique des méta-communautés permet de comprendre comment les interactions entre la dispersion spatiale et les conditions environnementales locales peuvent affecter l'assemblage d'une communauté. Cependant les modèles des méta-communautés ont été développés dans des paysages statiques et ne considèrent donc pas le rôle des variations temporelles des conditions environnementales (Logue et al. 2011, Datry et al. 2016). De plus, son application aux cas des organismes capables de disperser dans le temps a été discutée (Alexander et al. 2012) puisque l'observation d'une espèce dans une communauté peut résulter de la dispersion spatiale ou de la dispersion temporelle de cette espèce. Deuxièmement, les modèles de viabilités des populations montrent que la variation temporelle des conditions environnementales peut entraîner l'extinction d'une espèce d'une localité (Gravel et al. 2011). Notons cependant que ces modèles ne considèrent pas l'existence d'interactions biotiques puisqu'ils décrivent la démographie d'une seule espèce. Troisièmement, la théorie du *storage effect* stipule que la production de propagules dormantes est un mécanisme qui permet la coexistence de différentes espèces dans les localités où les conditions environnementales fluctuent. Toutefois dans cette théorie, seule la compétition, qui varie avec les conditions environnementales, affecte les patrons de diversités observés. Finalement, Adler et Drake (2008) proposent un modèle théorique où ils intègrent à la fois les risques d'extinction et la compétition comme mécanismes expliquant la coexistence des espèces dans les environnements où les conditions environnementales varient au cours du temps. Ils montrent que pour des amplitudes de variations relativement faibles des conditions

environnementales, la compétition favorise la coexistence des espèces sur le long terme tandis que le risque d'extinction, qui augmente de façon non linéaire avec l'amplitude des variations environnementales, diminue la période temps pendant laquelle les espèces coexistent. Cependant, aucun de ces modèles ne considère comment la dispersion temporelle des espèces et les variations temporelles des conditions environnementales affectent l'assemblage des communautés dans les habitats aux conditions environnementales fluctuantes.

J'ai donc entrepris de proposer des prédictions sur les patrons de diversité observés au sein d'une localité à différentes échelles temporelles attendus en fonction du rôle des processus contemporains (conditions abiotiques et interactions biotiques) et passés (variations temporelles des conditions environnementales et dispersion temporelle) dans un cadre de dynamique de méta-communauté temporelle. On appellera par la suite une méta-communauté temporelle comme l'ensemble des communautés reliées entre elles par la dispersion temporelle d'au moins une espèce. Dans ces dynamiques, la variation temporelle des conditions environnementales est supposée augmenter le risque d'extinction des espèces et/ou promouvoir la différenciation temporelle des niches écologiques. La dispersion temporelle des espèces est supposée affecter l'ampleur de ces deux mécanismes sur l'assemblage des communautés.

### 3.3. Le concept de méta-communauté temporelle

Nous définissons une méta-communauté temporelle comme l'ensemble des communautés qui se sont assemblées à un pas de temps donné dans une localité et qui sont reliées par la dispersion temporelle d'au moins une espèce (Tableau 2, Figure 12). La dispersion temporelle des espèces est quant à elle supposée être le processus de dispersion dominant dans l'assemblage des communautés. En effet, de nombreuses études suggèrent que les espèces qui dispersent dans le temps empêchent l'installation des espèces qui dispersent dans l'espace en monopolisant les ressources les premières (*priority effect* ; Shurin 2000, Mergeay et al. 2011, Lopes et al. 2016). L'observation d'une espèce capable de disperser dans le temps dans une communauté résulte donc plus probablement de l'émergence d'une propagule enterrée dans le sol (dispersion temporelle) que de la dispersion spatiale de cette espèce (Alexander et al. 2012, Falahati-Anbarran et al. 2014). Ainsi, j'ai choisi de négliger le rôle de la dispersion spatiale de façon à émettre une suite d'attendus théoriques sous le seul rôle de la dispersion temporelle des espèces.

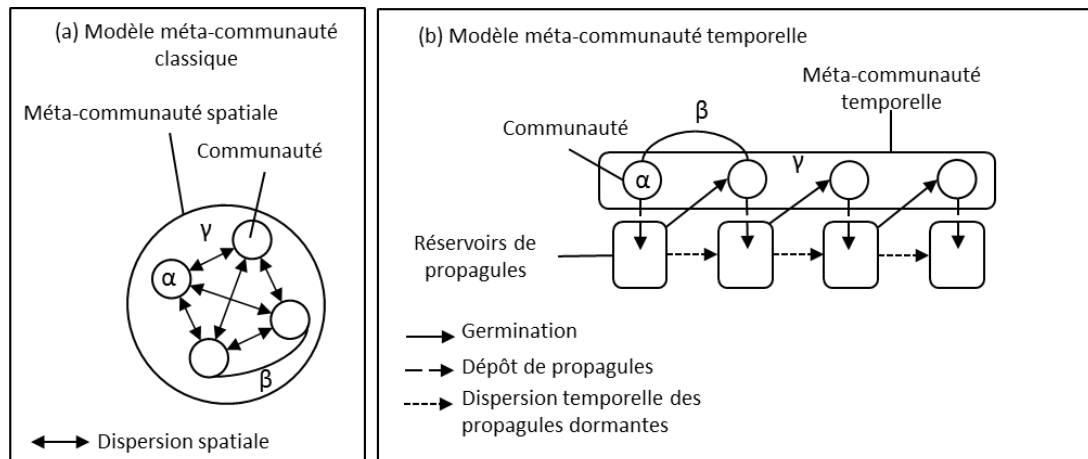


Figure 12 : Une méta-communauté est un ensemble de communautés reliées par la dispersion, normalement spatiale, d'au moins d'une espèce (a). Nous étendons ici cette définition de façon à intégrer le rôle de la dispersion temporelle : l'ensemble des communautés reliées entre elles par la dispersion temporelle d'au moins une espèce forme une méta-communauté temporelle (b). Dans les deux cas, on dissocie la diversité observée à l'échelle d'une communauté (diversité- $\alpha$ ), la diversité observée à l'échelle de la méta-communauté (la diversité- $\gamma$ ) et le changement d'espèces entre deux communautés ( $\beta$ -diversité). La  $\beta$ -diversité correspond aussi au rapport entre diversité  $\gamma$  et diversité- $\alpha$  (Anderson et al. 2011).

### 3.3.1. Quels systèmes s'apparentent à une méta-communauté temporelle ?

Les habitats éphémères sont caractérisés par des variations temporelles des conditions environnementales tellement importantes que l'habitat pour un groupe d'espèces peut disparaître provisoirement d'une localité donnée (Tableau 2). Du fait de ces variations temporelles extrêmes, la plupart des espèces retrouvées dans les habitats éphémères sont des espèces capables de disperser dans le temps (Mergeay et al. 2007). Le cadre conceptuel de méta-communauté temporelle est donc spécialement adapté pour comprendre les règles d'assemblages des communautés dans ces habitats éphémères. Les déserts où de rares évènements de précipitations induisent l'assemblage de communautés de plantes annuelles via la germination de leur graines dormantes jusqu'à l'épuisement des ressources hydriques sont un exemple de tels habitats. De même, dans les mares temporaires l'assemblage des communautés de micro-organismes via l'émergence d'œufs de diapause est fortement contraint par la disponibilité en eau (O'Neil 2016). Finalement, les agroécosystèmes de grandes cultures annuelles où les plantes adventices peuvent s'assembler en communautés entre deux opérations de labours constituent également des habitats éphémères pour les adventices (voir chapitre 4, Mahaut et al. 2018).

Table 2: Définition des termes liés au concept de méta-communauté temporelle

Terme	Définition dans Leibold et al. (2004)	Application au cas d'une méta-communauté temporelle
<i>Niveau d'organisation</i>		
Population	Tous les individus d'une espèce occupant un patch	Tous les individus d'une espèce occupant un patch, propagule dormantes comprises
Communauté	Les individus de toutes les espèces qui coexistent et interagissent potentiellement au sein d'un patch	Les individus actifs (i.e. non dormants) de l'ensemble des espèces qui coexistent et interagissent dans un patch éphémère
Méta-communauté	Ensemble de communautés reliées par la dispersion d'au moins une espèce	Un ensemble de communautés reliées par la dispersion temporelle d'au moins une espèce
<i>Echelle</i>		
Patch	Portion restreinte de l'espace définie par des conditions environnementales relativement homogènes (patch d'habitat). Analogue de localité, qui peut contenir une communauté	Portion restreinte de l'espace et du temps définie par des conditions environnementales relativement homogènes (patch d'habitat éphémère). La période de temps peut être délimitée par des événements de perturbations qui détruisent l'ensemble des individus précédemment installés ou par la disparition ponctuelle de l'habitat du fait de fluctuations fortes des conditions environnementales
Localité	Portion de l'espace défini par des conditions environnementales relativement homogènes. Analogue de patch	Une portion de l'espace où se succèdent plusieurs patches éphémères
Région	Une portion de l'espace contenant plusieurs localités et capable de contenir une méta-communauté	A l'échelle d'une localité, une période de temps suffisamment large pour contenir une méta-communauté temporelle c'est à dire une succession de plusieurs patches éphémères.
<i>Dynamiques</i>		
Source-puits	Dynamique spatiale par laquelle une population locale peut être maintenue dans une localité non favorable à la survie de ses individus (localité puits) via la dispersion des individus depuis des habitats sources où les taux de croissance de cette population sont positifs	Dynamique temporelle par laquelle une population peut être observée dans un patch d'habitat éphémère aux conditions non favorables à la survie de ses individus grâce la dispersion temporelle des individus depuis les réservoirs de propagules.
Colonisation	Une dynamique spatiale par laquelle une population s'établit dans une localité dont elle était absente via la dispersion de ses individus	Une dynamique temporelle par laquelle une espèce s'établit dans un patch éphémère dont elle était préalablement absente grâce à la dispersion temporelle de ses individus.
Extinction	Un mécanisme par lequel une population préalablement établie dans une localité disparaît du fait de processus déterministes (par exemple : exclusion compétitive) ou aléatoire (par exemple : perturbation).	Un mécanisme par lequel une population est exclue d'un habitat éphémère par des processus déterministes ou aléatoires
<i>Processus</i>		
Dispersion	Un processus opérant à l'échelle de la région correspondant au mouvement des individus d'un patch à un autre	Un processus correspondant à l'émergence d'un individu dans un patch éphémère alors que la propagule à l'origine de cet individu a été produite dans un patch éphémère précédent. Dépend du réservoir de propagule local qui se construit au fur et à mesure que les propagules sont produites
Filtrage environnemental	Un processus opérant à l'échelle d'un patch et basé sur la différenciation de niche écologique des espèces, comprenant 1) les effets des conditions abiotiques locales et 2) les effets des interactions biotiques.	Un processus opérant à l'échelle d'un patch d'habitat éphémère et basé sur la différenciation temporelle de niche écologique, comprenant 1) les effets des conditions abiotiques contemporaines et 2) les effets des interactions biotiques contemporaines.



La période d'existence (ou période de disponibilité) des patches d'habitats éphémères est restreinte du fait de perturbations qui détruisent régulièrement l'ensemble des individus installés localement (exemple : le labour dans les parcelles de grandes cultures annuelles) et/ou de la disparition rapide des ressources initialement disponibles (exemple : disponibilité en eau dans les mares temporaires). De plus, la qualité (i.e. conditions abiotiques et interactions biotiques) peut varier pendant la période de disponibilité d'un patch éphémère (O'Neil 2016) et entre les patches éphémères qui se succèdent au sein d'une même localité (Jeffries 2008, 2011). Par exemple, si on prend le cas d'une mare temporaire, la période de disponibilité de l'habitat représente la période de temps pendant laquelle la mare est en eau. Pendant cette période, la qualité de l'habitat pour les espèces peut varier par exemple en fonction de la température. De plus, si la mare est mise en eau une année  $n$  et une année  $n+1$ , la qualité de l'habitat peut varier entre ces deux périodes de disponibilité en fonction des conditions climatiques contemporaines de chacune de ces périodes. La variation temporelle des conditions environnementales dans les habitats éphémères correspond donc à la variation des périodes de disponibilité et de qualité des patches.

### 3.3.2. Dispersion temporelle entre patches d'habitats éphémères

Les communautés précédemment assemblées au sein d'une localité peuvent contribuer à l'assemblage des communautés suivantes via la dispersion temporelle des espèces. Ce modèle est donc proche des modèles spatiaux dans lesquels les espèces dispersent dans une direction particulière (dispersion asymétrique, Salomon et al. 2010) du fait de vecteurs de dispersion orientés le long de corridors écologiques tels les routes (Meunier et Lavoie 2012) ou les cours d'eau (Altermatt et al. 2011, Bourgeois et al. 2016). Cependant, à la différence d'une méta-communauté classique, le pool régional d'espèce correspond ici au réservoir de propagules dont la dynamique est plus complexe que celle du pool régional.

#### 3.3.2.1. Composition et structure du réservoir de propagules

La composition du réservoir de propagules reflète les dynamiques de productions et de disparition des propagules précédemment produites par les espèces installées dans la localité. La production des propagules dépend de la période de disponibilité et de la qualité de l'habitat éphémère dans lequel elles sont formées (Ferreira et al. 2015, O'Neil 2016). La structure du réservoir de propagule dépend de la distribution des propagules dans les différents horizons du sol. La structure du réservoir de propagule peut refléter l'ordre dans lequel les propagules ont été formées (Figure 13). Cependant, de nombreux mouvements verticaux d'origines naturelles (exemple : suspension des sédiments par le vent dans les milieux aquatiques, Verschuren 1999) ou anthropiques (exemple : labour dans une parcelle cultivée, Bevenutti 2007) affectent cet ordre et homogénéisent la distribution des propagules

dans les différents horizons du sol. Ces mouvements verticaux permettent ainsi à des propagules produites de nombreuses années auparavant de remonter dans les couches plus superficielles du sol de telle sorte que ces propagules se trouvent dans des conditions favorables à leur germination/éclosion (Figure 13). La dispersion temporelle de ces propagules leur permet alors de contribuer à l'assemblage des communautés plusieurs années après leur formation (Mergeay et al. 2007).

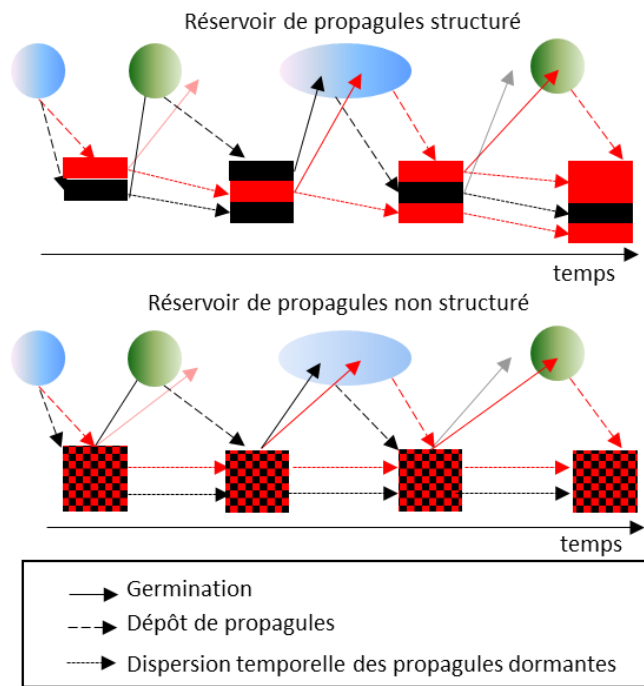


Figure 13: Assemblage des communautés dans les habitats éphémères. Les flèches rouges et noires représentent la dispersion temporelle de deux espèces différentes. Les cercles représentent des patches d'habitats éphémères de période de disponibilité courte alors que les ovales représentent des patches d'habitats éphémères de période de disponibilité plus longue. La couleur de ces formes représente la qualité des patches pendant les périodes de disponibilité de l'habitat. Les rectangles rouges et noirs représentent les réservoirs de propagules dont la structure peut être homogène (réservoir structuré, haut) ou stratifiée (réservoir non structuré, bas).

### 3.3.2.2. Emergence des propagules

La capacité des espèces à émerger depuis le réservoir de propagules dépend de la distribution des propagules dans les différents horizons du sol et des conditions environnementales permettant l'installation des individus issus des propagules (par levée de dormance, germination, reprise d'activité après une période de diapause). Les conditions environnementales qui affectent l'installation des propagules sont principalement des facteurs climatiques saisonniers tels que la température, la luminosité ou l'humidité du sol (Tauber et al. 1982, Baskin et Baskin 1985, 2004). En effet, la plupart des espèces de zooplancton émergent au printemps (Cáceres et al. 1998) bien que certaines espèces soient également susceptibles d'émerger préférentiellement à l'automne (Hairston et al. 2000). Ces distinctions sont plus marquées chez les plantes annuelles où l'on connaît des espèces à germination

printanière, estivale ou automnale et inversement, des espèces capables d'émerger tout au long de l'année quelles que soient les conditions environnementales (Jauzein 1986, Baskin et Baskin 2004). En conséquence, la période de l'année pendant laquelle l'habitat est disponible détermine l'identité des espèces dont les propagules peuvent émerger et donc l'identité des espèces potentiellement observées dans une communauté pendant cette période.

Puisque les conditions environnementales affectent à la fois la production et l'émergence des propagules dormantes depuis les réservoirs de propagules, la variation temporelle des conditions environnementales et la dispersion temporelle des espèces sont supposées affecter l'assemblage des communautés dans les patches d'habitats éphémères.

### 3.3.3. Quels patrons de diversités attendus dans une méta-communauté temporelle ?

Pour dissocier le rôle de la variation temporelle des conditions environnementales et de la dispersion temporelle sur l'assemblage des communautés, je propose de transposer les méthodes de partitionnement de diversité (encadré 3) à l'échelle temporelle. Dans cette perspective, l' $\alpha$ -diversité correspond à la diversité observée à l'échelle d'une communauté à un temps  $t$  et la  $\gamma$ -diversité à l'ensemble des espèces observées dans une localité pendant une portion de temps donnée (Figure 12). Le changement d'espèces entre deux communautés observées au sein d'une même localité à différents moments est une mesure de la  $\beta$ -diversité temporelle. Ces méthodes de partitionnement temporel de la diversité sont de plus en plus employées pour décrire les effets de la variation temporelle des conditions environnementales dans un contexte de méta-communauté spatiale (Jones et al. 2012, Stegen et al. 2013, Petsch et al. 2015, Huttunen et al. 2017, Tonkin et al. 2017, Van Allen et al. 2017). Cependant, aucune de ces études ne considère le rôle de la dispersion temporelle des espèces. Ici, j'envisage donc les relations attendues entre les composantes temporelles de la diversité et la variation temporelle des conditions environnementales en fonction du rôle de ces variations (i.e. différenciation de niche et risque d'extinctions) et de celui de la dispersion temporelle des espèces sur l'assemblage des communautés (Figure 14).

#### 3.3.3.1. Différenciation de niche temporelle et dispersion temporelle

Sous l'hypothèse où les variations temporelles des conditions environnementales promeuvent la différenciation temporelle de niche écologique (i.e. *species sorting* temporel), différentes espèces sont censées être observées au fil du temps. En conséquence, la  $\gamma$ -diversité temporelle est supposée augmenter le long d'un gradient de variation temporelle des conditions environnementales jusqu'à ce que l'ensemble des espèces présentes régionalement ait été observées (Figure 14A). De même, si les espèces changent d'un patch éphémère à l'autre du fait de conditions environnementales différentes, la  $\beta$ -diversité temporelle est supposée augmenter le long du gradient de variation temporelle des

conditions environnementales (Figure 14B). En revanche, sous cette hypothèse de *species sorting* temporel, l' $\alpha$ -diversité est supposée dépendre des conditions environnementales contemporaines du moment où elle est observée plus que de la variation temporelle de ces conditions (Figure 14C).

Cependant, la dispersion temporelle est supposée jouer un rôle déterminant dans l'assemblage des communautés dans les habitats éphémères. Autrement dit, des taux de dispersion temporels importants peuvent permettre l'émergence d'espèces présentes dans le réservoir de propagules dans un patch d'habitat éphémère aux conditions environnementales *a priori* défavorables pour ces espèces (i.e. *mass effect* temporel). On peut alors supposer que les espèces dont les taux de dispersion temporelle sont les plus importants (par exemple : plus de propagules produites ou plages d'émergence plus grandes), sont favorisées par la variation temporelle des conditions environnementales par rapport aux espèces plus spécialistes d'une niche temporelle donnée. En conséquence, l'augmentation de la  $\gamma$ -diversité temporelle le long du gradient de variation temporelle des conditions environnementales peut donc être diminuée par la variation temporelle des conditions environnementales (Figure 14A). De plus, la dispersion temporelle des espèces d'un patch éphémère à l'autre est supposée homogénéiser la composition des communautés observées chacun de ces patches. En conséquence la dispersion temporelle peut diminuer l'augmentation de la  $\beta$ -diversité temporelle le long du gradient de variation temporelle des conditions environnementales (Figure 14B). Finalement, si la diversité du réservoir de propagules augmente avec la variation temporelle des conditions environnementales, l' $\alpha$ -diversité peut aussi augmenter avec la variation temporelle des conditions environnementales du fait de la dispersion temporelle des espèces (Figure 14C).

#### 3.3.3.2. Risque d'extinction et dispersion temporelle

Sous l'hypothèse où la variation temporelle des conditions environnementales augmente le risque d'extinction des espèces (i.e. *patch dynamics* temporel) et qu'aucun phénomène de colonisation spatial n'existe, le nombre d'espèces observées dans une localité est supposé diminuer le long d'un gradient de variation temporelle des conditions environnementales. En conséquence, la  $\gamma$ -diversité temporelle et la diversité  $\alpha$  sont supposées diminuer le long d'un gradient de variation temporelle des conditions environnementales (Figures 14D et 14F). De plus, si une espèce disparaît d'une localité du fait de la variation temporelle des conditions environnementales, alors la  $\beta$ -diversité temporelle est supposée augmenter le long du gradient de variation temporelle des conditions environnementales (Figure 14E).

Cependant, l'existence d'un réservoir de propagules est supposée réduire le risque d'extinction des espèces dans les habitats aux conditions environnementales fluctuantes (Chesson 2000). La dispersion temporelle des espèces peut donc atténuer la diminution des diversités  $\gamma$ -temporelle et  $\alpha$

ainsi que l'augmentation de la  $\beta$ -diversité temporelle le long du gradient de variation temporelle des conditions environnementales.

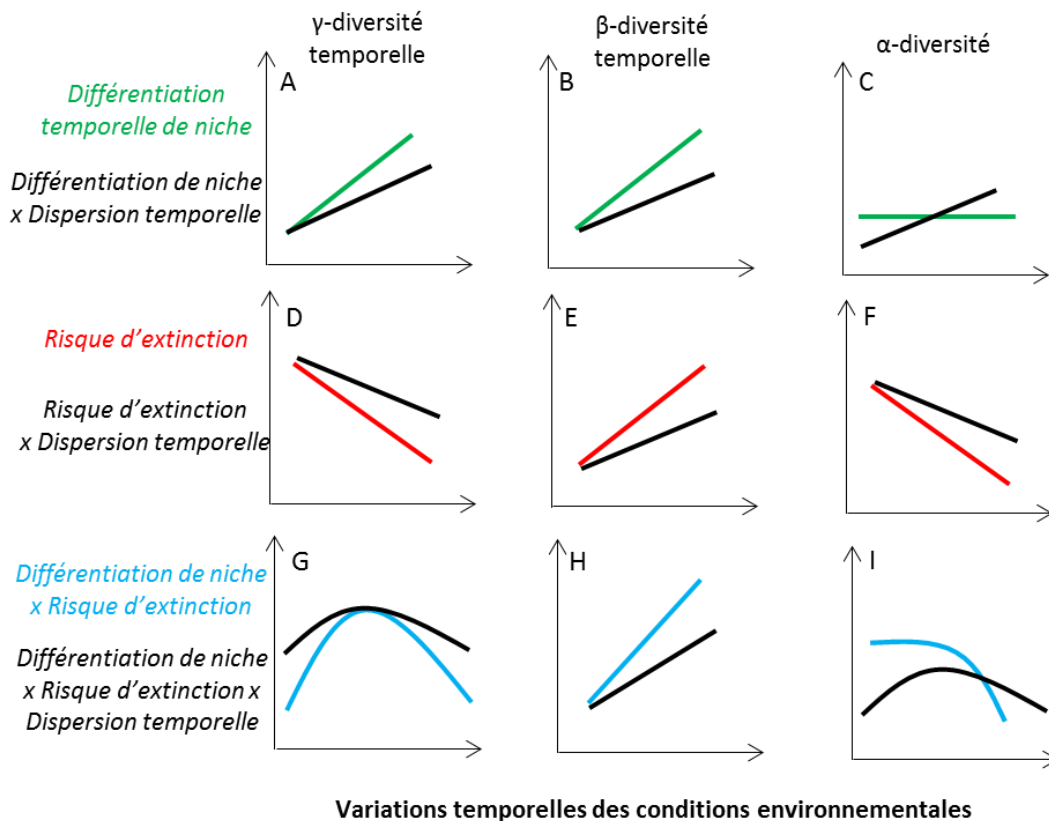


Figure 14 : Différents patrons de diversité attendus en fonction du rôle des variations temporelles et de la dispersion temporelle des espèces. Les variations temporelles des conditions environnementales peuvent affecter les patrons de diversité via deux mécanismes distincts, à savoir la différenciation temporelle de niche ou l'augmentation du risque d'extinction des espèces. Les courbes en couleur correspondent aux relations attendues entre diversité et variation temporelle des conditions environnementales sous l'hypothèse où la dispersion temporelle n'affecte pas les patrons de diversité observés. A l'inverse, les courbes en noires représentent les relations attendues sous l'hypothèse où la dispersion temporelle des espèces affecte l'assemblage des communautés.

### 3.3.3.3. Variation de l'importance de la différenciation temporelle et du risque d'extinction

Un modèle théorique prédit que la différenciation de niche temporelle promeut la coexistence des espèces pour des niveaux de variations temporelles faibles à moyens tandis que le risque d'extinction des espèces augmente pour des niveaux de variations temporelles moyens à forts (Adler et Drake 2008). Dans ce cas, des relations non linéaires sont attendues entre  $\alpha$ - ou  $\gamma$ -diversité temporelle et variations temporelles des conditions environnementales. La  $\gamma$ -diversité temporelle est en effet supposée augmenter pour des niveaux de variations temporelles faibles à moyens (du fait de la différenciation temporelle de niche) puis diminuer pour des niveaux de variations temporelles moyens à forts (du fait de l'augmentation des phénomènes d'extinctions, Figure 14G). La dispersion temporelle des espèces peut atténuer cette diminution en atténuant le risque d'extinction des espèces. De même,

dans le cas où la différenciation temporelle de niche et les risques d'extinctions dominent pour des niveaux de variations temporelles différents, la diversité  $\alpha$  est supposée être d'abord indépendante de la variation temporelle des conditions environnementales (car principalement affectée par les conditions environnementales contemporaines) puis, du fait de l'augmentation du nombre de phénomènes d'extinctions, diminuer pour des niveaux de variations temporelles plus forts (Figure 14I). La dispersion temporelle peut modifier ces relations en promouvant la diversité  $\alpha$  pour des niveaux de variations temporelles faibles à moyens (du fait de la dispersion temporelle) puis en atténuant la diminution de la diversité  $\alpha$  pour des niveaux de variations temporelles moyens à forts (du fait de la réduction des risques d'extinctions). Dans cette optique, la  $\beta$ -diversité temporelle est supposée augmenter le long du gradient de variation temporelle des conditions environnementales puisque à la fois la différenciation temporelle de niche et l'extinction aléatoire des espèces sont supposées se traduire par une augmentation de la  $\beta$ -diversité temporelle (Figure 14H).

#### 3.3.4. Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons proposé des dynamiques de méta-communautés temporelles pour prédire comment la dispersion temporelle des espèces et les variations temporelles des conditions environnementales peuvent affecter l'assemblage des communautés dans les habitats éphémères. Ces hypothèses méritent maintenant d'être testées via des travaux empiriques. Notons que pour être testées, ces hypothèses ne nécessitent pas d'analyser la composition des réservoirs de propagules, opérations souvent chronophage et onéreuse. En revanche, pour tester ces hypothèses nous avons besoin de connaître les conditions environnementales et la composition des communautés assemblées dans différentes localités à l'échelle de plusieurs patches éphémères successifs. Cependant, si on observe par exemple une diminution de la  $\gamma$ -diversité temporelle avec les variations temporelles des conditions environnementales, on pourra seulement suggérer l'extinction locale d'une espèce, cette espèce pouvant demeurer présente sous forme de propagules dormantes. L'analyse des réservoirs de propagules demeurent donc nécessaire pour confirmer une l'hypothèse d'une augmentation du risque d'extinction avec les variations temporelles des conditions environnementales.

Les travaux présentés dans ce chapitre montrent qu'en intégrant explicitement les dynamiques temporelles dans le cadre théorique des méta-communautés (Leibold et al. 2004), ce dernier peut être appliqué aux cas des communautés d'organismes capables de disperser dans le temps. Plutôt que de tester l'influence de processus locaux et régionaux, on testera alors l'influence de processus contemporains et antérieurs à la communauté observée. Cependant, à l'instar du modèle théorique des méta-communautés proposé par Leibold et al. (2004) qui ignore le rôle de la dispersion temporelle, j'ai choisi d'ignorer le rôle de la dispersion spatiale afin de me concentrer sur le rôle de la seule

dispersion temporelle. Cette hypothèse forte méritera cependant d'être relâchée dans de futurs travaux de recherches afin d'analyser le rôle conjoint de ces deux processus de dispersion. En effet, la dispersion spatiale peut permettre à de nouvelles espèces ou à des individus d'une espèce préalablement présente dans une localité de (re)coloniser cette localité. Les phénomènes d'extinctions locales envisagés ici pourraient alors être contrebalancés par la colonisation d'une localité par des individus provenant d'une autre localité. De plus en fonction des caractéristiques écologiques de ces nouvelles espèces (capacité de compétition, nombre de propagules produites), la réponse des communautés aux variations temporelles des conditions environnementales pourrait également être affectée.

IV. Quelle est la contribution des processus écologiques passés par rapport aux processus écologiques contemporains sur l'assemblage d'une communauté de plantes adventices ?



## 4.1. Présentation du chapitre

### **Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches**

Lucie Mahaut, Guillaume Fried et Sabrina Gaba

*Published in Oikos, 127: 147-159, 2018. doi: 10.1111/oik.04415*

Sous l'hypothèse d'un fonctionnement en méta-communauté temporelle, l'assemblage des communautés d'organismes dans un patch d'habitat éphémère est supposé résulter de l'interaction entre des processus écologiques passés (dispersion temporelle des espèces et variation temporelle des conditions environnementales) et contemporains (période de disponibilité et qualité du patch d'habitat éphémère). Cette hypothèse est testée dans ce chapitre en utilisant les communautés de plantes adventices comme modèle d'étude.

Pour ce faire, nous utilisons le jeu de données Biovigilance Flore dans lequel la flore adventice a été suivie dans 1400 parcelles en France entre 2002 et 2010 (Fried et al. 2008). Nous comparons la composition des communautés de plantes adventices observées au sein d'une même parcelle cultivée à des années de cultures différentes ( $\beta$ -diversité temporelle). En utilisant une approche de sélection de modèles, nous testons si la  $\beta$ -diversité temporelle augmente avec (i) les différences de période de disponibilité et de qualité des patches d'habitats comparés, (ii) la variation temporelle des périodes de disponibilité et de qualité des patches d'habitats et (iii) la distance temporelle séparant ces deux patches d'habitats éphémères. Deux mesures de  $\beta$ -diversité temporelle sont utilisées pour dissocier le rôle des processus contemporains et passés sur la diversité adventice : une mesure tenant compte de la présence-absence des espèces (indice de Jaccard) et une mesure intégrant l'abondance des espèces (indice de Bray-Curtis). Les deux indices de  $\beta$ -diversité sont calculés en présence et en absence d'application d'herbicides, et au début et au milieu des années culturales afin de tester si la contribution relative des processus contemporains et passés changent i) en fonction de l'application d'herbicide et ii) au fil d'une année de culture.

Nos résultats montrent que la composition des communautés adventices qui se succèdent au sein d'une même parcelle cultivée change fortement d'une année de culture à l'autre (en moyenne, 0.78 et 0.84 respectivement pour l'indice de Jaccard de Bray-Curtis). La différence des périodes de disponibilité des habitats (représentée par les différences de dates de semis) est le principal facteur affectant les deux indices de  $\beta$ -diversité temporelle, suggérant que les dynamiques temporelles d'apparition et de disparition des patches sont les principaux moteurs de l'assemblage des communautés de plantes adventices. De plus, la variation temporelle des conditions environnementales et la distance temporelle ont des effets plus prononcés sur les deux indices de  $\beta$ -

diversité temporelle au début de l'année de culture tandis que le poids de la qualité du patch augmente entre le début et le milieu de l'année de culture. Ces résultats suggèrent que le rôle de la dispersion temporelle est important au début de l'année de culture tandis que le filtrage environnemental, notamment la compétition avec l'espèce cultivée, augmente au cours d'une année de culture. La dispersion temporelle des espèces pourraient donc promouvoir des dynamiques sources-puits entre la banque de graines et les années de cultures. Finalement, nos modèles n'expliquent qu'une part très faible de la variance des deux indices de  $\beta$ -diversité temporelle. Un effet fondateur ou la dispersion spatiale des espèces pourraient expliquer ce résultat. Cette hypothèse reste cependant à tester dans de futures études.

## 4.2. Patch dynamics and temporal dispersal partly shape plant community assembly in ephemeral habitat patches

### Summary

Most organisms in ephemeral habitat patches have resting stages which form a local species pool in response to temporal variations in the patch's availability and suitability. Temporal dispersal from the local species pool may, therefore, be an important process shaping the community assembly, particularly soon after patch creation, and possibly interacting with environmental filtering. As the temporal variation of the environmental conditions has a major effect on the composition of the local species pool, we investigated how well contemporary conditions (both patch availability and patch suitability) and temporal dispersal (approximated by environmental temporal variation and temporal distance) explain the changes in community composition in a given locality through successive ephemeral habitat cycles. We used arable weeds in annual crops as models. We calculated temporal weed community dissimilarity indices between weed communities surveyed in cropping seasons at intervals of two to eight years within a given field. The weeds were surveyed twice each cropping season to account for any changes in the relative contributions of temporal dispersal and contemporary conditions during the season. Patch availability explained most of the temporal weed dissimilarity, suggesting that patch dynamics have the greatest effect on weed community assembly. Temporal distance and temporal variation of the environmental conditions had more effect at the start of the cropping season than later, while patch suitability had more effect in the middle of the season. These results suggest that temporal dispersal drives the weed community assembly when ephemeral habitat patches are created. These assemblies are further shaped by environmental filtering. This is consistent with a temporal source-sink dynamic mechanism where the seed bank acts as the main weed source. However, a large part of temporal weed dissimilarity remains unexplained, suggesting that other ecological processes such as spatial dispersal and founder effect may also shape the weed community.

### 4.2.1. Introduction

In recent years, community ecology has improved the understanding of species assemblies by recognizing the combined role of local and regional processes in spatially and temporally heterogeneous environments. Much emphasis has been put in disentangling the role of local and regional factors within a metacommunity framework (Leibold et al. 2004). While local factors refer to the characteristics of the local habitat, such as abiotic conditions or biotic interactions, regional factors generally refer to the spatial characteristics of the region that may affect local communities such as connectedness, abundance of source habitats, or characteristics of the regional species pool. However,

temporal characteristics may also affect local communities, since most landscapes are dynamic, resulting in changes in habitat availability and suitability with time (“harlequin landscape”, Horn and MacArthur 1972; Leibold and Loeuille 2015).

High temporal variations in the habitat patch’s availability and suitability are notably found in temporary ponds, which are ephemeral habitat patches’ (Jeffries 2008; Ferreira et al. 2015), or in deserts (Venable 2007) and agricultural landscapes (Reigada et al. 2015), both sheltering ephemeral habitats patches where environmental conditions allowing species to establish and successfully reproduce have restricted limited period of existence. Ephemeral habitat patches are characterized by a high proportion of species with resting stages, such as resting eggs for some planktonic crustaceans (Jeffries 2011) or dormant seeds for annual plants (Venable et al., 2007), which form a local species pool (e.g. seed bank of dormant seeds) and avoid unsuitable environmental conditions through delayed emergence (temporal dispersal). Since community assemblies in ephemeral habitats depend on patch colonization (Reigada et al. 2015) and because the role of temporal dispersal via a local reservoir of propagules may be more important than spatial dispersal, as in ruderal plant population dynamics (Falahati-Anbaran et al. 2014), temporal dispersal is expected to be a main driver of community assembly in ephemeral habitats. Moreover, the limited period for which individual patches are available for species establishment and development, as well as the timing of the appearance of new suitable patches, are major factors shaping communities in ephemeral habitat. Indeed, the synchrony between patch availability and life cycle (both timing of dispersal and life cycle duration) of the species present in the local species pool are important factors shaping communities (Kim and DeWreede 1996). Additionally, the habitat patch suitability, both in terms of abiotic environmental factors and biotic interactions, such as competition, may further shape community assembly in these habitats either by favoring or being less suitable for species. The effect of patch suitability on community assemblies may increase with the duration for which the patch is available (Ferreira et al. 2015). As a result, the temporal variation of patch availability and patch suitability directly affects the composition of the propagule reservoir (Jeffries 2008; Jeffries 2011), which, in turn, may affect the contemporary community assembly. The community assembly in ephemeral habitats may, therefore, result from the interaction between contemporary factors (patch availability and patch suitability) and temporal dispersal (temporal variation of environmental conditions and temporal distance).

In this study, we assessed the respective contribution of contemporary factors and temporal dispersal in shaping the community assembly in ephemeral habitat patches, using arable weeds as models. Weeds are an ideal system since they are predominantly annual species producing dormant seeds in a seed bank (Lewis 1973). A weed community is here defined as all the weed species present during a cropping season in an arable field while local weed species pool refers to the arable field seed

bank. We consider that a cropping season (i.e. the growing period of the crop) is an ephemeral habitat patch for weeds, which can only develop between crop sowing date (i.e. the patch creation date) and crop harvesting date (i.e. the patch destruction date). Indeed, crop sowing and harvest represent major disturbances of the habitat; crop sowing being associated with soil tillage and harvest by biomass removal. In other words, we define ephemeral habitat as the period when crops are planted which delineates the timing during which weeds can grow and produce seeds in an arable field.

Decay of similarity (Nekola and White, 1999) in community composition with geographic and environmental distances has been widely used to disentangle the relative contribution of local factors and spatial dispersal. We therefore analyzed the dissimilarity of weed community composition between weed communities present in the same arable field, but at different times (i.e. different cropping seasons) along the crop sequence, the “temporal weed community dissimilarity” (Fig. 15a), and tested the following hypotheses:

- Patch availability, both the timing of patch creation and duration for which weeds can develop, is expected to be the main driver of the weed community assembly. Crop sowing date, a proxy for patch creation and duration (Gunton et al. 2011), has often been shown to be the most important driver of weed community assemblies in arable fields (Fried et al. 2008; Perronne et al. 2015; Seifert et al. 2015).
- The importance of patch suitability in shaping the weed community may increase during the cropping season, reducing the dominant effect of patch availability. During the cropping season, patch suitability for weed species depends on the use of tillage and herbicides (Hyvonen and Salonen 2002), and resource depletion induced by the growth of crop plants (Weiner et al. 2010). These interact with the climatic conditions, precipitation and temperature, which affect both herbicide efficiency (Jursík et al. 2013) and plant growth which, in turn affects resource competition (Ding et al. 2016).
- Temporal weed community dissimilarity increases with the temporal distance (i.e. number of cropping seasons) and the temporal variation of environmental conditions throughout the interval between the two surveys. The seed bank composition depends on the seed production of the previous season (Ryan et al. 2010) and its diversity is expected to increase with the temporal variation of the environmental conditions across cropping seasons (Anderson et al. 2007).

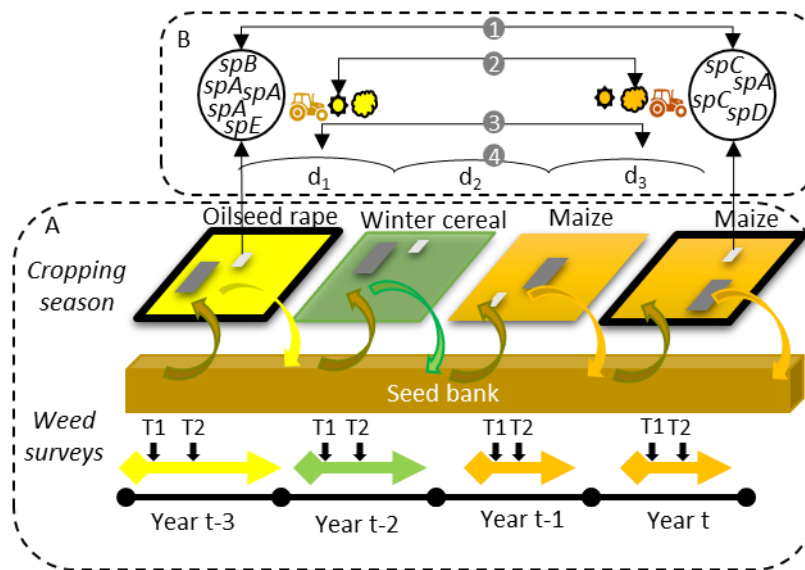


Figure 15: A) Schematic representation of a four-year crop sequence in a field. The crop sequence consists in four annual crops, oilseed rape, winter cereals and two maize. These crops are characterized by environmental and agricultural conditions (the patch suitability) and by cropping season start date and duration (colored arrows, the patch availability) which starts with sowing and ends with the harvest. During the cropping season, two weed surveys were performed, one at the beginning of cropping season (T1) and one at the middle of cropping season (T2) in two plots: a sprayed plot in which herbicides are sprayed and a control plot in which no herbicides are sprayed. During the cropping season, weeds from the seed bank are reestablished, and successful weeds produce seeds that refill the seed bank. B) Components of the analysis. For each pair of cropping season (here surrounded in bold), the dissimilarity in weed composition\_ (1), the difference in environmental (mean annual temperature and total annual precipitation) and agricultural conditions (crop sowing date, tillage system, herbicide spectrum and crop height) \_ (2) are calculated by calculating the distances for each parameter between the two cropping seasons compared. The temporal distance\_ (3) is assessed as the number of cropping seasons separating the two cropping seasons compared. Lastly, temporal variation of environmental and agricultural conditions\_ (4) are calculated as the mean of each environmental and agricultural distance calculating between each successive cropping season separating the two cropping seasons compared (i.e.  $(d_1+d_2+d_3)/3$ ;  $d_1$ ,  $d_2$  and  $d_3$  being calculated for each environmental and agricultural factor; more details in Supplementary materials Appendix 1).

## 4.2.2. Material and methods

### 4.2.2.1. Data set

Data was taken from the long term French monitoring program Biovigilance Flore in which 1440 fields were monitored across France (761km North-South, 696km East-West) between 2002 and 2010. The fields were selected to represent the diversity of agricultural practices and environmental conditions in France (Fried et al. 2008) covering twenty major crop species (Gunton et al. 2011). Weed species were surveyed twice a year in 2000m<sup>2</sup> plots subject to contemporary land management practices (“sprayed plots”) and in ~140m<sup>2</sup> plots with the same practices but excluding herbicides (“control plots”). Survey dates were adapted to the crop species: the first survey (T1) was carried out one month after sowing the crop, before post-emergence herbicide treatment, and the second survey (T2) was carried out in March-April for winter-sown crops and in July-August for spring and summer-sown crops after the last herbicide treatment. Species abundances were recorded using a semi-quantitative scale (“+” found once in the plot; “1” less than 1 ind/m<sup>2</sup>; “2” 1-2 ind/m<sup>2</sup>; “3” 3-20 ind/m<sup>2</sup>; “4” 21-50 ind/m<sup>2</sup>; “5” more than 50 ind/m<sup>2</sup>). For each cropping season, crop species as well as

management practices such as herbicide treatments and tillage operations were recorded. A total of 348 weed species were recorded.

#### 4.2.2.2. Data selection

Analyses were performed separately for the first and the second surveys of control plots (“T1 control” and “T2 control”), and for the second survey only in sprayed plots (“T2 sprayed”) to ensure that the plots had been sprayed with herbicide. For each field, pairs of cropping seasons along the crop sequence were selected to take the temporal variation into account. Pairs were separated by at least one cropping season. The mean number of cropping seasons per field was  $5.22(\pm 1.39; n=472)$ ,  $5.01(\pm 1.44; n=457)$  and  $4.97(\pm 1.41; n=424)$  for T1 control, T2 control, and T2 sprayed plots, respectively. A total of 1834, 1661 and 1400 pairs of cropping seasons were analyzed in the T1 control, T2 control, and T2 sprayed sub-datasets respectively.

#### 4.2.2.3. Temporal weed community compositional dissimilarity

To disentangle the roles of contemporary factors and temporal dispersal on the weed community assemblies, we calculated the temporal distance decay (Nekola and White 1999) in weed community composition by calculating temporal dissimilarity indices between weed communities observed in each of the cropping seasons of the pair selected along the crop sequence in a field (Fig. 15b). We used the Jaccard dissimilarity index (based on presence absence data), and Bray-Curtis dissimilarity (based on species abundance) to calculate the weed temporal dissimilarity indices using “*designdist*” from the *vegan* R library (Oksanen et al. 2015).

#### 4.2.2.4. Patch availability

The crop sowing date controls both the timing of patch creation and the length of the crop life cycle: crops sown in autumn generally have a long life cycle of about ten months, while crops sown in spring have shorter life cycle of about five months in France (Gunton et al. 2011). We therefore used crop sowing date as a proxy for both the timing of patch creation and patch duration to describe patch availability. The distances between crop sowing dates for each pair of cropping seasons in a crop sequence represented the differences in patch availability between pairs of cropping seasons (Fig. 15b; details in Supplementary material Appendix 1). To allow for the circularity of the dates, the day of the year was transformed into radians so that each day of the year could be represented as the cosine and sine of the day where the 1st of January was  $\cos=0$  and  $\sin=1$ . A Euclidian distance matrix was then calculated between each cropping season of a pair using both the cosine and sine of the sowing day of year (Table 3).

Table 3: Mean and standard deviation of the covariates used in the three competing models in control plots at the beginning and in the middle of the cropping season (T1 control and T2 control plots) and in the middle of cropping season in herbicide sprayed plots (T2 sprayed plots).

Factors	Group	Covariates	Description of the value	N1 control	N2 control	N2 sprayed	references
Current factors	Patch availability	Sowing date	Euclidean distance between two cropping years based on cosinus and sinus of the sowing day	0.84(+/- 0.81)	0.82(+/- 0.81)	0.82(+/- 0.81)	BioVigilance Flore
		Herbicide treatment	HRAC Jaccard index between two cropping years			0.75(+/-0.31)	Head 2006
	Patch suitability	Height	Euclidean distance between two cropping years based on mean crop height (m)	0.36 (+/-0.46)	0.35 (+/-0.46)	0.35(+/-0.45)	Gunton et al., 2011
		Temperature	Euclidean distance between two cropping years based on mean annual temperature per administrative regions (°C)	0.67 (+/-0.52)	0.67 (+/-0.50)	0.67(+/-0.50)	AgroClim
		Precipitation	Euclidean distance between two cropping years based on total annual precipitation per administrative region (mm)	127.80 (+/-135.81)	129.30 (+/-140.68)	131.70 (+/-141.36)	AgroClim
		Tillage System	Conventional Tillage (CTCT), Minimum Tillage (MTMT) or Mixed Tillage (CTMT)	CTCT: 796 MTMT: 510 CTMT: 313 MTCT: 215	CTCT : 712 MTMT: 473 CTMT: 277 MTCT: 199	CTCT : 579 MTMT: 425 CTMT: 222 MTCT: 174	BioVigilance Flore
Temporal factors	Temporal distance	Number of seasons between the two cropping seasons	number of years	3.00 (+/-1.12)	3.00 (+/-1.07)	2.91(+/-1.04)	BioVigilance Flore
	Temporal heterogeneity	Sowing date	Mean euclidean distance between successive season of the sowing day	1.04(+/-0.65)	1.02 (+/-0.65)	1.03(+/-0.65)	BioVigilance Flore
		Herbicide treatment	Mean HRAC Jaccard index between successive seasons	0.01(+/-0.07)	0.01(+/-0.07)	0.02(+/-0.07)	Head 2006
		Height	Mean euclidean distance between successive season of the crop height (m)	0.47 (+/-0.36)	0.45(+/-0.36)	0.45(+/-0.36)	Gunton et al., 2011
		Temperature	Mean euclidean distance between successive season of the mean annual temperature per administrative region (°c)	0.59 (+/-0.36)	0.60(+/-0.36)	0.61(+/-0.36)	AgroClim
		Precipitation	Mean euclidean distance between successive season of the total annual precipitation per administrative region (mm)	156.16 (+/-117)	156.9 (+/-119)	157.10 (+/-115)	AgroClim
		Tillage System	Number of tillage system changes between successive years	0.19 (+/-0.29)	0.19(+/-0.29)	0.18(+/-0.29)	BioVigilance Flore



#### 4.2.2.5. Patch suitability

As the response variables are temporal dissimilarity indices between weed communities at two dates, patch suitability was characterized by the temporal difference in the main farming practices used for weed control (herbicide application and tillage system), climate conditions (precipitation and temperature), and the competitive ability of the crop species. The difference in the main target species of herbicide applications (i.e., herbicide spectra) between the two cropping seasons of a pair was analyzed using the Herbicides Resistance Action Committee (HRAC) classification (<http://hracglobal.com/tools/classification-lookup> visited on August 2015) which groups active ingredients according to their site(s) of action. In total 108 different active ingredients corresponding to 20 HRAC groups were recorded in the Biovigilance Flore dataset (Supplementary material Appendix 2, Table A2-1). We calculated a HRAC group distance matrix based on the Jaccard index to account for herbicide spectrum dissimilarity between the two cropping seasons of each pair. Tillage intensity, was classified as i) “conventional” for moldboard plowing where seeds from the previous season were buried (inversion tillage) and ii) “minimum” for no-till or reduced tillage where previously produced seeds were not buried. Differences in tillage system between the cropping seasons of a pair were represented by one of the four combinations: conventional-conventional (“conv-conv”), conventional-minimum (“conv-min”), minimum-conventional (“min-conv”) and minimum-minimum (“min-min”) with the first term corresponding to the earlier cropping season of the pair and the second term to the later cropping season of the pair. Differences in climatic conditions were calculated using Euclidean distances between the mean annual temperature and total annual precipitation for each French administrative region (n=21), for each of the nine years of Biovigilance Flore monitoring, using data from the INRA AgroClim application (<https://intranet.inra.fr/climatik> visited on August 2015). Finally, crop height was used to represent the crop species competitive ability. Indeed, plant height can be considered as a proxy for plant species competitive ability for light (Violle et al. 2009). We used average values of crop height from Gunton et al. (2011) and calculated the Euclidean distance between the heights of the crops grown in each cropping season of the pair (Fig. 15b). An example of all the metrics calculation is given in Supplementary material Appendix 1.

#### 4.2.2.6. Temporal distance and temporal variation

We calculated the number of cropping seasons separating the two cropping seasons in a pair to take the temporal distance into account. Then, temporal variation of patch availability and patch suitability were calculated to take into account the temporal variation of the environmental conditions throughout the interval between the two cropping seasons in a pair. Temporal variation of patch availability was calculated as the mean distance between sowing dates for each pair of successive

cropping seasons in the crop sequence delimited by the two cropping seasons (Fig. 15b). Temporal variation in patch suitability was calculated as the mean distance between the crop heights, herbicide spectra precipitations and temperatures, for each pair of successive cropping seasons in the crop sequence delimited by the two cropping seasons, and as the number of changes in tillage practices (conventional tillage or minimum tillage) between the two cropping seasons, normalized by the temporal distance.

#### 4.2.2.7. Analysis

We investigated the effect of contemporary factors (patch habitat availability and patch suitability) and temporal dispersal (temporal distance and temporal variation) on temporal weed dissimilarity indices (Jaccard and Bray-Curtis indices) using linear mixed models (lmer, R library 'lmerTest', Kuznetsov et al. 2015) to take account of the non-independence between observations with the field as a random effect (several pairs of cropping seasons per field). Models were run separately for T1 control, T2 control and T2 sprayed plots.

We used an Akaike Information Criterion (AIC) multi-model selection framework (Garamszegi 2011) to evaluate the extent to which the data supported three competing models of increasingly complexity. The model selection procedure was based on minimizing the AIC, starting with all two-way interactions and main effects. All retained covariates of the lower-level models were included in the more complex models. The first model included the effects of patch availability (distance between crop sowing dates) and patch suitability (i.e. distances between herbicide spectra, crop height, mean annual temperatures, total annual precipitations and tillage practices). Herbicide distances were only considered for T2 sprayed plots as there was no herbicide application in T1 and T2 control plots. In the second model, temporal distance was added to the variables selected for the first model in order to test whether weed community temporal dissimilarity increased with the temporal distance between the two cropping seasons. The third model was used to investigate the relative importance of the roles of temporal variation (variation of crop sowing date, herbicide spectrum, crop height, tillage system and climatic conditions) and patch availability, patch suitability and temporal distance. We standardized all variables before analysis. Before each selection procedure, the parameters were tested for multicollinearity as this can significantly increase the variance of the parameter estimates (O'Brien 2007). We calculated the variance inflation factor (VIF) using the "vif.mer" function (<https://raw.githubusercontent.com/aufrank/R-hacks/master/mer-utils.R>) to detect severe multicollinearity (Belsley et al. 1980). For a value of VIF less than 10, the collinearity is negligible. We did not find severe collinearity for any of the models (VIF < 8.66 in all cases). After the selection procedure, we calculated marginal and conditional R<sup>2</sup>s to estimate the fraction of the variance

explained by the fixed effect only and by the fixed plus random effects (Nakagawa and Schielzeth 2013). We used the sum of the square of each explicative variable given by the Anova (type III) function from the car R library (Fox and Weisberg, 2011) to evaluate the contribution of each covariate selected (Ginot et al. 2006).

As a given cropping season may have been used in several pairs of cropping season, we further quantified the bias induced by such a non-independence by computing the standardized effect size of the relative contribution of each covariate selected from the model selection procedure (Gurevitch et al. 1992; Gotelli and MacCabe, 2002). The standardized effect size measures the number of standard deviations that the observed metric is above or below the mean metric, the mean and standard deviation being computed from simulated data (Gotelli and MacCabe, 2002). To do so, we used a bootstrap resampling technique: we generated 2000 sub-datasets by randomly selected 500 cropping season pair-wises with replacement among the 1834, 1661 and 1400 pair-wises respectively for T1 control, T2 control and T2 sprayed. We ran all previously selected models on every random sub-datasets and computed the standardized effect size of each covariate relative contribution (details in Supplementary material, Appendix 3). We tested the null hypothesis that is the average standardized effect size is zero by calculating the SES 95% non-parametric confidence interval (DiCiccio & Efron, 1996; Davison & Kuonen, 2002): if the latter doesn't include zero, therefore we observed a significant bias in the relative contribution of the focus covariate. No significant bias were detected by the standardized effect size analysis (Supplementary material Appendix 3 Fig. A3-1 to A3-6). All analyses were conducted in R version 3.2.3 (R Development Core Team, 2015).

#### 4.2.3. Results

Mean weed richness for control plots at the beginning of cropping season (T1 control), at the middle of the cropping season (T2 control) and for sprayed plots at the middle of the cropping season (T2 sprayed) were 7.31 ( $\pm 4.97$ ), 8.87 ( $\pm 5.11$ ), and 5.63 ( $\pm 4.04$ ), respectively. Mean Jaccard indices were 0.797 ( $\pm 0.16$ ), 0.780 ( $\pm 0.15$ ), and 0.839 ( $\pm 0.16$ ), respectively and mean Bray-Curtis indices were 0.834 ( $\pm 0.15$ ), 0.819 ( $\pm 0.14$ ), and 0.877 ( $\pm 0.14$ ) respectively. Both temporal weed community dissimilarity indices were significantly higher for T2 sprayed plots than for T1 control and minimum in T2 control plots (Post-hoc test on Kruskal test;  $\chi^2=153.09$ ,  $df=2$ ,  $p < 0.0001$  for Jaccard index and  $\chi^2=188.16$ ,  $df=2$ ,  $p < 0.0001$  for Bray-Curtis index).

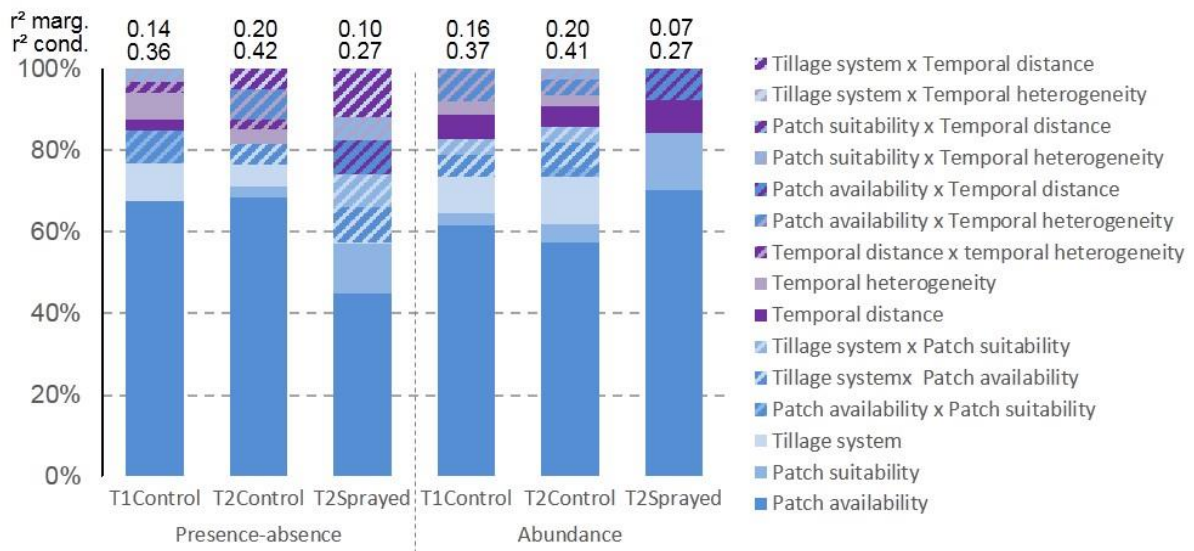


Figure 16: Relative contribution of contemporary factors (patch availability and patch suitability), temporal distance and temporal variation to the temporal dissimilarity of the weed community assemblies based on presence-absence data (Jaccard index) and species relative abundance data (Bray-Curtis index) for weed surveys conducted at the beginning of the cropping season (T1) and at the middle of the cropping season (T2) in control and sprayed plots. The relative contribution of each selected covariate is the percentage of the total sums of square of the model for each selected covariate. This is represented by the different colors in each bar, with blue for contemporary factors and pink for temporal factors. The total variance explained by fixed effects (marginal  $R^2$ ) and the variance explained by the complete model (conditional  $R^2$ ), with both fixed and random effects, are presented at the top of the bar. As an example, at the beginning of cropping season in control plot (T1 control) the difference in patch availability (in dark blue) accounted for nearly 68% of the total percentage of variance explained by the fixed effect of the model (marginal  $R^2 = 0.14$  for the Jaccard index (presence-absence)).

#### 4.2.3.1. Major role of crop sowing dates in shaping the weed community soon after patch creation

At the beginning of cropping season (T1 control plots), the third model had the lowest AIC score (Supplementary material Appendix 2, Table A2-2), indicating that this model was the most parsimonious model for both presence-absence (Jaccard) and abundance (Bray-Curtis) indices. The fixed effects from this model explained 14.0% of the Jaccard index variance and 15.5% of Bray-Curtis index variance (see marginal  $R^2$  in Fig. 16). When field identity (random factor) was taken into account, the explicative power increased markedly; for example, for the Jaccard index, field identity explained about 22% of the explained variance (see the difference between marginal  $R^2$  and conditional  $R^2$  in Fig. 16).

Firstly, the distance in crop sowing dates, the proxy of patch availability, was by far the main factor affecting both the Jaccard and the Bray-Curtis dissimilarity indices (Fig. 16). The higher the distance in crop sowing dates, the higher the dissimilarity indices (Fig. 17). Secondly, the difference in tillage intensity had a marked effect on both dissimilarity indices (about 10% of the explained variance, Fig. 16). Conv-min, min-conv and min-min systems had greater values of temporal weed community dissimilarity than conv-conv tillage systems (Table 4 and Table 5). No other covariates used to characterize the patch suitability were retained as significant in the model selection procedure for the

Jaccard index (Table 4) while the distance in temperature slightly affected the Bray Curtis index which decreased as the distance mean annual temperature increased (Table 5). For the Jaccard index, there was a significant positive interaction between crop sowing date and annual precipitation and between crop sowing date and crop height (Table 4). For the Bray-Curtis index there was significant interaction between tillage and sowing date and between tillage and temperature with conv-min, min-conv and min-min tillage reducing the effect of the crop sowing date while increasing the effect of distance in temperature (Table 5). The temporal distance had a significant effect on the Jaccard and Bray-Curtis indices (about 3% of the explained variance for the Jaccard index and about 5% for the Bray-Curtis index, Fig. 16). Both indices increased with temporal distance (Figs. 17). Temporal variation of environmental conditions also affected both dissimilarity indices (Fig. 16). This was largely due to a negative interaction between the temporal variation of crop sowing date and the temporal variation of crop height (Table 4 and Table 5). Nevertheless, the temporal factors explained a much lower fraction of the explained variance than the contemporary factors: 12.09% versus 84.73% for the Jaccard index and slightly less at 9.40% versus 82.65% for the Bray-Curtis index (Fig. 16). Finally, interactions between contemporary factors and temporal variation explained about 3% of the explained variability of the Jaccard index and about 8% of the Bray-Curtis index (Table 4 and Table 5).

Table 4 : Model outputs for temporal weed community dissimilarity calculated using presence-absence data (Jaccard index) for control plots at the beginning of the cropping season (T1 control). Estimated values and standard deviations. Bold p-values are less than 0.05.

Factor	Group	Covariate	Estimate	p-value
Contemporary	Patch availability	Sowing date	0.047 ± 0.004	<b>&lt;0.001</b>
		Crop height	0.001 ± 0.005	0.801
	Patch suitability	Precipitation	-0.002 ± 0.004	0.61
		Conv-Min	0.021 ± 0.001	<b>0.039</b>
		Min-Conv	0.043 ± 0.001	<b>&lt;0.001</b>
		Min-Min	0.029 ± 0.001	<b>0.005</b>
	Patch availability x Patch suitability	Sowing date x Precipitation	0.010 ± 0.003	<b>0.003</b>
		Sowing date x Crop height	0.010 ± 0.004	<b>0.019</b>
Temporal	Temporal distance	Temporal distance	0.007 ± 0.003	<b>0.022</b>
	Temporal variation	Variation of sowing date	-0.005 ± 0.005	0.364
		Variation of crop height	0.008 ± 0.006	0.174
		Variation of temperature	0.001 ± 0.004	0.925
		Variation of precipitation	-0.002 ± 0.005	0.638
		Variation of sowing date x Variation of crop height	-0.013 ± 0.004	<b>0.003</b>
	Temporal distance x Temporal variation	Temporal distance x Variation of precipitation	-0.007 ± 0.003	<b>0.029</b>
Contemporary x Temporal	Patch suitability x Temporal variation	Crop height x Variation of temperature	0.009 ± 0.004	<b>0.017</b>

Table 5 : Model outputs for temporal weed community dissimilarity calculated using abundance data (Bray-Curtis index) for control plots at the beginning of the cropping season (T1 control). Estimated values and standard deviations. Bold p-values are less than 0.05.

Factor	Group	Covariate	Estimate ± SD	p-value
Contemporary	Patch availability	Sowing date	0.061 ± 0.005	<b>&lt;0.001</b>
		Temperature	-0.014 ± 0.005	<b>0.01</b>
		Conv-Min	0.036 ± 0.009	<b>&lt;0.001</b>
	Patch suitability	Min-Conv	0.033 ± 0.003	<b>0.004</b>
		Min-Min	0.035 ± 0.005	<b>&lt;0.001</b>
		Temperature x Conv-Min	0.004 ± 0.009	0.619
		Temperature x Min-Conv	0.012 ± 0.010	0.285
		Temperature x Min-Min	0.021 ± 0.008	<b>0.005</b>
	Patch availability x Patch suitability	Sowing date x Conv-Min	-0.028 ± 0.009	<b>0.001</b>
		Sowing date x Min-Conv	-0.013 ± 0.009	0.203
		Sowing date x Min-Min	-0.018 ± 0.008	<b>0.023</b>
Temporal	Temporal distance	Temporal Distance	0.007 ± 0.003	<b>0.02</b>
	Temporal variation	Variation of sowing date	-0.004 ± 0.005	0.501
		Variation of crop height	0.007 ± 0.005	0.175
		Variation of precipitation	0.001 ± 0.004	0.806
		Variation of sowing date x Variation of crop height	-0.010 ± 0.004	0.02
Contemporary x Temporal	Patch availability x Temporal variation	Sowing date x Variation of sowing date	0.009 ± 0.004	<b>0.029</b>
		Sowing date x Variation of precipitation	0.014 ± 0.004	<b>&lt;0.001</b>

#### 4.2.3.2. Changing relative contribution of patch suitability and temporal factors at the middle of cropping season

For the middle of the cropping season in the control plots (T2 control plots), the third model also had lowest AIC score (Table A2), with the temporal weed community dissimilarity at the middle of cropping season explained by contemporary factors, temporal distance and temporal variation. The covariates selected for the third model explained more of the temporal weed community dissimilarity than for T1 control plots with 19.8% of Jaccard index variance and 19.6% of Bray-Curtis index variance explained for T2 control plots (see  $R^2$  marginal in Fig. 16).

Distance in crop sowing date remained the principal factor shaping weed community assembly (Fig. 16). Distance in crop sowing date had a stronger effect on the Jaccard index distance than for T1 control plots ( $0.072 \pm 0.005$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 17a, Supplementary material Appendix 2, Table A2-3) while the effect was weaker for the Bray-Curtis index ( $0.068 \pm 0.005$ ,  $p < 0.001$ , Supplementary material Appendix 2, Table A2-4, Fig. 17). Conversely, the effect of patch suitability, on the Bray-Curtis index was much greater for T2 control plots (Fig. 16). Furthermore, total annual precipitation had a positive effect on both indices ( $0.011 \pm 0.004$ ,  $p = 0.004$  for Jaccard and  $0.008 \pm 0.004$ ,  $p = 0.031$  for Bray-Curtis, Table A3 and Table A4). A positive interaction between crop height and crop sowing date also affected

the Bray-Curtis index. Taken together, the relative contributions of contemporary factors (81.54% for the Jaccard index and 85.59 % for the Bray-Curtis index) were similar to those for T1 control plots. Also, the relative contribution of temporal factors to the explained variance of the Jaccard index was much lower (about 6%, Fig. 16) than for the T1 control plots, while for the Bray-Curtis index the contribution was similar (about 8%, Fig. 16). The contribution of temporal distance was no longer significant for the Jaccard index (Fig. 16). The contribution of temporal variation for the Jaccard and Bray-Curtis indices for T2 control plots was mostly due to the temporal variation of the herbicide spectra with both indices increasing with the temporal variation of the herbicide spectra ( $0.006 \pm 0.003$ ,  $p=0.063$  for the Jaccard index and  $0.007 \pm 0.003$ ,  $p= 0.029$  for the Bray-Curtis index, Tables A3 and A4). Finally, there was an increase in interactions between contemporary and temporal factors for the Jaccard index (about 12%, Fig. 16). This was notably due to a positive interaction between tillage intensity and temporal distance, the positive effect of temporal distance on the Jaccard index being greater for conv-min ( $0.017 \pm 0.008$ ,  $p=0.038$ , Table A3) and min-min ( $0.028 \pm 0.007$ ,  $p<0.001$ , Table A3) than for conv-conv tillage.

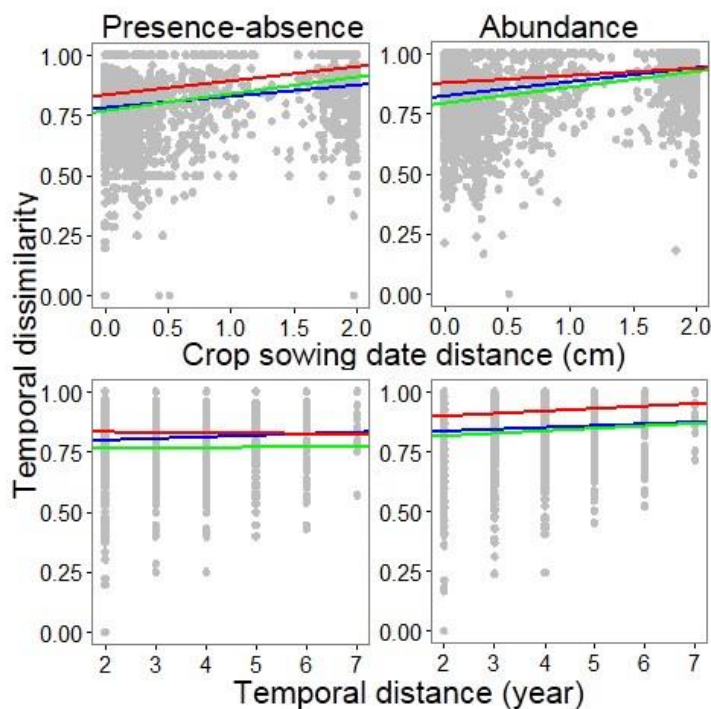


Figure 17 : Relationships between temporal weed community dissimilarity based on species presence-absence (Jaccard index) and species relative abundance (Bray-Curtis index) and the difference in crop sowing date (patch availability) (A, B) and temporal distance (C, D). Grey points represent data from the T1 control plots. Blue lines are relationships for control plots at the beginning of the cropping season, green lines are relationships for control plots in the middle of the cropping season and red lines are relationships for herbicide sprayed plots in the middle of the cropping season.

#### 4.2.3.3. Herbicide spray strongly reduced the effect of contemporary and temporal factors

We assessed the effect of herbicide sprays on temporal weed community dissimilarity by investigating the effect of contemporary factors, temporal distance, and temporal variation on plots sprayed in the middle of the cropping season (T2 sprayed). The third model had the lowest AIC score for the Jaccard index. However, for the Bray Curtis index, there was no improvement in the AIC score between the second model and the third model (Table A2). This indicated that adding temporal variation to the model with contemporary factors and temporal distance did not increase the goodness-of-fit for the Bray-Curtis index. Moreover, the covariates selected had very little effect on the indices, explaining only 9.87% and 6.86% of the explained variance for the Jaccard and Bray-Curtis indices respectively (see marginal  $R^2$  in Fig. 16).

Distances in crop sowing dates remained the major factor affecting both Jaccard and Bray-Curtis indexes. For the Jaccard index its contribution was much lower than for T2 control plots, while for the Bray Curtis index it was higher (Fig. 16). As expected, contemporary factors describing patch suitability had a higher relative effect than for T2 control plots for both indices (Fig. 16). Surprisingly, herbicide spectrum did not have a significant effect on either the Jaccard index ( $0.003 \pm 0.004$ ,  $p=0.455$ , Table A3) or the Bray-Curtis index ( $0.005 \pm 0.004$ ,  $p=0.231$ , Table A4) although there was a positive interaction between distance in herbicide spectrum and distance in total annual precipitation ( $0.010 \pm 0.004$ ,  $p=0.015$  for the Jaccard index and  $0.013 \pm 0.004$ ,  $p=0.0007$  for the Bray-Curtis index, Table A3 and Table A4). Furthermore, herbicide application removed the effect of tillage intensity on both indices (Table A3 and Table A4). It did, on the other hand, introduce an interaction between tillage intensity and crop height for the Jaccard index (Fig. 16), the positive effect of distance in crop height being higher for conv-min ( $0.031 \pm 0.014$ ,  $p=0.025$ , Table A3) and min-min ( $0.031 \pm 0.014$ ,  $p=0.026$ , Table A3) than for conv-conv. Overall, contemporary factors had a lower contribution to the Jaccard index (about 74%) than for T2 control plots while the contribution was similar for the Bray-Curtis index (84.20%). The contribution of temporal distance remained non-significant for the Jaccard index, while its contribution to the Bray-Curtis index was higher than for the T2 control plots (Fig. 16). Finally, herbicide application introduced an interaction between tillage intensity and temporal distance for the Jaccard index, the positive effect of temporal distance being higher for min-min ( $0.029 \pm 0.009$ ,  $p=0.002$ , Table A3). It also introduced an interaction between temporal distance and crop sowing date for the Bray-Curtis index, the distance in crop sowing date having less effect as the temporal distance increased ( $-0.009 \pm 0.003$ ,  $p=0.006$ , Table A4).



#### 4.2.4. Discussion

In this study, we aimed at identifying the relative contribution of contemporary and temporal factors in shaping weed communities in arable fields. Although we considered the major contemporary and temporal factors, a large part of variance in the temporal weed community dissimilarity (Jaccard and Bray-Curtis indices) were not explained by these (fixed) effects taken into account, suggesting that other processes can be important in shaping annual weed community assemblies (discussed below). Within the part of explained variance, our results demonstrated that the effect of contemporary factors is about four times higher than the effect of temporal factors. Among contemporary factors, sowing date, which is related to patch availability, had the strongest effect on the weed community assemblies. In the absence of herbicide, the tillage intensity also exerted strong influence on the weed community assemblies, being involved in complex interactions with other factors. Surprisingly, patch suitability covariates, temporal distance and temporal variation individually had a much lower effect on the weed community assemblies. The marginal effect of temporal distance (maximum 5% with  $R^2=0.19$ ) suggests that temporal dispersal limitations had little effect on the composition of weed communities, reflecting the ability of many weeds to remain highly persistent in the seed bank, at least over periods up to eight years as covered by the present study. Similarly, past conditions (temporal variation) only had a major effect on the weed community composition at the beginning of the cropping season, suggesting that the main effect of temporal dispersal was to shape weed communities for a short period after patch creation. Additionally, significant two-way interactions between contemporary factors and temporal environmental variation supported the hypothesis that contemporary and temporal processes interact in shaping weed community assemblies.

##### *Weed community assemblies are shaped by patch dynamics and temporal dispersal*

By dissociating contemporary factors into patch availability and patch suitability, our results highlight that the difference in patch availability (crop sowing date) is the principal factor explaining weed community temporal dissimilarity. Previous studies have already reported the dominant effect of crop sowing date on weed community taxonomic (Fried et al. 2008; Siefert et al. 2015) and functional (Gunton et al. 2011; Fried et al. 2015; Perronne et al. 2015) composition, invoking the existence of spring, summer, autumn or season-indifferent weed germinating species (Crawley 2004). The high contribution of the crop sowing date to explaining temporal weed community dissimilarity supports studies showing that patch dynamics are important in shaping community assemblages in ephemeral habitat (White and Pickett 1985; Leibold et al. 2004). Also, the decreasing effect of temporal variation and temporal distance through the cropping season support studies showing that community assemblies in ephemeral habitats depend strongly on species colonization at the time the

patch is created (Kim and DeWreede 1996). Dispersal processes may therefore dominate immediately after a disturbance to allow newly created habitats to be colonized (Connell 1978). The increase in the model explanatory power (marginal  $R^2$ ) between the beginning and the middle of the cropping season support this theoretical expectation. Moreover, the temporal distance decays in weed communities growing in the same field in different cropping seasons were weak. This shows that, for the study period (up to eight years), weed community assembly was weakly limited by temporal dispersal, which is consistent with long weed seed persistence in the soil, which is often up to 20 years (Lewis 1973). The effect of the difference in patch suitability on the Bray-Curtis index increased through the cropping season, notably mediated by an interaction between crop height and annual climatic conditions. Since plant height is known to be a proxy of plant species competitive ability for light (Violle et al. 2009), this suggests an increase in competition between crop and weeds over the cropping season, mediated by climatic conditions. This is in agreement with a previous study investigating macrophyte community assemblies in temporary ponds, which showed that interspecific competition was a fundamental ecological driver which interacted with environmental filtering to shape the community assembly over time (Ferreira et al. 2015). After the initial colonization, environmental filtering and biotic interaction should become gradually more important and drive the relative abundance of the species (Boulangeat et al. 2014). We suggest that weed community assemblies are shaped by interaction between the patch dynamics and environmental filtering. The mechanisms affecting weed community assemblies in a given cropping season may be result in a kind of a temporal source-sink dynamics (Holt 1993) acting at the temporal metacommunity scale with the seed bank acting as a source of weed species for weed communities.

#### *Management practices decrease the importance of ecological drivers in structuring weed assembly*

In this study, we investigated the effects of two major agricultural practices on weed species assemblies: tillage and herbicide application. Our results revealed different types of effects for these two factors: herbicide application was shown to directly affect weed diversity during cropping season, while tillage notably modified the importance of patch availability and temporal factors (both temporal distance and temporal variation). These findings suggest that herbicides tend to modify weed species assembly during the cropping season, while tillage affects the structure and composition of the seed bank (i.e. availability of species in the local species pool).

Tillage was the main patch suitability factor affecting the weed community temporal dissimilarity. There was a higher effect on weed temporal dissimilarity as well as stronger temporal distance decay for the weed community assembly when minimum tillage was used in both cropping seasons. This agrees with current knowledge of the effect of tillage systems on the soil structure.

Minimum tillage does not modify the structure of the soil and so newly produced seeds remain in the upper layer of the topsoil. Moldboard plowing, however, strongly modifies the soil structure by shearing and displacing the soil (Roger-Estrade et al. 2004). Consequently, old and newly produced seeds are mixed in the topsoil (Colbach et al. 2014) and the soil layers do not represent the temporal history of the crop sequence, buffering the effect of temporal distance. Furthermore, the contribution of patch availability decreased with low-till or no-till practices. Since the tillage date is closely related to the crop sowing date, this suggests that the intensity of a disturbance (tillage depth and soil inversion) when a patch is created may change the effect of patch availability on weed community assemblies.

Herbicide application directly affects the weed community by killing weeds and indirectly modifies the weed community assemblies in the seed bank by promoting the species able to resist the herbicide pressure (species not covered by herbicide spectrum or whose life cycle enables them to escape the treatment), as suggested by the major effect of the temporal variation of the herbicide spectra in both control and sprayed plots. Both temporal weed community dissimilarity indices increased with the temporal variation of the herbicide spectra, suggesting that alternating different herbicidal active ingredients during the cropping season may promote higher weed diversity (Doucet et al. 1999). However, the direct impact of the herbicide spectrum was only detected as an interaction with climatic conditions. This would suggest that herbicide efficiency varies strongly with climatic conditions, in particularly precipitation (Jursík et al. 2013). Moreover, in sprayed plots, herbicide application increased the effect of temporal distance, particularly on the Bray-Curtis index, and decreased the explanatory power of the model (marginal  $R^2 = 0.069$  in T2 sprayed and marginal  $R^2 = 0.20$  in T2 control). By releasing space and resources, herbicide applications may increase the opportunity for weed species to recolonize after a treatment, increasing the contribution of dispersal-based processes on weed community assembly (Fried et al. 2012).

#### *Spatial dispersal and founder effects may affect weed assembly*

Our findings suggest that weed species assemblies at field scale are shaped by interaction between patch dynamics and environmental filtering. However, a large part of the variance (between 93% and 80%) in the temporal weed community dissimilarity remained unexplained by the fixed effects taken into account. A non-negligible part of this variance (about 20%) was explained by random effects in our models showing that idiosyncratic field characters such as farmer's behavior, the long term history of the field (legacy effect) or both, are important in shaping community assemblies. Indeed, Ryan et al. (2010) reported that the signal of a past weed expansion was detected ten years later, suggesting that the local species pool confers a strong inertia to weed assemblies. Nevertheless, about

sixty percent of variance in temporal weed community dissimilarity remains unexplained, suggesting that other processes can be important in shaping annual weed community assemblies. Although quite surprising, low explanatory power seems frequent when analyzing weed communities using large scale datasets (e.g. from 60% to 80% unexplained variance in Pysek et al. 2006; 75% in Pinke et al. 2012). In this study, we assumed that the persistence of weed species in highly dynamic and ephemeral habitats relies on a single strategy based on temporal dispersal, i.e. long persistence in the seed bank. However, the persistence of weed species may be the result of two different strategies, both relying on storage effect (Chesson 2000), as recently proposed by Henckel et al. (2015). The first, as assumed here is a temporal storage effect where species with long persistence in the seed bank can respond to temporal variations in habitats. The second is spatial storage effect which relies on the ability of species to disperse spatially to cope with spatial environmental variations. It is, therefore, very likely that part of the unexplained variance observed here is partly due to spatial colonization from adjacent fields. Another explanation would be that part of this variance is due to differential founder effects across the crop sequence (Levin 1974). These differential founder effects may occur either because not all species reach suitable habitats, or because the sequence of species arrival may have a strong effect on the community composition (priority effects, Fukami 2015). Therefore, the respective roles of temporal dispersal, within and between cropping seasons, as well as spatial dispersal must be disentangled to understand weed assemblies in ephemeral habitat patch mosaics such as agricultural land.

## **Conclusions**

Our analysis emphasizes the critical importance of patch dynamics, environmental filtering and temporal dispersal in shaping the weed community assembly in ephemeral habitats, such as agricultural land. We have shown that temporal dispersal between communities through a crop sequence can allow species persistence through a source-sink effect. In this temporal metacommunity, the seed bank acts as a source of propagules from which weed species having a synchronous life cycle with the patch availability may colonize this ephemeral patch. After colonization, some of these weed species are filtered out regarding to patch suitability making cropping season a sink compartment. Disturbance caused by tillage and herbicide application modify ecological processes by affecting the seed bank structure and composition and by favoring species colonization. However, others processes such as spatial dispersal and founder effects may also profoundly contribute to weed community assembly.

## Acknowledgements

This study was partly funded by the French Ministry for Higher Education and Research through a doctoral grant (LM). FG and SG are funded by ANSES and INRA, respectively. This study has been partly funded through the ANR (French National Research Agency) AGROBIOSE project (ANR-13-AGRO-0001). We would like to thank the French Ministry of Agriculture who funded the national weed survey Biovigilance Flore. We would like to thank Joël Chadœuf, Vincent Bretagnolle, Bénénger Bourgeois for helpful advices and comments on the manuscript, and Tony Tebby for improving the English of the manuscript.

## 4.2.5. References

- Anderson, R. L. et al. 2007. Weed Community Response to Crop Rotations in Western South Dakota. - *Weed Technol.* 21: 131–135.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343–366.
- Crawley, M. J., 2004. Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. – *Ecology.* 85: 3277-3288.
- Colbach, N. et al. 2014. Predictive modelling of weed seed movement in response to superficial tillage tools. – *Soil & Tillage Research.* 138: 1-8.
- Davison, A. C. & Kuonen, D. 2002. An introduction to the bootstrap with applications in R. *Statistical Computing and Graphics.* 13: 6-11.
- DiCiccio, T. J. & Efron, B. 1993. Bootstrap confidence intervals. *Statistical Science.* 11: 189-212
- Ding, D. et al. 2016. Impact assessment of climate change and later-maturing cultivars on winter wheat growth and soil water deficit on the Loess Plateau of China. - *Clim. Change* 138: 157–171.
- Doucet, C. et al. 1999. Separating the effects of crop rotation from weed management on weed density and diversity. – *Weed Science,* 47: 729-735.
- Falahati-Anbaran, M. et al. 2014. Seed dispersal in time can counteract the effect of gene flow between natural populations of *Arabidopsis thaliana*. - *New Phytol.* 202: 1043–54.
- Ferreira, F. S. et al. 2015. Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. - *J. Arid Environ.* 115: 66–72.

- Fried, G. et al. 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. - *Agric. Ecosyst. Environ.* 128: 68–76.
- Fried, G. et al. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. - *Agric. Ecosyst. Environ.* 158: 147–155.
- Fried, G. et al. 2015. Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. - *Weed Res.*: 514–524.
- Fox, J., Weisberg, S. 2011. *An {R} companion to applied regression, Second Edition.* Thousand Oaks CA: Sage.
- Fukami, T. et al. 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools and priority effect. *Ann. Rev. Eco. Evo. Syst.* 46:1-23.
- Garamszegi, L. Z. 2011. Information-theoretic approaches to statistical analysis in behavioural ecology: An introduction. - *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65: 1–11.
- Ginot, V. et al. 2006. Combined use of local and ANOVA-based global sensitivity analyses for the investigation of a stochastic dynamic model: Application to the case study of an individual-based model of a fish population. - *Ecol. Modell.* 193: 479–491.
- Gotelli, N. J. and MacCabe, D. J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology.* 83: 2091-2096.
- Gunton, R. M. et al. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. - *J. Veg. Sci.* 22: 541–550.
- Gurevitch, J. L. L. et al., 1992. A meta-analysis of field experiment on competition. *Amer. Nat.* 140: 539-572.
- Henckel, L. et al. 2015. Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. - *Proc. R. Soc. B.* 282:20150002
- Horn, H. S. and MacArthur, R. H. 1972. Competition among Fugitive Species in a Harlequin Environment *Ecology* 53: 749–752.
- Hyvönen, T. and Salonen, J. 2002. Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels – a six-year experiment. - *Plant Ecol.* 154: 73–81.
- Jeffries, M. J. 2008. The spatial and temporal heterogeneity of macrophyte communities in thirty small, temporary ponds over a period of ten years. - *Ecography.* 31: 765–775.

- Jeffries, M. J. 2011. The temporal dynamics of temporary pond macroinvertebrate communities over a 10-year period. - *Hydrobiologia* 661: 391–405.
- Jursík, M. et al. 2013. Effect of precipitation on the dissipation, efficacy and selectivity of three chloroacetamide herbicides in sunflower. - *Plant, Soil Environ.* 59: 175–182.
- Kim, J. H. and DeWreede, R. E. 1996. Effects of size and season of disturbance on algal patch recovery in a rocky intertidal community. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133: 217–228.
- Leibold, M. A. and Loeuille, N. 2015. Species sorting and patch dynamics in harlequin metacommunities affect the relative importance of environment and space. - *Ecology* 96: 3227–3233.
- Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - *Ecol. Lett.* 7: 601–613.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. – *Am. Nat.* 108: 207-228.
- Lewis, J. 1973. Longevity of Crop and Weed Seeds: Survival after 20 Years in Soil. - *Weed Res.* 13: 179–191.
- Nakagawa, S. and Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. - *Methods Ecol. Evol.* 4: 133–142.
- Nekola, J. C. et al. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. - *J. Biogeogr.* 26: 867–878.
- Perronne, R. et al. 2015. Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields (L Duarte, Ed.). - *J. Veg. Sci.* 26: 348–359.
- Pinke, G. et al. 2012. The influence of environment, management and site context on species composition of summer arable vegetation in Hungary. – *Appl. Veg. Sc.* 15: 136-144.
- Pysek, P. et al. 2006. Effects of abiotic factors on species richness and cover in Central European weed communities. *Agric. Ecosyst. Environ.* 109: 1-8.
- Reigada, C. et al. 2015. Metapopulation dynamics on ephemeral patches. - *Am. Nat.* 185: 183–195.
- Roger-Estrade J. et al., 2004. Morphological characterization of soil structure in tilled fields. From a diagnosis method to the modelling of structural changes in tilled soils over time. - *Soil & Tillage Res.* 79: 33-49.
- Ryan, M. R. et al. 2010. Management Filters and Species Traits: Weed Community Assembly in Long-Term Organic and Conventional Systems. - *Weed Sci.* 58: 265–277.

Seifert, C. et al. 2015. Arable plant diversity on conventional cropland—The role of crop species, management and environment. - *Agric. Ecosyst. Environ.* 213: 151–163.

Venable, D. L. 2007. Bet Hedging in a Guild of Desert Annuals. - *Ecology* 88: 1086–1090.

Violle, C. et al. 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. - *Oecologia* 160: 747–755.

Weiner, J. et al. 2010. Evolutionary Agroecology: The potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. - *Evol. Appl.* 3: 473–479.



#### 4.2.6. Supplementary materials

##### **Appendix 1: Environmental and temporal distances calculation**

To illustrate how to compute the environmental and temporal distances, we use a crop sequence of four successive cropping seasons (i.e. oilseed rape, winter cereal, maize and maize grown, Figure S1) in a field of the Aquitaine French administrative region. Environmental data are presented Table S1.

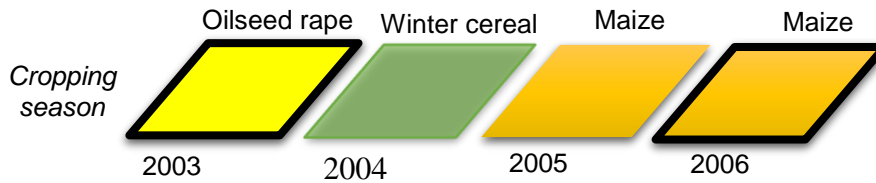


Figure A1: An example of a four cropping season length crop sequence

Three cropping season pairs can be computed since two cropping seasons must be separated by at least one cropping season. This yields to the following cropping season pairs: oilseed rape (2003) – maize (2005); oilseed rape (2003) – maize (2006) and winter cereal (2004) – maize (2006).

Table A1: Environmental data of the four cropping seasons of the case study.

Field	Year	Crop	Sowing date (Julian day)	Herbicide active ingredient (HRAC classes)	Crop height (cm)	Mean annual temperature (T°C)	Total annual precipitation (mm)
AQ001	2003	oilseed rape	242	K3	160	14.5	712.8
AQ001	2004	winter cereal	285	A ; O	85	13.4	693.4
AQ001	2005	maize	120	C1 ; E-F3; F1; F2	220	13.4	595.8
AQ001	2006	maize	122	E-F3 ; F1; F2	220	14.1	821.5

If we consider the pair of cropping seasons “oilseed rape (2003) – maize (2006)”, environmental and temporal distances can be computed as described below.

##### **Distance in crop sowing date (2003, 2006):**

1. Transform Julian day of each cropping season into radian as follows:

$$\text{day (radian)} = \underbrace{(\text{Julian day} \times 365 / 360)}_{\text{Julian day in deegree}} \times \underbrace{\pi / 180}_{\text{Degree in radian}}$$

*Julian day in deegree      Degree in radian*

Therefore, for oilseed rape (2003) crop sowing date in radian is:

$$\Rightarrow (242 \times 365/360) \times \pi / 180 = 4.28 \text{ radian}$$

and for maize (2006), crop sowing date in radian is:

$$\Rightarrow (122 \times 365/360) \times \pi / 180 = 2.16 \text{ radian}$$

2. Compute sowing date distance (oilseed rape (2003) – maize (2006)) as the Euclidean distance between oilseed rape and maize cosine and sine:

$$\sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2} = \sqrt{(\cos(4.28) - \sin(4.28))^2 + (\cos(2.16) - \sin(2.16))^2} = 1.36$$

#### Distance in herbicide HRAC classes (2003, 2006):

Compute the HRAC - Jaccard index based on the HRAC classes of oilseed rape (2003) and maize (2006):

$$\text{Jaccard (A, B)} = 1 - (|A \cap B| / |A \cup B|) = 1 - 0 = 1$$

with A the HRAC classes in oilseed rape (2003) and B the HRAC classes in maize (2006).

#### Distance in crop height

The distance in crop height is the absolute value of the difference in height of the crops of the pair:

$$\text{Crop height "oilseed rape (2003)" - crop height "maize (2006)"} = |160 - 220| = 60$$

#### Distance in mean annual temperature

The distance in mean annual temperature is the absolute value of the difference in mean annual temperature of the cropping seasons of the pair:

$$|\text{Mean annual temperature (2003) - mean annual temperature (2006)}| = |14.5 - 14.1| = 0.4$$

#### Distance in total annual precipitation

The distance in total annual precipitation is the absolute value of the difference in total annual precipitation of the cropping seasons of the pair:

$$|\text{Total annual precipitation (2003) - total annual precipitation (2006)}| = |712.8 - 821.5| = 108.7$$

#### Temporal distance

The temporal distance is the number of year separating the two cropping seasons of the pair wise:

$$\text{Temporal distance} = 2006 - 2003 = 3$$

#### Heterogeneity of crop sowing date

Heterogeneity of the crop sowing date is the mean of crop sowing date distance (2003,2004), crop sowing date distance (2004,2005) and crop sowing date distance (2005,2006)

$$\text{Heterogeneity of crop sowing date (2003, 2006)} = (0.74 + 1.36 + 0.02) / 3 = \mathbf{0.71}$$

#### Heterogeneity of herbicide HRAC classes

Heterogeneity of herbicide HRAC classes is the mean of HRAC - Jaccard index (2003, 2004), HRAC - Jaccard index (2004 , 2005) and HRAC - Jaccard index (2005 , 2006).

$$\text{Heterogeneity of herbicide HRAC (2003, 2006)} = (1.0 + 1.0 + 0.25) / 3 = \mathbf{0.75}$$

#### Heterogeneity of crop height

Heterogeneity of crop height is the mean of crop height distance (2003,2004), crop height distance (2004,2005) and crop height distance (2005,2006)

$$\text{Heterogeneity of crop height (2003, 2006)} = (75 + 135 + 0.0) / 3 = \mathbf{70}$$

#### **Heterogeneity of temperature**

Heterogeneity of temperature is the mean of temperature distance (2003, 2004), temperature distance (2004, 2005) and temperature distance (2005, 2006)

$$\text{Heterogeneity of temperature (2003, 2006)} = (1.1 + 0.0 + 0.7) / 3 = \mathbf{0.6}$$

#### **Heterogeneity of precipitation**

Heterogeneity of precipitation is the mean of precipitation distance (2003, 2004), precipitation distance (2004, 2005) and precipitation distance (2005, 2006)

$$\text{Heterogeneity of precipitation (2003, 2006)} = (19.4 + 97.8 + 225.7) / 3 = \mathbf{114.3}$$

## Appendix 2: Supplementary Tables

Table A2-1: Groups of herbicide active ingredients in the BioVigilance France data set from the "Herbicide Resistance Action Committee "(HRAC) classification

HRAC class	site of action	HRAC class	site of action
A	Inhibition of acetyl CoA carboxylase	F3	Inhibition of carotenoid biosynthesis (unknown target)
B	Inhibition of acetolactate synthase ALS	G	Inhibition of EPSP synthase
C1	Inhibition of photosynthesis at photosystem II (triazine)	H	Inhibition of glutamine synthetase
C2	Inhibition of photosynthesis at photosystem II (urea)	I	Inhibition of DHP (dihydropteroate) synthase
C3	Inhibition of photosynthesis at photosystem II (nitrile)	K1	Microtubule assembly inhibition
C3_M	Inhibition of photosynthesis at photosystem II (nitrile)+ Uncoupling (Membrane disruption)	K2	Inhibition of mitosis / microtubule organisation
D	Photosystem-I-electron diversion	K3	Inhibition of VLCFAs (cell division)
E_F3	Inhibition of protoporphyrinogen oxidase + carotenoid biosynthesis	L	Inhibition of cell wall (cellulose) synthesis
F1	Inhibition of carotenoid biosynthesis at the phytoene desaturase step (PDS)	N	Inhibition of lipid synthesis - not ACCase inhibition
F2	Inhibition of 4-hydroxyphenyl-pyruvate-dioxygenase (4-HPPD)	O	Action like indole acetic acid

Table A2-2: Akaike Information Criterion for the three competing models of increasing complexity (Model 1 "Current conditions", Model 2 "Temporal distance" and Model 3 "Temporal variation")

Dissimilarity Index	Date of Survey	Plot	AIC		
			Model 1	Model 2	Model 3
Jaccard	T1	Control	-1983	-1988	-1995
	T2	Control	-2224	-2244	-2266
		Sprayed	-1343	-1360	-1363
Bray-Curtis	T1	Control	-2176	-2181	-2187
	T2	Control	-2294	-2304	-2314
		Sprayed	-1667	-1678	-1678

Table A2-3: Model outputs for temporal weed community temporal dissimilarity calculated using presence-absence data (Jaccard index) in the middle (T2) of the cropping season in both control and sprayed plots. The p-values were calculated using the lmer function in the lmerTest library and are in bold if significant. Estimates are qualified by their standard deviations. Conv-Min, Min-Conv and Min-Min are respectively conventional-conventional, minimum-conventional and minimum-minimum tillage, the first corresponding to the tillage intensity of the older season of cropping season pairs.

Plot type	Factor	Group	Covariates	Estimate ± SD	p-value
T2 Control	contemporary	Patch availability	Sowing date	0.072 ± 0.004	<b>&lt;0.001</b>
			Precipitation	0.011 ± 0.004	<b>0.004</b>
			Conv-Min	0.024 ± 0.009	<b>0.014</b>
		Patch suitability	Min-Conv	0.04 ± 0.010	<b>&lt;0.001</b>
			Min-Min	0.028 ± 0.010	<b>0.003</b>
			Sowing date x Conv-Min	-0.031 ± 0.008	<b>&lt;0.001</b>
		Patch availability x Patch suitability	Sowing date x Min-Conv	-0.015 ± 0.010	0.128
			Sowing date x Min-Min	-0.020 ± 0.007	<b>0.007</b>
			Temporal distance	Temporal distance	0.001 ± 0.004
	Temporal	Temporal variation	variation of crop height	-0.001 ± 0.004	0.963
			variation of herbicide spectrum	0.006 ± 0.003	0.063
			variation of precipitation	-0.008 ± 0.004	0.097
			variation of temperature	-0.001 ± 0.005	0.913
			variation of herbicide spectrum x variation of precipitation	0.008 ± 0.003	<b>0.016</b>
			Temporal distance x Temporal variation	Temporal distance x variation of crop height	0.008 ± 0.003
	contemporary x Temporal	Patch availability x Temporal variation	Sowing date x variation of herbicides spectrum	0.007 ± 0.003	<b>0.021</b>
			Sowing date x variation of precipitation	0.013 ± 0.004	<b>&lt;0.001</b>
		Patch suitability x Temporal variation	Precipitation x variation of temperature	-0.008 ± 0.003	<b>0.014</b>
Conv-Min x Temporal distance			0.017 ± 0.008	0.038	
Patch suitability x Temporal distance		Min-Conv x Temporal distance	0.004 ± 0.010	0.682	
		Min-Min x Temporal distance	0.028 ± 0.007	<b>&lt;0.001</b>	

Plot type	Factor	Group	Covariates	Estimate ± SD	p-value
T2 Sprayed	contemporary	Patch availability	Sowing date	0.058 ± 0.008	<b>&lt;0.001</b>
			Crop height	-0.012 ± 0.009	0.158
			Herbicide spectrum	0.003 ± 0.004	0.455
			Precipitation	0.009 ± 0.004	<b>0.042</b>
			Herbicide spectrum x Precipitation	0.01 ± 0.004	<b>0.015</b>
		Patch suitability	Conv-Min	-0.003 ± 0.013	0.963
			Min-Conv	0.001 ± 0.014	0.768
			Min-Min	0.003 ± 0.012	0.751
			Crop height x Conv-Min	0.031 ± 0.014	0.025
			Crop height x Min-Conv	0.004 ± 0.016	0.806
	Patch availability x Patch suitability	Crop height x Min-Min	0.031 ± 0.014	<b>0.026</b>	
		Sowing date x Conv-Min	-0.035 ± 0.014	<b>0.015</b>	
		Sowing date x Min-Conv	-0.015 ± 0.016	0.373	
		Sowing date x Min-Min	-0.031 ± 0.013	<b>0.016</b>	
		Temporal distance	Temporal distance	-0.002 ± 0.006	0.751
			Temporal variation	variation of crop height	-0.001 ± 0.005
		contemporary x Temporal	Patch availability x Temporal distance	Sowing date x Temporal distance	-0.011 ± 0.004
Patch suitability x Temporal distance	Conv-Min x Temporal distance		0.021 ± 0.011	0.063	
	Min-Conv x Temporal distance		-0.003 ± 0.013	0.835	
	Min-Min x Temporal distance		0.029 ± 0.010	<b>0.002</b>	
Patch suitability x Temporal variation	Crop height x variation of crop height		0.011 ± 0.005	<b>0.017</b>	

Table A2-4: Model outputs for temporal weed community temporal dissimilarity calculated using abundance data (Bray-Curtis index) in the middle (T2) of the cropping season in both control and sprayed plots. The p-values were calculated using the lmer function in the lmerTest library and are in bold if significant. Estimates are qualified by their standard deviations. Conv-Min, Min-Conv and Min-Min are respectively conventional-conventional, minimum-conventional and minimum-minimum tillage, the first corresponding to the tillage intensity of the older season of cropping season pairs.

Plot Type	Factor	Group	Covariates	Estimate	p-value	
T2 Control	Current	Patch availability	Sowing date	0.068 ± 0.005	<b>&lt;0.001</b>	
			Temperature	-0.013 ± 0.005	<b>0.009</b>	
			Precipitation	0.008 ± 0.004	<b>0.031</b>	
			Crop height	-0.003 ± 0.004	0.479	
			Conv-Min	0.030 ± 0.010	<b>0.001</b>	
		Patch suitability	Min-Conv	0.051 ± 0.011	<b>&lt;0.001</b>	
			Min-Min	0.038 ± 0.010	<b>&lt;0.001</b>	
			Temperature x Conv-Min	0.009 ± 0.008	0.249	
			Temperature x Min-Conv	0.008 ± 0.010	0.391	
			Temperature x Min-Min	0.024 ± 0.007	<b>0.001</b>	
	Temporal	Patch availability x Patch suitability	Sowing date x Crop height	0.009 ± 0.004	<b>0.015</b>	
			Sowing date x Conv-Min	-0.027 ± 0.008	<b>&lt;0.001</b>	
			Sowing date x Min-Conv	-0.022 ± 0.010	<b>0.021</b>	
			Sowing date x Min-Min	-0.022 ± 0.007	<b>0.003</b>	
			Temporal distance	Temporal distance	0.011 ± 0.003	<b>&lt;0.001</b>
			variation of herbicide spectrum	0.007 ± 0.003	<b>0.029</b>	
Current x Temporal	Temporal variation	variation of temperature	0.000079 ± 0.004	0.983		
		variation of precipitation	0.005 ± 0.005	0.277		
		Patch availability x temporal variation	Sowing date x variation of precipitation	0.011 ± 0.004	<b>0.001</b>	
		Patch suitability x temporal variation	Precipitation x variation of temperature	-0.009 ± 0.003	<b>0.007</b>	
T2 Sprayed	Current	Patch availability	Sowing date	0.032 ± 0.005	<b>&lt;0.001</b>	
			Herbicide	0.005 ± 0.004	0.231	
		Patch suitability	Precipitation	0.003 ± 0.004	0.382	
			Herbicide x Precipitation	0.013 ± 0.004	<b>0.001</b>	
	Temporal	Temporal distance	Temporal distance	0.010 ± 0.003	<b>0.005</b>	
Current x Temporal	Patch availability x Temporal distance	Sowing date x Temporal distance	-0.009 ± 0.003	<b>0.006</b>		



### **Appendix 3: Estimating bias in the relative contribution of selected covariates caused by non-independence in the datasets by Standardized Effect Size**

As a given cropping season may have been used in several pairs of cropping season, we quantified the bias induced by such a non-independence by computing the Standardized Effect Size (SES) of the relative contribution (i.e. sums of square from Anova type III) of each covariate selected from the model selection procedure.

The SES measures the number of standard deviations that the observed metric is above or below the mean metric, the mean and standard deviation being computed from simulated data (Gurevitch et al. 1992; Gotelli and MacCabe, 2002). Mean and standard deviation of each relative contribution's covariates were computed from bootstrap resampling technique (DiCiccio and Efron, 1996; Davison & Kuonen, 2002).

We first generated 2000 sub-datasets by randomly selected 500 cropping season pair-wises with replacement among the 1834, 1661 and 1400 pair-wises respectively for T1 control, T2 control and T2 sprayed. Second, we ran all previously selected models on every random sub-datasets and calculated the relative contribution of each selected covariate. Third, we computed the SES of the relative contribution of each selected covariate as follow:

$$SES_j = \frac{\frac{1}{2000} \sum_{i=1}^{2000} (\text{Observed relative contribution } j - \text{Simulated relative contribution } j_i)}{\text{standard deviation (Simulated relative contribution } j)}$$

$j$  referring to the selected covariate and  $i$  to the  $i^{\text{th}}$  among the 2000 randomly generated subdatasets. Finally, to test whether  $SES_j$  reflected significant bias in our analysis, we computed non-parametric 95% confidence interval from the 0.025 and 0.975 percentiles of the *Observed relative contribution  $j$  – Simulated relative contribution  $j_i$*  distribution (DiCiccio and Efron, 1996; Davison & Kuonen, 2002). If the latter didn't include zero, therefore we concluded to a significant bias in the relative contribution of the focus covariate.

Results from this bootstrap analysis are presented in the following Figures A3-1 to A3-6. y-axis are the selected covariates from the model selection procedure for both dissimilarity indices (i.e, Jaccard and Bray-Curtis) in T1 control, T2 control and T2 sprayed. x-axis represent the mean standardized effect size (SES) of each selected covariate (red point) with its 95% non-parametric confidence interval (black error bars). Significant bias were observed if the 95% non-parametric confidence interval did not include zero. Globally, we did not face severe bias in our analysis excepted.

#### **References:**

- Davison, A. C. & Kuonen, D. 2002. An introduction to the bootstrap with applications in R. *Statistical Computing and Graphics*. 13: 6-11.
- DiCiccio, T. J. & Efron, B. 1993. Bootstrap confidence intervals. *Statistical Science*. 11: 189-212
- Gotelli, N. J. and MacCabe, D. J., 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. *Ecology*. 83: 2091-2096.
- Gurevitch, J. L. L. et al., 1992. A meta-analysis of field experiment on competition. *Amer. Nat.* 140: 539-572.

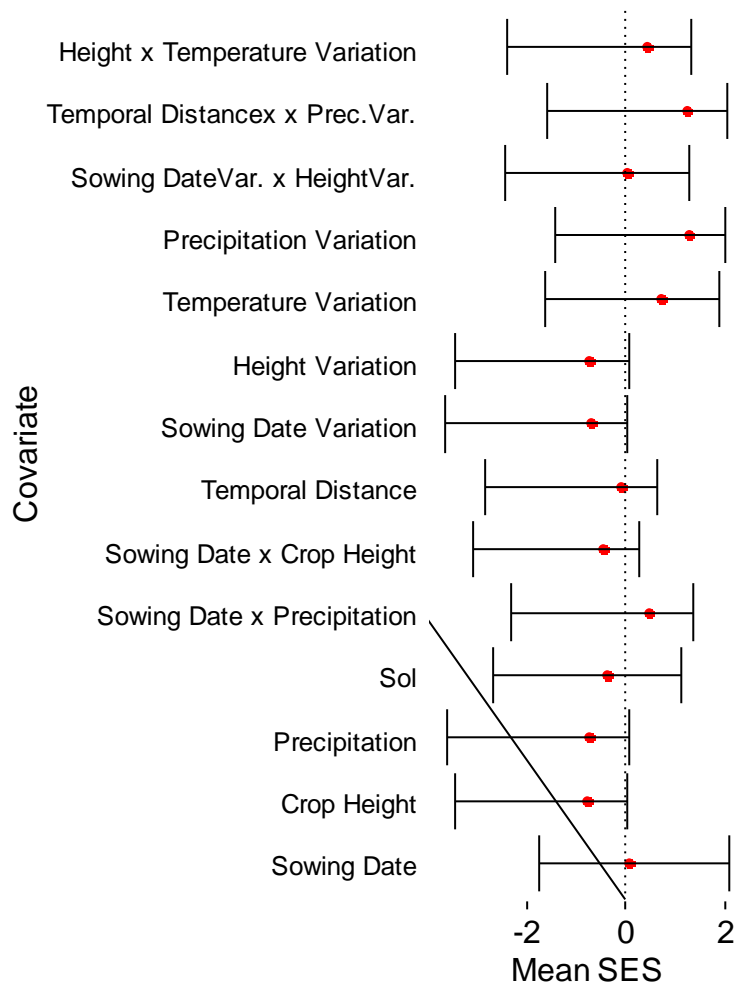


Figure A3-1: Results from the bootstrap analysis conducted for Jaccard index in T1 control plot. SES are red points while non parametric 95% confidence interval are black error lines. Since all confidence intervals include zero, we concluded to an absence of significant bias.

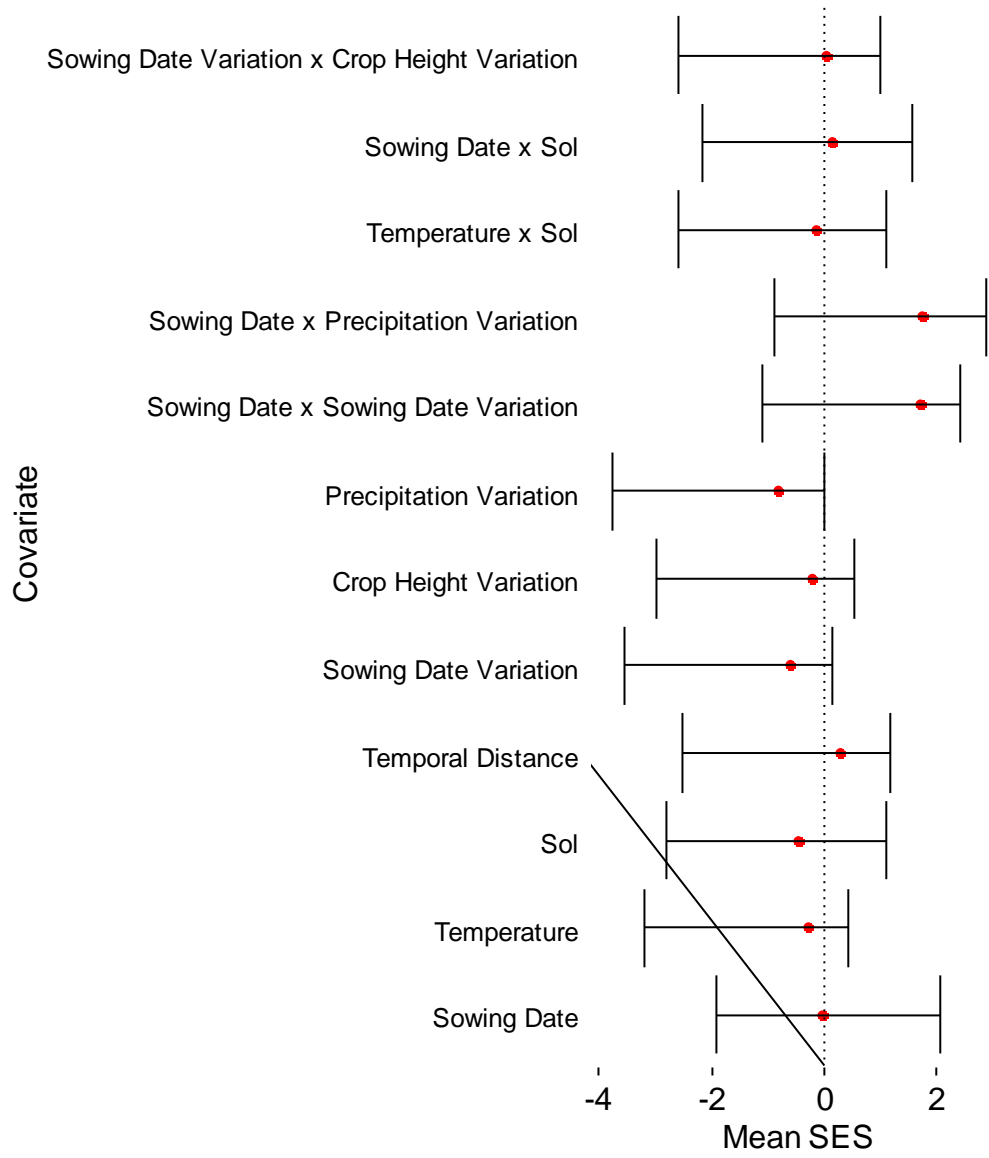


Figure A3-2: Results from the bootstrap analysis conducted for Bray-Curtis index in T1 control plot. SES are red points while non parametric 95% confidence interval are black error lines. Since all confidence intervals include zero, we concluded to an absence of significant bias.

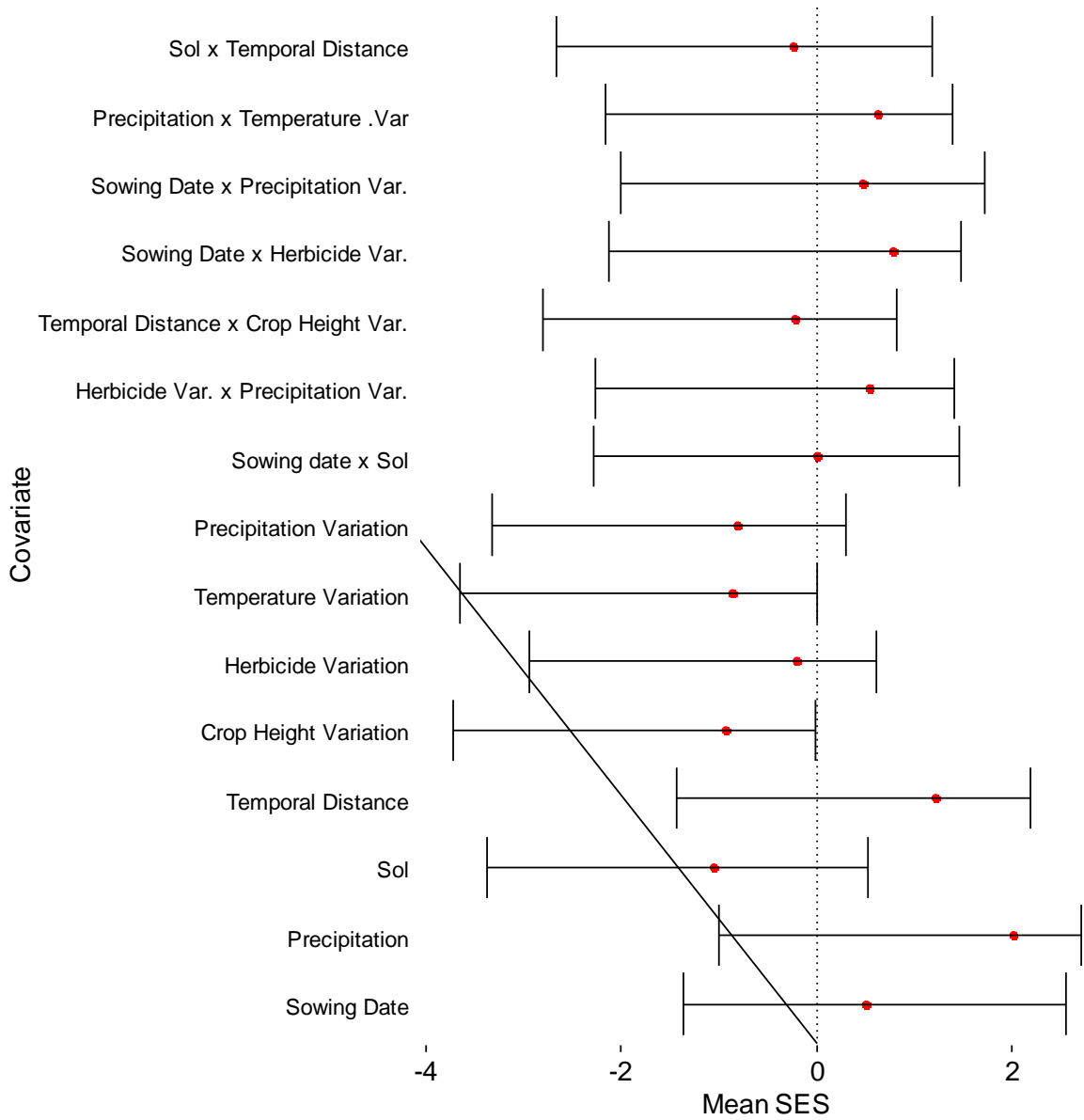


Figure A3-3: Results from the bootstrap analysis conducted for Jaccard index in T2 control plot. SES are red points while non parametric 95% confidence interval are black error lines. Since all confidence intervals include zero, we concluded to an absence of significant bias.

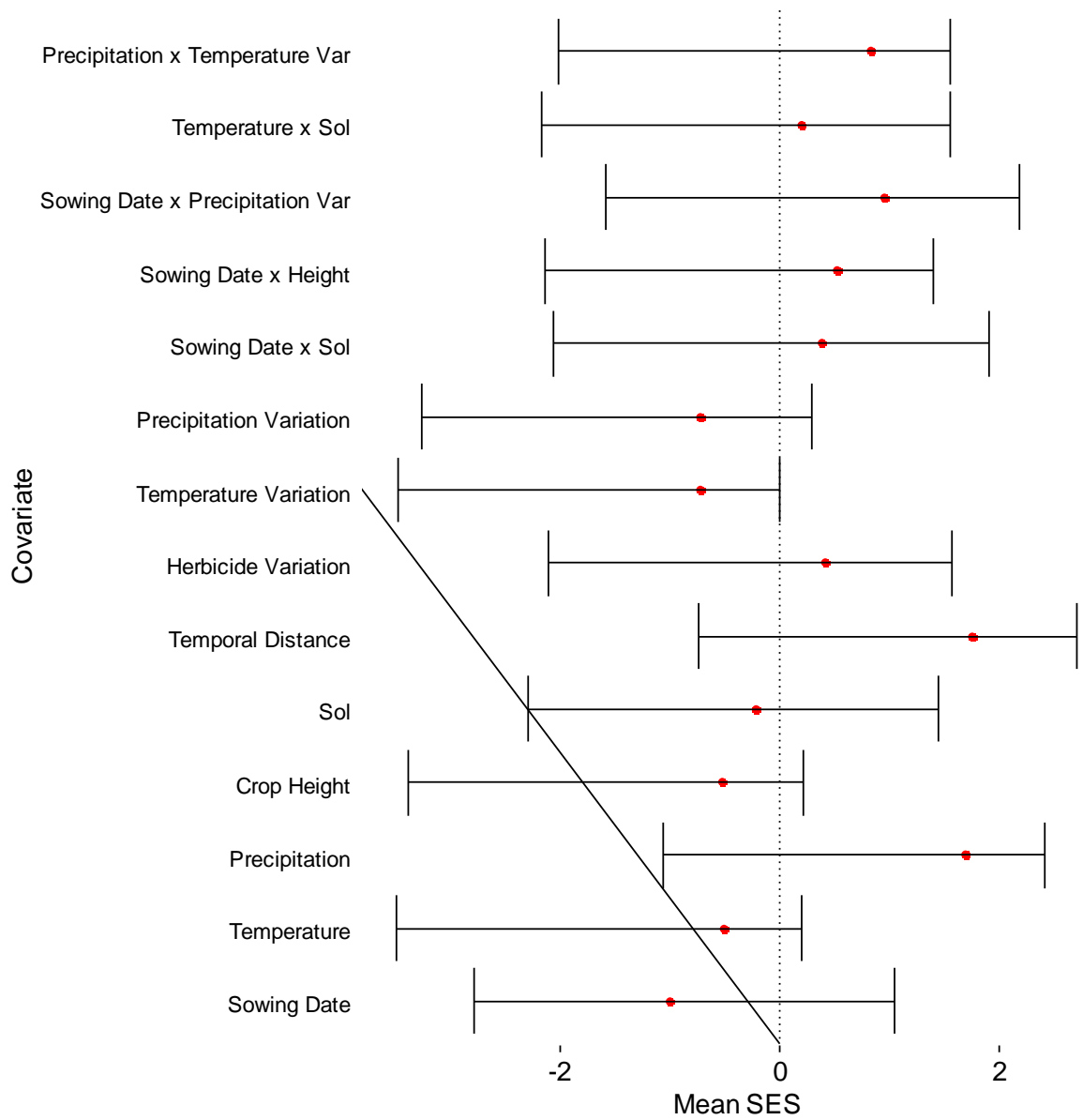


Figure A3-4: Results from the bootstrap analysis conducted for Bray-Curtis index in T2 control plot. SES are red points while non parametric 95% confidence interval are black error lines. Since all confidence intervals include zero, we concluded to an absence of significant bias.

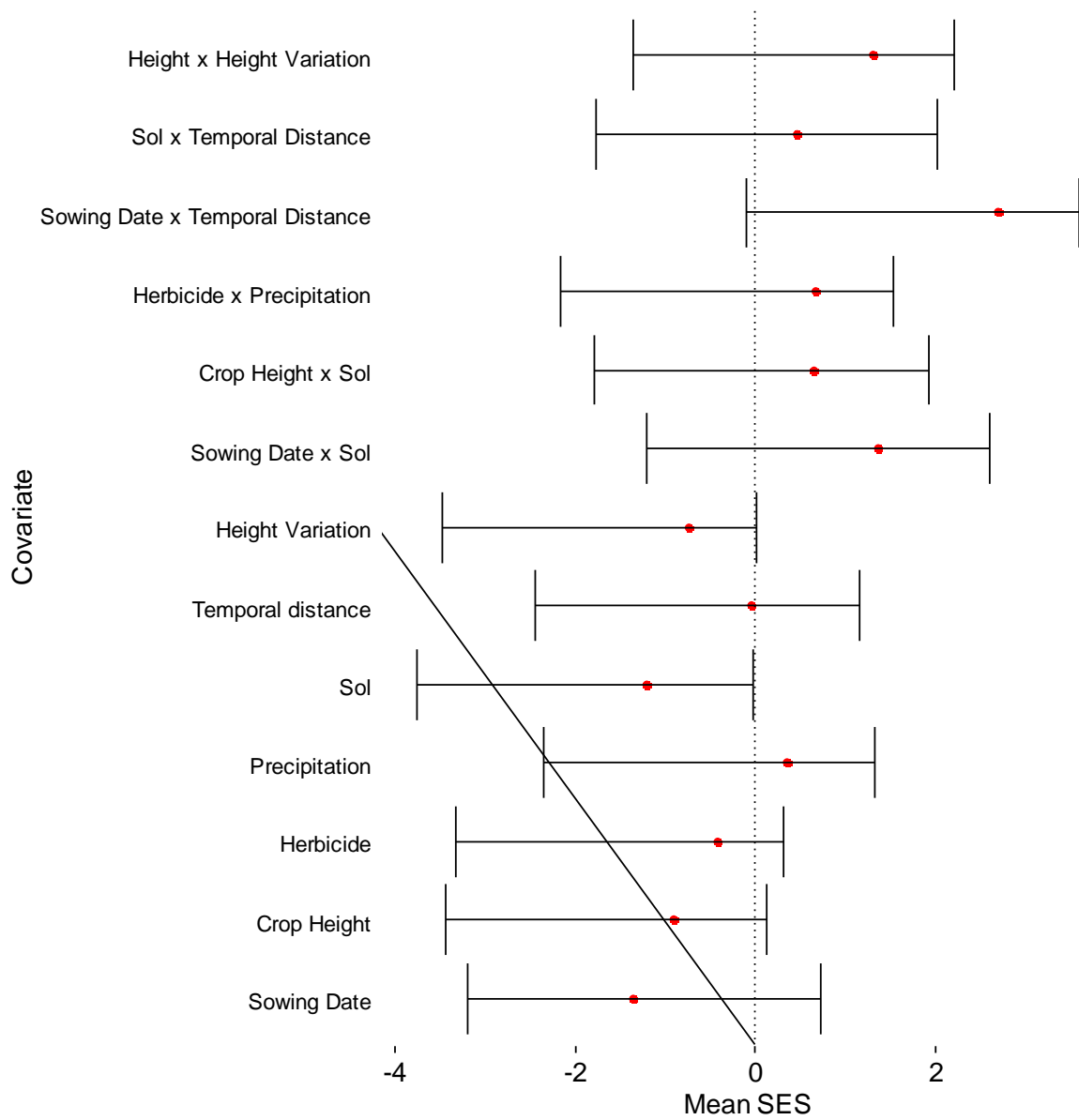


Figure A3-5: Results from the bootstrap analysis conducted for Jaccard index in T2 sprayed plot. SES are red points while non parametric 95% confidence interval are black error lines. Since all confidence intervals include zero, we concluded to an absence of significant bias.

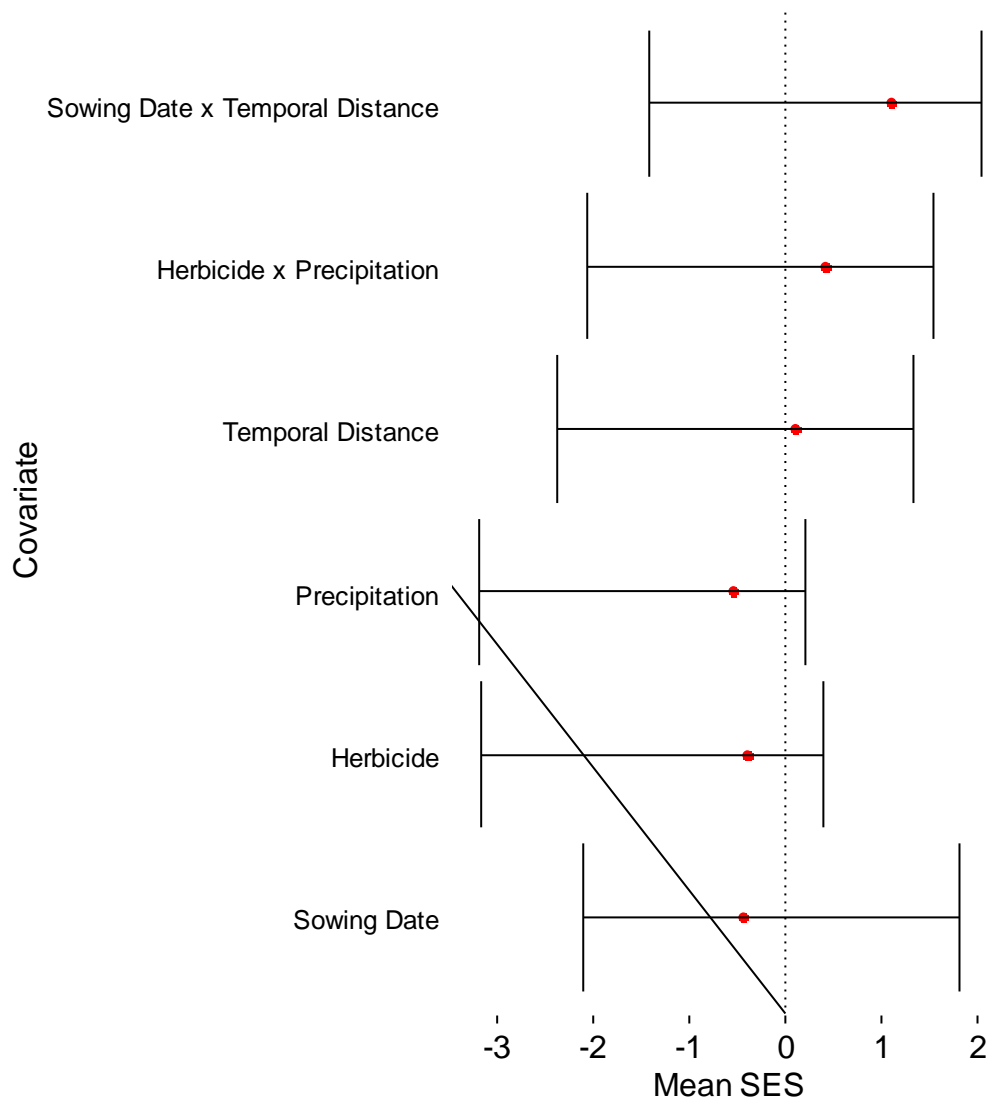


Figure A3-6: Results from the bootstrap analysis conducted for Bray-Curtis index in T2 sprayed plot. SES are red points while non parametric 95% confidence interval are black error lines. Since all confidence intervals include zero, we concluded to an absence of significant bias.

V. Comment la variation temporelle des conditions environnementales affecte la diversité des espèces adventices dans les parcelles cultivées ?



## 5.1. Présentation du chapitre

### **Disentangling the effect of temporal niche partitioning and extinction risk arising from crop succession on weed community assembly in arable fields**

Lucie Mahaut, Sabrina Gaba et Guillaume Fried

*To be submitted in Journal of Applied Ecology*

Dans les parcelles cultivées, la succession des années de cultures les unes aux autres et des pratiques agricoles associées entraîne des variations temporelles des conditions environnementales (Vasseur et al. 2013). La variation temporelle des conditions environnementales est supposée contraindre fortement la composition et la diversité de la banque de graines adventices des parcelles cultivées (Cardina et al. 2002, Murphy et al. 2006, Ruisi et al. 2015). Puisque la banque de graine est supposée être à la base de l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles cultivées, la variation temporelle des conditions environnementales au fil des successions de cultures est également supposée contraindre l'assemblage des communautés adventices pendant une année de culture (Smith and Gross 2007, Ryan et al. 2010) et plus particulièrement lorsque la dose d'herbicides utilisée est faible (Barberi et Bonari 1997). Cependant, l'absence de résultats convergents quant aux effets des successions de cultures sur la diversité des communautés adventices (voir par exemple (Santin-Montanya et al. 2013 et Rotches Ribalta et al. 2015) reflète qu'à ce jour nous ne comprenons toujours pas les mécanismes sous-jacents la réponse des communautés adventices aux variations temporelles des conditions environnementales.

Dans ce chapitre, nous avons donc cherché à comprendre comment la variation temporelle des conditions environnementales et la dispersion temporelle des espèces affecte les patrons de diversité de plantes adventices observés à l'échelle d'une séquence de six années de cultures successives ( $\gamma$ -diversité temporelle), d'une année de culture ( $\alpha$ -diversité) en présence et absence de traitement herbicides et entre année de cultures ( $\beta$ -diversité temporelle). De plus, nous testons si les effets de la variation temporelle des conditions environnementales sur ces patrons de diversité changent en fonction de l'intensité de la gestion des plantes adventices dans les parcelles cultivées. Pour quantifier la variation temporelle des conditions environnementales dans les parcelles cultivées, nous calculons deux gradients de diversité des successions de cultures. Le premier est basé sur la diversité des dates de semis, un proxy de la variation temporelle des périodes de disponibilité de l'habitat des adventices (Chapitre 4). Le deuxième est basé sur la diversité des formes de croissance des espèces cultivées, un proxy de la variation temporelle de la qualité de l'habitat des adventices (Chapitre 4).

En fonction du rôle des variations temporelles et de la dispersion temporelle des espèces adventices (Chapitre 3.3), nous envisageons trois scénarios distincts.

- 1) Du fait de la différenciation temporelle des niches des espèces adventices (i.e. espèces à germination printanières et automnales) et de la dispersion temporelle des espèces adventices depuis la banque de graines, la diversité des espèces adventices observées à l'échelle d'une succession de culture ( $\gamma$ -diversité temporelle) et pendant une année de culture ( $\alpha$ -diversité) sont supposées augmenter le long du gradient de diversité des périodes de disponibilité de l'habitat. De même, la  $\beta$ -diversité temporelle est supposée augmenter le long de ce gradient du fait du remplacement des espèces adventices d'une année de culture à l'autre.
- 2) Du fait de l'augmentation du risque d'extinction aléatoire des espèces avec la variation temporelle des conditions environnementales, la diversité des espèces adventices observées à l'échelle d'une succession de culture ( $\gamma$ -diversité temporelle) et pendant une année de culture ( $\alpha$ -diversité) sont supposées diminuer le long des gradients de diversité des successions. En revanche, la  $\beta$ -diversité temporelle est supposée augmenter le long de ces gradients puisque des espèces préalablement observées peuvent disparaître localement du fait des variations temporelles.
- 3) Si de faibles niveaux de variations temporelles des conditions environnementales promeuvent la différenciation temporelle de niche des espèces et que le risque d'extinction aléatoire des espèces augmente exponentiellement avec la variation temporelle des conditions environnementales, alors on s'attend à ce que la  $\gamma$ -diversité temporelle augmente puis diminue le long d'un gradient de diversité des successions. Si la dispersion temporelle des espèces adventices affecte l'assemblage des communautés, alors de la même manière on s'attend à ce que l' $\alpha$ -diversité augmente puis diminue le long d'un gradient de diversité des successions.

Nos résultats montrent que lorsque la période de disponibilité et la qualité de l'habitat des espèces adventices varient au fil d'une succession de culture, la  $\gamma$ -diversité temporelle et l' $\alpha$ -diversité diminuent alors que la  $\beta$ -diversité temporelle augmente. A contrario si seule la période de disponibilité de l'habitat varie (qualité de l'habitat constante d'une année à l'autre), alors une relation uni-modale entre la  $\gamma$ -diversité temporelle et la variation temporelle des conditions environnementales est observée. Ce résultat suggère que la différenciation temporelle de niche écologique peut favoriser la diversité des espèces adventices observées au sein d'une parcelle pour de faibles variations temporelles des périodes de disponibilités. En revanche, le risque d'extinction des espèces adventices semble augmenter avec la variation temporelle des périodes de disponibilité. De plus, l' $\alpha$ -diversité mesurée dans des zones traitées (applications d'herbicides) suit une relation uni-modale avec la

diversité des formes de croissance des espèces successivement cultivées. Ce résultat suggère que la pulvérisation d'herbicides, en détruisant des individus préalablement installés, pourrait stimuler l'émergence de nouvelles espèces adventices à partir de la banque de graines. Finalement, l'augmentation de  $\beta$ -diversité temporelle avec la variation temporelle des périodes de disponibilité est amplifiée par l'intensification des méthodes de gestions adventices. Ce dernier résultat suggère que la variation temporelle des périodes de disponibilité couplée à l'utilisation importante d'herbicide augmente le risque d'extinction des espèces adventices d'une parcelle cultivée.

La diversité des successions de cultures est fréquemment mentionnée comme un facteur important pour favoriser la diversité des plantes adventices dans les parcelles de grandes cultures annuelles. Cependant, nos résultats suggèrent que les successions de cultures contemporaines, couplées à l'usage important d'herbicides, pourraient contribuer au déclin de la diversité des plantes adventices dans ces parcelles cultivées observées dans d'autres études.

## 5.2. Disentangling the effect of temporal niche partitioning and extinction risk on weed community assembly

### Summary

1. Weeds in arable field sustain crop pollination and contribute to animal pest regulation. Designing cropping systems that enhance weed diversity is therefore a milestone to council the provisioning of multiple ecosystem services in arable fields. Although sequential cropping systems have high potential for controlling weed density, how temporal variations of environmental conditions arising from crop sequence affect weed diversity is poorly known.
2. Temporal variations of environmental conditions may promote species coexistence as a result of temporal niche partitioning or increase the risk of species extinction. Using an information-theory approach, we tested how weed diversity observed at different temporal scale varied along two continuous gradients of crop succession diversity. For 560 crop sequences of six consecutive cropping seasons, we computed the diversity of crop sowing season, a proxy of disturbance timing, and the diversity of crop growth form, a proxy of habitat suitability for weeds. We considered the diversity of weeds observed during six consecutive cropping seasons (temporal  $\gamma$ -diversity), temporal weed turnover ( $\beta$ -diversity) and weed diversity in the latest cropping season ( $\alpha$ -diversity). We further accounted for weed management intensity since it may alter crop sequence effect on weed diversity.
3. Weed temporal  $\gamma$ -diversity followed a hump-shaped relationship along an increasing gradient of crop sowing season diversity. Crop sowing season diversity also promoted weed temporal  $\beta$ -diversity while it decreased weed  $\alpha$ -diversity. Taking together, these results suggest that temporal niche partitioning promotes weed coexistence for low to medium temporal variation of crop sowing season (i.e. from 1 to 2 sowing seasons) while extinction risk dominates at high level of crop sowing season temporal variation (3 sowing seasons).
4. In addition, crop sowing season and crop growth form diversity negatively interacted in all the models. This result suggest that varying both habitat availability (i.e. disturbance timing) and suitability (i.e. herbicides spectra) through crop succession increase the risk of weed local extinction.
5. *Synthesis and applications.* Our study highlights that varying both disturbance timings and habitat through crop sequence negatively affect weed diversity. Further empirical researches would be needed to develop sequential cropping systems that may simultaneously control weed density and promote weed diversity.

### 5.2.1. Introduction

In the last fifty years, weed diversity in arable fields have hugely declined as a result of farming intensification (Meyer et al. 2013, Richner et al. 2015, Fried et al. 2016). Since weeds are a main source of food for seed-eating and pollinating species (Marshall et al. 2003), their rarefaction in arable fields alter the provision of ecosystems services such as crop pollination (Nicholls and Altieri 2013, Bretagnolle and Gaba, 2015, Woodcock et al. 2016) or pest regulation (DiTommaso et al. 2016). However weeds may also be considered as pests since they may cause important crop yield losses (Oerke et al. 2006). As a consequence, designing cropping systems that may simultaneously enhance weed diversity and decrease weed density is a milestone to council the provisioning of multiple ecosystem services in arable fields. Sequential cropping systems, the succession of different crop species within a field is expected to be such a cropping system (Gaba et al. 2015). Indeed, the succession of farming practices across crop sequences induces important temporal variations in environmental conditions within arable fields (Vasseur et al. 2013). By introducing greater variability in the type and timing of soil disturbance and weed management practices (for example herbicides actives ingredients), diverse crop sequences thus offer more opportunities of weed mortality events than monocultures (Cardina et al. 2002). As a consequence, weed seedbank density maybe lower in arable fields where different crop species are rotated compared to monoculture (Liebman & Dyck 1993, Koocheki et al. 2009, Ruisi et al. 2015). However, the diversity of environmental conditions resulting from diverse crop sequence may also be an opportunity for the emergence of a higher number of weed species along the crop sequence (Cardina et al. 2002). As a consequence, weed seed bank diversity may be higher in arable fields undergoing diverse crop sequence compared to monoculture (Barberi et al. 1997, Barberi and Lo Cascio 2000, Murphy et al. 2006, Ruisi et al. 2015) although the reverse pattern has also been observed (Légère et al. 2005). Finally, because weed community assembly relies on the emergence of weeds from seedbank, crop sequence diversification should also affect weed community assembly (Smith and Gross 2007, Ryan et al. 2010). However, crop sequence may have positive (Légère et al. 2005, Murphy et al. 2006, Ulber et al. 2009, Rotches Ribalta et al. 2015), low (Doucet et al. 1999, Smith and Gross 2007) or even null (Santin-Montanya et al. 2013) effects on weed community diversity. Some authors have suggested that crop sequence effect is confounded by weed chemical management which may constrain weed community assembly more than crop rotation *per se* (Doucet et al. 1999). In addition, the effects of crop sequence on weed community assembly have mostly been analysed through experimental studies that compared weed seedbank or weed community diversity in monoculture (i.e low temporal environmental variations) and in crop rotation (i.e high temporal environmental variations) (Liebman & Dyck 1993, Cardina et al. 2002, Smith and Gross 2007, Koocheki et al. 2009, Ruisi et al. 2015 but see Rotches Ribalta et al. 2015).

However, depending on the diversity of crop species being successively cultivated within a field (here after crop succession diversity), weeds face various levels of temporal environmental variations in arable fields. Therefore to this date, we still do not understand how weed communities respond to the temporal variations of environmental conditions that arise from crop sequence.

Ecological theories predict that temporal variations of environmental conditions exert two opposing forces on the coexistence of species in communities (Adler et Drake 2008). First, temporal variations of environmental conditions may promote temporal niche partitioning (i.e. species share similar resources requirement but differ in the time they use the resources) and prevent competitive exclusion because species differ in their response to changing conditions over time (Chesson 2000). In this case, temporal variation of environmental conditions may promote the diversity of species observed within a locality (Shurin et al. 2010). Conversely, temporal variations in environmental conditions may increase the risk of species extinctions, particularly when population size are low, by promoting ecological drift (i.e. large changes in reproduction and survival, Boyce 1992). Therefore, depending on the number of species that are respectively facilitated and excluded by temporal variations of environmental conditions, species diversity may either increase or decrease with the temporal variations of environmental conditions (Shurin et al. 2010). Furthermore, extinction risk increases non-linearly with the temporal variation of environmental conditions due to the combined effect of demographic and environmental stochasticity (Adler and Drake 2008). A unimodal relationship between species coexistence time and temporal variation of environmental conditions is thus expected (Adler and Drake 2008). In terms of species diversity, the latter result might suggest a unimodal relationship between the diversity of species observed within a locality and temporal variations of environmental conditions (Letten et al. 2013). Finally if species diversity strongly fluctuates through time, we may fail to capture a relationship between species diversity and temporal variations of environmental conditions by a snapshot of species diversity (Datry et al. 2016). Therefore to properly disentangle the effect of temporal variations of environmental conditions on community assembly, one have to analyse how species diversity observed at different time scales within a locality would change along a continuous gradient of temporal variations of environmental conditions.

In this study, we aimed at testing how the temporal variations of environmental conditions that arise from crop sequences affect weed community in arable fields. Using the long term weed monitoring Biovigilance flore data set (Fried et al. 2008), we computed continuous gradients of crop succession diversity based on 560 crop successions of six consecutive cropping. Since crop successions may simultaneously induce particular disturbance regimes and affect the diversity of environmental conditions within a field (Cardina et al. 2002), we computed both the temporal diversity of crop sowing season, which dictates disturbance timings during a cropping season, from the temporal diversity of

crop growth form, a proxy of habitat suitability for weeds (Mahaut et al. 2018). Then, depending on the role of temporal environmental variations and weed temporal dispersal, we considered three distinct scenarios.

- First, if temporal environmental variations promote weed temporal niche partitioning, we expected that the diversity of weed species observed across six consecutive cropping seasons within a field (i.e. temporal  $\gamma$ -diversity) would increase along continuous crop succession diversity gradients. Following this scenario, the diversity of weed species observed during a cropping season (i.e.  $\alpha$ -diversity) might increase with preceding crop succession diversity if weed temporal dispersal rates from weed seed bank are high enough (e.g. temporal mass effect). In addition, weed turnover between successive cropping seasons (i.e. temporal  $\beta$ -diversity) should also increase along crop succession diversity gradients since different species would be promoted at different cropping seasons.
- Second, if temporal environmental variations rather promotes weed extinction, we expected that temporal weed  $\gamma$ -diversity would decrease along increasing gradients of crop succession diversity. Weed  $\alpha$ -diversity may similarly decrease with crop succession diversity as only a few number of species would locally persist while temporal  $\beta$ -diversity should increase since a species may go extinct between two consecutive cropping seasons. Such a scenario is notably expected in fields where weeds are intensively managed since the size of weed populations targeted by herbicide active ingredients decrease when weed chemical management intensity increases (Fernandez-Moreno et al. 2017).
- Finally, if weed stochastic extinction risk exponentially increases with environmental heterogeneity (Adler and Drake 2008), weed temporal  $\gamma$ -diversity would first increase along crop succession diversity as a result of temporal niche partitioning and then decrease as the number of weed species going extinct increases. Similarly, weed  $\alpha$ -diversity may face a unimodal relationship with crop succession diversity since it would increase with crop succession diversity as a result of weed temporal dispersal until the number of weed extinction caused by temporal environmental variations becomes too high.

## 5.2.2. Materials and Methods

### 5.2.2.1. Data set

Data were taken from the long term French monitoring program Biovigilance Flore in which 1440 fields were monitored across France (761km North-South, 696km East-West) between 2002 and 2010. The fields were selected to represent the diversity of agricultural practices and environmental conditions in France (Fried et al. 2008) covering twenty major crop species (Gunton et al. 2011). Weed

species were surveyed twice a year in 2000m<sup>2</sup> plots subject to contemporary land management practices (sprayed plots) and in ~140m<sup>2</sup> plots with the same practices but excluding herbicides (control plots). Survey dates were adapted to the crop species: the first survey (T1) was carried out one month after sowing the crop, before post-emergence herbicide treatment, and the second survey (T2) was carried out after the last herbicide treatment. Species abundances were recorded using a semi-quantitative scale (“+” found once in the plot; “1” less than 1 ind/m<sup>2</sup>; “2” 1-2 ind/m<sup>2</sup>; “3” 3-20 ind/m<sup>2</sup>; “4” 21-50 ind/m<sup>2</sup>; “5” more than 50 ind/m<sup>2</sup>). For each cropping season, crop species as well as management practices such as herbicide treatments operations were recorded. A total of 348 weed species were recorded. To analyze weed diversity responses to the temporal variations of environmental conditions, we selected arable fields where both weeds and farming practices were recorded during at least six consecutive cropping seasons. A total of 300 arable fields and 560 crop sequences made of six consecutive cropping seasons were retained, which corresponded to 3366 cropping seasons.

#### 5.2.2.2. Crop succession diversity gradient

To quantify temporal variations of environmental conditions in arable fields during six consecutive cropping seasons, we computed two gradients of crop succession diversity. The first gradient accounted for the temporal variations in crop sowing season, a proxy of habitat’s availability periods which dictates disturbance timings during a cropping season (Mahaut et al. 2018). Indeed, disturbance timings are known to deeply affect weed community diversity during a cropping season (Crawley 2004, Cordeau et al. 2017). The second gradient accounted for the temporal variations in crop growth form, a proxy of habitat suitability for weeds (Mahaut et al. 2018) which reflected both the main farming practices affecting weed community, including herbicide target, and crop architecture. Following Gaba et al. (2014) we classified crop sowing season according to the three main sowing periods observed in France, i.e. spring sown crops (sown between March and June), autumn sown crops (sown between August and November) and late winter sown crops (sown between December and February). We classified crop growth form as cereals, leguminous, root crops and oleaginous crops (Gaba et al. 2014). We recorded 23 crop species among the 560x6 cropping seasons and each of them were classified in one crop sowing season types and one crop growth form type (see details in Supplementary Materials Table S1). Then, we computed Shannon diversity indices based either on crop sowing season type or on crop growth form type to assess crop succession diversity across the 560 crop sequences (Table 9).



Table 6 : Crop succession diversity gradients, weed management intensity, years and contemporary crop types in the three sub data-sets used in this study

	Temporal $\gamma$ -diversity and $\beta$ -diversity	$\alpha$ -diversity in Control plot	$\alpha$ -diversity in Sprayed plot
<i>Crop sowing season diversity</i>			
Minimal	1	1	1
Maximal	3	3	3
Mean $\pm$ sd	1.78 $\pm$ 0.54	1.75 $\pm$ 0.53	1.73 $\pm$ 0.52
<i>Crop growth form diversity</i>			
Minimal	1	1	1
Maximal	3.46	3.46	3.46
Mean $\pm$ sd	1.76 $\pm$ 0.60	1.75 $\pm$ 0.55	1.64 $\pm$ 0.54
<i>Mean TFI</i>			
Minimal	0	0	0
Maximal	3.34	3.34	3.34
Mean $\pm$ sd	1.25 $\pm$ 0.54	1.31 $\pm$ 0.48	1.31 $\pm$ 0.51
<i>Year</i>			
2007	58	59	56
2008	120	121	119
2009	85	95	85
2010	45	48	44
<i>Contemporary Crop Type</i>			
Autumn cereals	-	230	214
Spring cereals	-	93	90

### 5.2.2.3. Temporal diversity partitioning

To test how temporal niche partitioning, temporal dispersal and stochastic extinction shape species diversity-temporal environmental variations patterns, we computed weed diversity at three temporal scales, i.e. weed diversity across six consecutive cropping seasons (temporal  $\gamma$ -diversity), weed turnover between six consecutive cropping seasons (temporal  $\beta$ -diversity) and weed diversity observed during the last cropping season ( $\alpha$ -diversity).

To compute weed temporal  $\gamma$ -diversity and temporal  $\beta$ -diversity, we selected crop sequences for which weeds were recorded for each consecutive cropping seasons. To assume constant sampling effort between cropping seasons (i.e. same number of weed surveys in same plot across years), we focused on weeds surveys in T2 control plots since they harboured the highest weed richness in BioVigilance Flore data set (Fried, 2007). A total of 308 crop sequences of six consecutive cropping seasons, belonging to 175 different arable fields, were selected among the 560 previously selected crop sequences (Table 9). Weed temporal  $\gamma$ -diversity was then computed as the overall number of weed species observed across six consecutive cropping seasons while weed temporal  $\beta$ -diversity was

computed as the ratio between temporal  $\gamma$ -diversity and the mean number of species observed during each cropping season (Whittaker 1972, Anderson 2011).

Finally, we computed weed  $\alpha$ -diversity as the total number of weed species observed either in T2 control plots or in T2 sprayed plots during the last cropping season. Since contemporary crop sowing season and crop growth form are expected to affect weed community composition (Fried et al. 2008, Perronne et al. 2015), we focused on weed  $\alpha$ -diversity measured in autumn cereals and spring cereals cropping seasons since they were the most representative crop type in our dataset (details in Supplementary Materials Table S1). Weed  $\alpha$ -diversity was computed separately for the second survey in control and sprayed plots to test whether herbicide application would affect the effect of temporal environmental variations on weed  $\alpha$ -diversity. Weed  $\alpha$ -diversity was computed for 323 T2 control and 304 T2 sprayed plots in four different years (Table 9).

#### 5.2.2.4. Weed management intensity gradient

In conventional farming systems such as those monitoring in Biovigilance flore, herbicides represent the main weed management tool. We therefore choose to assess weed management intensity using herbicides Treatment-Frequency Index (TFI). TFI corresponds to the sum of the ratio of the applied dose to the recommended dose of all the herbicide applied in a cropping season. We computed mean weed management intensity per crop sequence as the mean of Treatment-Frequency Index over the six consecutive cropping seasons (here after *mean TFI*; Table 9).

#### 5.2.2.5. Analysis

We investigated how temporal niche partitioning, temporal dispersal and extinction risk affect weed diversity responses to the temporal variations of environmental conditions using Poisson regression in generalized linear mixed models for both temporal  $\gamma$ - and  $\alpha$ -weed diversity and linear mixed models for weed temporal  $\beta$ -diversity (respectively `glmer` and `lmer` functions, R library ‘`lmerTest`’, Kuznetsov et al. 2017). Apart this difference, the same analytical procedure was applied for temporal  $\gamma$ -diversity, temporal  $\beta$ -diversity and  $\alpha$ -diversity in control or sprayed plots. We used an information-theoretic approach (Grueber et al. 2011) to evaluate the extent to which the data supported three competing models of increasingly complexity. The model selection procedure was based on minimizing the Akaike Information Criterion (AIC), starting with all two-way interactions and main effects. All retained covariates of the lower-level models were included in the more complex models.

First, we built a null model (M1) to account for confounding effects of year, longitudinal and latitudinal gradients which are known to affect weed diversity patterns in Biovigilance Flore dataset

(Fried et al. 2008). This null model only included a “year” random factor (4 levels) corresponding to the year of the last cropping season for each crop sequences analysed. We then tested whether the residuals of this model were spatially autocorrelated using Moran’s I correlogram computed with “gearymorán” function from ade4 R library (Dray et al. 2017). This function computed Moran’s I values by a test statistic (Moran’s I standard deviate) which indicates whether spatial autocorrelation in model’s residuals significantly deviates from 0 through a randomization procedure. Moran’s I was significant for weed temporal  $\gamma$ -diversity ( $p < 0.001$ ), weed temporal  $\beta$ -diversity ( $p < 0.001$ ) as well as for weed temporal  $\alpha$ -diversity in T2 control ( $p$ -value=0.001) and T2 sprayed ( $p$ -value=0.001) plots, indicating significant spatial autocorrelation in the residuals of every tested models. We therefore added a random effect accounting for each arable field's spatial position in France - a factor named "region" with nineteen levels (see details in Supplementary Materials Table S2 and Figure S1). Including this random effect removed spatial autocorrelation (respectively for temporal  $\gamma$ -diversity, temporal  $\beta$ -diversity and  $\alpha$ -diversity in T2 control and T2 sprayed,  $p$ -value = 0.474,  $p$ -value=0.971,  $p$ -value=0.444 and  $p$ -value = 0.143). This model structure was therefore conserved in the following models.

The second model (M2) accounted for the effect of crop succession diversity and mean weed intensity management by including both Shannon index of crop sowing season types and Shannon index of crop growth form types as well as mean TFI. We also added the contemporary crop (i.e. autumn cereals or spring cereals) in the  $\alpha$ -diversity model. Since mean Shannon index for crop sowing season and mean Shannon index for crop growth form were correlated (for temporal  $\gamma$ - and temporal  $\beta$ - diversity  $\rho=0.49$ ,  $p$ -value $<0.001$ ; for  $\alpha$ - diversity in T2 control  $\rho = 0.42$ ,  $p$ -value $<0.001$ ; for  $\alpha$ -diversity in T2 sprayed plot  $\rho = 0.40$ ,  $p$ -value  $<0.001$ ), the parameters were tested for multicollinearity as this can significantly increase the variance of the parameter estimates (Freckleton 2010). We calculated the variance inflation factor (VIF) using the “vif.mer” function (<https://raw.githubusercontent.com/aufrank/R-hacks/master/mer-utils.R>) to detect severe multicollinearity (Belsley et al. 1980). For a value of VIF less than 10, the collinearity is negligible. We did not find severe collinearity for any of the models (VIF < 1.89 in all cases). Finally, the third model (M3) investigated nonlinear relationships between weed diversity and crop succession diversity. To do so, we added squared term of both crop sowing season diversity and crop growth form diversity (Chocron et al. 2015).

Model selection was run using “dredge” function (MuMIn R library, Barton 2017). We standardized all variables before analysis. After the selection procedure, we calculated marginal and conditional  $R^2$ s to estimate the fraction of the variance explained by the fixed effect only and by the fixed plus random effects (Nakagawa and Schielzeth 2013). We used the r.squaredGLMM function (MuMIn R library).

### 5.2.3. Results

Mean weed temporal  $\gamma$ -diversity was 22.15 ( $\pm 7.73$ ) and mean weed temporal  $\beta$ -diversity was 3.34 ( $\pm 0.59$ ), while mean  $\alpha$ -diversity was respectively 6.30 ( $\pm 4.08$ ) and 4.23 ( $\pm 3.84$ ) for control and sprayed plots.

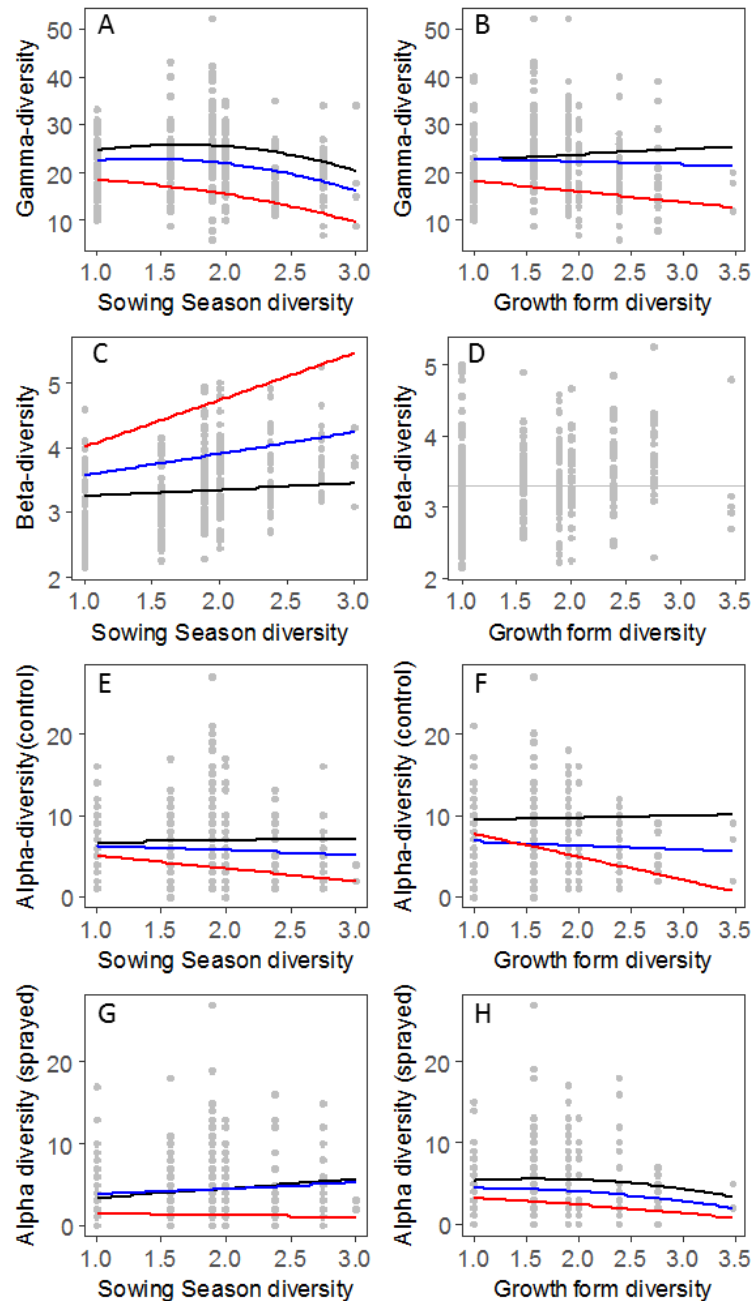


Figure 18 : Relationship between crop succession diversity and temporal component of weed diversity. A, E and G : black lines correspond to minimal crop growth form diversity, blue lines to mean crop growth form diversity and red lines to maximal crop growth form diversity. B, F and H: black lines correspond to minimal crop sowing season diversity, blue lines to mean crop sowing season diversity and red lines to maximal crop sowing season diversity. C: black lines correspond to minimal weed intensity management, blue lines to mean weed intensity management and red lines to maximal weed intensity management. D: no significant relationship between temporal diversity and crop growth form diversity.

### *Interactions between crop sowing season and crop growth form diversities affect temporal weed $\gamma$ -diversity*

Model selection procedure indicated that the model accounting for nonlinear relationship between temporal weed  $\gamma$ -diversity and crop succession diversity (M3) was the best model explaining weed temporal  $\gamma$ -diversity (AIC value in Supplementary Materials Table S3). Although the quadratic term of crop growth form diversity was not retained (Table 7), the selected model predicted a hump-shaped relationship between weed temporal  $\gamma$ -diversity and the diversity of crop sowing season (Figure 2A). We also reported a significant negative interaction terms between crop sowing season diversity and crop growth form diversity (Table 7). For low level of crop growth form diversity, weed temporal  $\gamma$ -diversity increased with the diversity of crop sowing season until an inflexion point of 2 above which weed temporal  $\gamma$ -diversity decreased (Figure 18A). Conversely, weed temporal  $\gamma$ -diversity decreased with crop sowing season diversity for maximal crop growth form diversity (Figure 2A). Similarly, while crop growth form diversity slightly promoted weed temporal  $\gamma$ -diversity at low level of crop sowing season diversity, weed temporal  $\gamma$ -diversity decreased with crop growth form diversity at high level of crop sowing season diversity (Figure 18B). Although not significant, weed management intensity was retained by the model selection procedure; it had a negative effect on weed temporal  $\gamma$ -diversity but it did not interact with crop succession diversity (Table 7). Finally, the fixed effects from this model explained 5.4% of temporal weed  $\gamma$ -diversity while fixed plus random terms (i.e. conditional  $r^2$ ) explained 48.2%.

### *Temporal $\beta$ -diversity increased with crop sowing season diversity and weed management intensity*

Model selection procedure indicated that model accounting for linear relationship between temporal weed  $\beta$ -diversity and crop succession diversity (M2) was the best model explaining weed temporal  $\beta$ -diversity (AIC value in Supplementary Materials Table S3). Although temporal weed  $\beta$ -diversity was not affected by crop growth form diversity, temporal weed  $\beta$ -diversity significantly increased with crop sowing season diversity and weed management intensity (Table 7, Figure 18C and 18D). In addition, significant positive interaction was found between crop sowing season diversity and weed management intensity (Table 7). Temporal weed  $\beta$ -diversity importantly increased with crop sowing season diversity at high level of weed intensity management (i.e. mean TFI = 3.3, Figure 18C). Finally, the fixed effects from this model explained 20.2% of temporal weed  $\beta$ -diversity while fixed plus random terms (i.e. conditional  $r^2$ ) explained 40.9%.

Table 7 : Models output for weed temporal  $\gamma$ -diversity, temporal  $\beta$ -diversity and  $\alpha$ -diversity in control and sprayed plots

	Estimate	p-value
<b>Temporal <math>\gamma</math>-diversity</b>		
Sowing Season Diversity	0.017 ( $\pm 0.017$ )	0.308
Growth Form Diversity	-0.019 ( $\pm 0.017$ )	0.283
Herbicides Intensity	-0.025 ( $\pm 0.014$ )	0.067
Sowing Season Diversity <sup>2</sup>	-0.027 ( $\pm 0.015$ )	0.064
Sowing Season Diversity x Growth Form Diversity	-0.052 ( $\pm 0.018$ )	0.005
<b>Temporal <math>\beta</math>-diversity</b>		
Sowing Season Diversity	0.081 ( $\pm 0.009$ )	<0.001
Herbicides Intensity	0.016 ( $\pm 0.009$ )	0.065
Sowing Season Diversity x Herbicides Intensity	0.024 ( $\pm 0.008$ )	0.003
<b><math>\alpha</math>-diversity in control plot</b>		
Spring Cereals	0.375 ( $\pm 0.062$ )	<0.001
Sowing Season Diversity	-0.060 ( $\pm 0.029$ )	0.038
Growth Form Diversity	0.043 ( $\pm 0.033$ )	0.189
Herbicides Intensity	-0.046 ( $\pm 0.026$ )	0.083
Sowing Season Diversity x Growth Form Diversity	-0.101 ( $\pm 0.028$ )	<0.001
Sowing Season Diversity x Herbicides Intensity	-0.044 ( $\pm 0.023$ )	0.058
<b><math>\alpha</math>-diversity in sprayed plot</b>		
Sowing Season Diversity	-0.046 ( $\pm 0.034$ )	0.170
Growth Form Diversity	0.075 ( $\pm 0.039$ )	0.053
Growth Form Diversity <sup>2</sup>	-0.083 ( $\pm 0.032$ )	0.009
Sowing Season Diversity x Growth Form Diversity	-0.087 ( $\pm 0.038$ )	0.023

*Different effects of crop succession diversity on weed  $\alpha$ -diversity in control and sprayed plots*

Model selection procedure indicated that model accounting for linear relationship between weed  $\alpha$ -diversity and crop succession diversity (M2) was the best model explaining weed  $\alpha$ -diversity in the control plots (AIC value in Supplementary Materials Table S3). However the third model was selected for weed  $\alpha$ -diversity in sprayed plots, indicating a better fit for the nonlinear relationship between weed  $\alpha$ -diversity and crop succession diversity in presence of herbicides (Supplementary Materials Table S3).

In the absence of herbicides, weed  $\alpha$ -diversity significantly decreased with the diversity of crop sowing season (Table 7). This negative effect was re-enforced by crop growth form diversity (Figure 18E) and by weed management intensity, as indicated by significant negative interaction terms (Table 7). In addition, weed  $\alpha$ -diversity in control plot decreased with crop growth form diversity for medium to high level of crop sowing season diversity (Figure 18F). Although weed  $\alpha$ -diversity was higher in

spring cereals than in autumn cereals, contemporary crop type did not impact the relationship between weed  $\alpha$ -diversity and crop succession diversity (Table 7).

Weed  $\alpha$ -diversity in sprayed plots was mostly affected by crop growth form diversity (Table 7). Indeed the selected model predicted a hump-shaped relationship between crop growth form diversity and weed  $\alpha$ -diversity (Table 7). Once again, crop sowing season diversity and crop growth form diversity negatively interacted with each other (Table 7). At low level of crop sowing season diversity, weed  $\alpha$ -diversity in sprayed plot tended to increase for crop growth form diversity ranging from 1 to 2.5 and then decreased (Figure 18H). However at high level of crop sowing season diversity,  $\alpha$ -diversity decreased with crop growth form diversity. Conversely for low to medium level of crop growth form diversity, weed  $\alpha$ -diversity in sprayed plot tended to increase with the diversity of crop sowing date while the diversity of crop sowing diversity had almost no effect on weed  $\alpha$ -diversity for high level of crop growth form diversity (Figure 18G). Neither contemporary crop type nor weed intensity management affect weed  $\alpha$ -diversity in the sprayed plots (Table 7).

Finally, fixed effects from these models respectively explained 9.6% and 2.3% of weed  $\alpha$ -diversity in control and sprayed plots while fixed plus random terms respectively explained 31.6% and 21.3% of weed  $\alpha$ -diversity in control and sprayed plots.

#### 5.2.4. Discussion

In this study, we analysed how temporal environmental variations in crop sowing season (a proxy of habitat availability) and in crop growth form (a proxy of habitat suitability) would affect weed species diversity in arable fields at different temporal scales. Globally the diversity of crop sowing season and the diversity of crop growth form interacted negatively and crop succession including crop types that differs both in sowing season and in associated practices have negative effect on weed diversity. Furthermore, at the scale of the crop succession (6-years), our results showed that the relationship between the diversity of habitat availability and the (observed)  $\gamma$ -diversity of weed communities is hump-shaped with the highest diversity observed at intermediate levels of habitat availability temporal variations. At the scale of a cropping season, our results indicated that herbicides application affected the response of  $\alpha$ -diversity to both contemporary crop types (autumn *versus* spring crops) and temporal variations of environmental conditions.

Our results showed that temporal variation of habitat availability negatively affects weed  $\alpha$ -diversity in control plots while it promotes temporal  $\beta$ -diversity. In addition, weed temporal  $\gamma$ -diversity follows a hump-shaped relationship with temporal variations of habitat availability. Taking all together, these results suggest that for low temporal variations in habitat period of availability, different weed species are promoted each growing season (increase of both  $\beta$ - and  $\gamma$ -diversity), which promote weed

coexistence at the crop succession scale (*temporal niche partitioning hypothesis*, Chesson 2000). Indeed, weed species differ in their germination periods, spring, summer and autumn germinating weeds coexisting in the seedbanks of arable fields (Jauzein 1986, Crawley 2004). During a cropping season, weeds germinating soon after crop sowing season dominates weed community (Milberg et al. 2001, Perronne et al. 2015). The difference in weed germinating periods thus reflect temporal niches differentiation in arable weeds, which is an underlying process of the storage effect (Chesson 2000). Conversely, high temporal variations in habitat availability periods were associated with a further increase in  $\beta$ -diversity but a decrease of both  $\alpha$ - and  $\gamma$ -diversity, suggesting an increase of weed extinction risk (Adler and Drake 2008). Our study is therefore the first to suggest that temporal niche partitioning in arable fields may be counterbalanced by stochastic species extinction as temporal environmental variations in habitat availability increased.

Furthermore, we reported consistent negative interactions between temporal variations of habitat availability and habitat suitability on weed temporal  $\gamma$ -diversity and weed  $\alpha$ -diversity. Both weed diversity indices tend to decrease when habitat availability and habitat suitability vary across crop succession. These results strongly suggest that the succession of annual cropping seasons that differ both in terms of disturbance timings (i.e. habitat availability) and herbicides active ingredient spectrum (i.e. habitat suitability) increase weed species extinctions risk. This result is consistent with those of Gross and Smith (2007) who analysed weed communities along a gradient from monoculture to 3-year rotation and found that weed abundance and diversity were lowest in the two highest crop diversity treatments. Conversely, numerous studies have previously reported positive effect of crop rotation on weed seedbank and weed community diversity (eg. Liebman et Dyck 1993, Murphy et al. 2006, Ulber et al. 2009, Ruisi et al. 2014). We may suppose that the crop rotations analysed in these studies fall in the first part of our continuous gradients of habitat availability temporal variation, i.e. diversity increases when switching from monoculture to a simple crop rotation with two crops differing in their sowing season period. The added-value of our approach is to consider longer crop successions (not just monoculture versus crop rotation) by using a continuous measure of variations in both crop sowing season and crop growth form. Therefore, if crop sequence may be a successful weed management tools (Liebman et Dyck 1993, Doucet et al. 1999, Bellinder et al. 2004, Koocheki et al. 2009, Ruisi et al. 2015), our result also suggest that contemporary crop sequences contribute to the global decline of arable weeds diversity (Meyer et al. 2013, Richner et al. 2015, Fried et al. 2016).

Although not significant, weed  $\alpha$ -diversity in control plots and weed temporal  $\gamma$ -diversity tend to decrease with increasing weed management intensity. While several studies previously found that weed community's diversity was primarily due to weed management intensity rather than crop rotation (Barberi et al. 1997, Doucet et al. 1999), our results suggest that weed management intensity



is less influential on weed community diversity than the diversity of crop sowing season and crop growth form. It should be kept in mind that the diversity of crop growth is strongly correlated to the diversity of herbicides applied which may illustrate the effect associated to the opportunities to vary the method of weed control in diversified crop rotation (herbicide spectrum). This result therefore suggests that the intensity of herbicides use can be reduced without risk of increased number of weed species (and density) provided that diversified crop sequence are implemented, confirming their importance in agroecological weed management (Tittonell et al. 2014).

In addition, while contemporary period of habitat availability markedly influence weed  $\alpha$ -diversity in control plots, we show that contemporary habitat availability period has no more influence on weed  $\alpha$ -diversity in herbicide sprayed plots. Moreover, weed  $\alpha$ -diversity in herbicide sprayed plots followed a unimodal relationship with habitat suitability diversity. The later results suggest that contemporary herbicide sprayed, by killing previously established individuals, may promote weed emergence from the weed seed bank (i.e. weed temporal dispersal). However further studies should be conducted to analyse how weed temporal turnover within a cropping season and between cropping seasons may affect weed diversity patterns within arable fields.

By highlighting the existence of multiple ecological processes that shape weed diversity responses to temporal environmental variations in arable fields, our study brings novel tracks to design crop successions that effectively promote weed diversity within arable fields. Since the succession of annual cropping season that varied both in availability periods and suitability for weeds promote weed extinction rather weed temporal niche partitioning, we recommend for future studies to test how the succession of annual crops that varied either in sowing season or in crop growth form would affect weed diversity. Otherwise, since weed community composition deeply change between semi-perennial crops (such as alfalfa or clover) and annual crops (Meiss et al. 2010), incorporating semi-perennial crops within crop sequence may also be a good alternative to promote weed diversity in arable fields. Finally, since herbicide management may change the responses of weed community to crop succession diversity, we might expect that the sequences that effectively promote weed diversity while reducing weed density would differ between conventionally managed arable fields and organic fields. Future study should therefore test how temporal weed diversity components change along continuous gradients of crop succession diversity in organic farming systems.

#### 5.2.5. References

Adler, P. B., & Drake, J. M. (2008). Environmental Variation, Stochastic Extinction, and Competitive Coexistence. *The American Naturalist*, 172(5), E186-E195. <https://doi.org/10.1086/591678>

- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist: Roadmap for beta diversity. *Ecology Letters*, 14(1), 19–28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Barberi, P., & Lo Cascio, B. (2001). Long-term tillage and crop rotation effects on weed seedbank size and composition. *Weed Research*, 41(4), 325–340.
- Barberi, P., Silvestri, N., & Bonari, E. (1997). Weed communities of winter wheat as influenced by input level and rotation. *Weed Research*, 37(5), 301–313.
- Bartoń, K. (2017). MuMIn: Multi-Model Inference (Version 1.40.0). Consulté à l'adresse <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/index.html>
- Bellinder, R. (2004). Weed seedbank community responses to crop rotation schemes. *Crop Protection*, 23(2), 95–101. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(03\)00174-1](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(03)00174-1)
- Boyce, M. (1992). Population Viability Analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 481–506. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.002405>
- Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891–909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Cardina, J., Herms, C. P., & Doohan, D. J. (2002). Crop rotation and tillage system effects on weed seedbanks. *Weed Science*, 50(4), 448–460.
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343–366.
- Chocron, R., Flather, C. H., & Kadmon, R. (2015). Bird diversity and environmental heterogeneity in North America: a test of the area–heterogeneity trade-off. *Global Ecology and Biogeography*, 24(11), 1225–1235. <https://doi.org/10.1111/geb.12353>
- Cordeau, S., Smith, R. G., Gallandt, E. R., Brown, B., Salon, P., DiTommaso, A., & Ryan, M. R. (2017). Timing of Tillage as a Driver of Weed Communities. *Weed Science*, 65(4), 504–514. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.26>
- Crawley, M. J. (2004). Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. *Ecology*, 85(12), 3277–3288.
- Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016). Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 125(2), 149–159. <https://doi.org/10.1111/oik.02922>

DiTommaso, A., Averill, K. M., Hoffmann, M. P., Fuchsberg, J. R., & Losey, J. E. (2016). Integrating Insect Resistance, and Floral Resource Management in Weed Control Decision-Making. *Weed Science*, 64(4), 743-756. <https://doi.org/10.1614/WS-D-16-00052.1>

Doucet, C., Weaver, S. E., Hamill, A. S., & Zhang, J. (1999). Separating the effects of crop rotation from weed management on weed density and diversity. *Weed Science*, 47, 729-735.

Dray, S., Dufour, A.-B., Thioulouse, and Jombart, J. with contributions from T., Pavoine, S., Lobry, J. R., ... Chessel, P. L. and A. S. B. on earlier work by D. (2017). *ade4: Analysis of Ecological Data: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences (Version 1.7-10)*. Consulté à l'adresse <https://cran.r-project.org/web/packages/ade4/index.html>

Fernandez-Moreno, P. T., Bastida, F., & De Prado, R. (2017). Evidence, Mechanism and Alternative Chemical Seedbank-Level Control of Glyphosate Resistance of a Rigid Ryegrass (*Lolium rigidum*) Biotype from Southern Spain. *Frontiers in Plant Science*, 8, 450. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00450>

Freckleton, R. P. (2011). Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(1), 91-101. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1045-6>

Fried, G., Dessaint, F., & Reboud, X. (2016). Local and regional changes in taxonomic and functional diversity of arable weed communities in Burgundy (France) between the 1970s and the 2000s. *Botany Letters*, 163(4), 359-371. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1234410>

Fried, G., Norton, L. R., & Reboud, X. (2008). Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 128(1-2), 68-76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>

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(1), 103-119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>

Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., ... Ozier-Lafontaine, H. (2015). Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2), 607-623. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0272-z>

Grueber, C. E., Nakagawa, S., Laws, R. J., & Jamieson, I. G. (2011). Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, 24(4), 699-711. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x>

- Gunton, R. M., Petit, S., & Gaba, S. (2011). Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics: Traits relating weed communities to crops. *Journal of Vegetation Science*, 22(3), 541-550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01273.x>
- Jauzein, P. (1986). Echelonnement et périodicité des levées de mauvaises herbes. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, 133(2), 155-166. <https://doi.org/10.1080/01811797.1986.10824696>
- Koocheki, A., Nassiri, M., Alimoradi, L., & Ghorbani, R. (2009). Effect of cropping systems and crop rotations on weeds. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(2), 401-408. <https://doi.org/10.1051/agro/2008061>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). lmerTest: Tests in Linear Mixed Effects Models (Version 2.0-36). Consulté à l'adresse <https://cran.r-project.org/web/packages/lmerTest/index.html>
- Légère, A., Stevenson, F. C., & Benoit, D. L. (2005). Diversity and assembly of weed communities: contrasting responses across cropping systems. *Weed Research*, 45(4), 303-315. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2005.00459.x>
- Letten, A. D., Ashcroft, M. B., Keith, D. A., Gollan, J. R., & Ramp, D. (2013). The importance of temporal climate variability for spatial patterns in plant diversity. *Ecography*, 36(12), 1341-1349. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00346.x>
- Liebman, M., & Dyck, E. (1993). Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecological Applications*, 3(1), 92-122. <https://doi.org/10.2307/1941795>
- Mahaut, L., Fried, G., & Gaba, S. (2018). Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. *Oikos*, 127(1), 147-159. <https://doi.org/10.1111/oik.04415>
- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R., & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields\*. *Weed Research*, 43(2), 77-89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>
- Meiss, H., Médiène, S., Waldhardt, R., Caneill, J., Bretagnolle, V., Reboud, X., & Munier-Jolain, N. (2010). Perennial lucerne affects weed community trajectories in grain crop rotations. *Weed Research*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00784.x>

- 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. <https://doi.org/10.1111/ddi.12102>
- Milberg, P., Hallgren, E., & Palmer, M. w. (2001). Timing of disturbance and vegetation development: how sowing date affects the weed flora in spring-sown crops. *Journal of Vegetation Science*, 12(1), 93-98. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2001.tb02620.x>
- Murphy, S. D., Clements, D. R., Belaousof, S., Kevan, P. G., & Swanton, C. J. (2006). Promotion of weed species diversity and reduction of weed seedbanks with conservation tillage and crop rotation. *Weed Science*, 54, 69-77.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 133-142. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
- Nicholls, C. I., & Altieri, M. A. (2013). Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(2), 257-274. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01), 31. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- Perronne, R., Le Corre, V., Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields. *Journal of Vegetation Science*, 26(2), 348-359. <https://doi.org/10.1111/jvs.12238>
- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H. P., & Walter, T. (2015). Reviewing change in the arable flora of Europe: a meta-analysis. *Weed Research*, 55(1), 1-13. <https://doi.org/10.1111/wre.12123>
- Rotches-Ribalta, R., Blanco-Moreno, J. M., Armengot, L., Jos?-Mar?a, L., & Sans, F. X. (2015). Which conditions determine the presence of rare weeds in arable fields? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 203, 55-61. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.01.022>
- Ruisi, P., Frangipane, B., Amato, G., Badagliacca, G., Di Miceli, G., Plaia, A., & Giambalvo, D. (2015). Weed seedbank size and composition in a long-term tillage and crop sequence experiment. *Weed Research*, 55(3), 320-328. <https://doi.org/10.1111/wre.12142>
- 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(03), 265-277. <https://doi.org/10.1614/WS-D-09-00054.1>

- Santín-Montanyá, M. I., Martín-Lammerding, D., Walter, I., Zambrana, E., & Tenorio, J. L. (2013). Effects of tillage, crop systems and fertilization on weed abundance and diversity in 4-year dry land winter wheat. *European Journal of Agronomy*, 48, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.02.006>
- Shurin, J. B., Winder, M., Adrian, R., Keller, W., Matthews, B., Paterson, A. M., ... Yan, N. D. (2010). Environmental stability and lake zooplankton diversity – contrasting effects of chemical and thermal variability. *Ecology Letters*, 13(4), 453-463. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01438.x>
- Smith, R. G., & Gross, K. L. (2007). Assembly of weed communities along a crop diversity gradient. *Journal of Applied Ecology*, 44(5), 1046-1056. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01335.x>
- Tittonell, P. (2014). Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 8, 53-61. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.08.006>
- Ulber, L., Steinmann, H.-H., Klimek, S., & Isselstein, J. (2009). An on-farm approach to investigate the impact of diversified crop rotations on weed species richness and composition in winter wheat. *Weed Research*, 49(5), 534-543. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00722.x>
- Vasseur, C., Joannon, A., Aviron, S., Burel, F., Meynard, J.-M., & Baudry, J. (2013). The cropping systems mosaic: How does the hidden heterogeneity of agricultural landscapes drive arthropod populations? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 3-14. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.08.013>
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Woodcock, B. A., Isaac, N. J. B., Bullock, J. M., Roy, D. B., Garthwaite, D. G., Crowe, A., & Pywell, R. F. (2016). Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England. *Nature Communications*, 7, ncomms12459. <https://doi.org/10.1038/ncomms12459>

## 5.2.6. Supplementary materials

Table S1: Classification of crop species regarding to their sowing season and growth form.

<b>Type of sowing season</b>			
<b>Late-Winter (December - February)</b>	<b>Spring (March-June)</b>	<b>Autumn (August-November)</b>	
Barley (8)	Alfalfa (5)	Barley (224)	
Field bean (35)	Bean (5)	Einkorn (7)	
Oats (18)	Clover (3)	Lupin (1)	
Onion (2)	Endive (3)	Oil seed rape (253)	
Pea (117)	Field bean (6)	Rye (1)	
Wheat (32)	Flax (22)	Ryegrass (4)	
	Maize (695)	Triticale (28)	
	Potatoes (37)	Wheat (1389)	
	Ryegrass (10)		
	Sorghum (61)		
	Soya (52)		
	Sugarbeet (107)		
	Sunflower (241)		
<b>Type of growth form</b>			
<b>Cereals</b>	<b>Legumes</b>	<b>Root crop</b>	<b>Oleaginous</b>
Barley (232)	Alfalfa (5)	Endive (3)	Flax (22)
Einkorn (7)	Bean (5)	Onion (2)	Oil seed rape (253)
Maize (695)	Clover (3)	Potatoes (37)	Sunflower (241)
Oats (18)	Field bean (41)	Sugarbeet (107)	
Sorghum (61)	Lupin (1)		
Triticale (28)	Pea (117)		
Rye (1)	Soya (52)		
Ryegrass (14)			
Wheat (1421)			

Table S2: French administrative regions used to classified arable fields according to their spatial position in French national territory

	Temporal $\gamma$ -diversity and $\beta$ -diversity	$\alpha$ -diversity in control plots	$\alpha$ -diversity in sprayed plots
Alsace	23	24	21
Auvergne	7	8	8
Basse-Normandie	17	16	14
Bourgogne	15	12	14
Bretagne	4	6	6
Champagne Ardennes	0	2	1
Centre	16	12	12
Franche-Comté	4	13	8
Ile de France	22	22	21
Limousin	4	4	5
Lorraine	1	1	2
Languedoc-Roussillon	74	58	53
Midi-Pyrénées	53	40	37
Nord Pas de Calais	8	24	20
Provence Alpes Côtes d'Azur	0	6	9
Poitou-Charente	7	8	7
Picardie	4	8	6
Pays de la Loire	32	39	40
Rhones-Alpes	17	20	20



Figure S1: Map of French administrative regions



Table S3: AIC values of the three competing model of increasingly complexity. M1: null model; M2 : linear effect of crop succession diversity and weed management intensity; M3 : non-linear effect of crop succession diversity

	<b>M1</b>	<b>M2</b>	<b>M3</b>
<b><math>\gamma</math>-diversity</b>	1996.3	1973.2	1971.7
<b><math>\beta</math>-diversity</b>	-228.97	-291.26	-291.26
<b><math>\alpha</math>-diversity in control plot</b>	1770.6	1723.1	1723.1
<b><math>\alpha</math>-diversity in sprayed plot</b>	1647.5	1635.5	1631.4

## VI. Discussion Générale

L'ensemble de mes travaux de thèse s'articulent autour de trois objectifs principaux : i) identifier les caractéristique(s) écologiques qui permettent aux espèces adventices de se maintenir dans les parcelles cultivées, ii) caractériser les processus écologiques impliqués dans la réponse des communautés de plantes adventices aux variations temporelles des conditions environnementales et iii) quantifier leurs contributions relatives par rapport aux processus écologiques contemporains de l'assemblage d'une communauté. Pour répondre à ces objectifs, plusieurs approches ont été suivies : i) une comparaison des pools d'espèces adventices et d'espèces végétales herbacées non adventices sur la base de traits fonctionnels, ii) la définition d'une dynamique de type méta-communauté temporelle pour prédire des patrons de diversité spécifique dans les habitats éphémères et iii) le test de ces prédictions pour dissocier les effets de processus écologiques contemporains et passés sur l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles de grandes cultures annuelles.

## 6.1. Les plantes adventices, sous-groupe fonctionnel des plantes des milieux ouverts et non cultivés

L'approche fonctionnelle utilisée dans le chapitre 2 a permis de révéler que les espèces adventices sont un sous-groupe fonctionnel des espèces rencontrées plus largement dans les milieux ouverts et non cultivés tels que les prairies nitrophiles ou calcaires. En effet, plus de 98% du volume de l'espace fonctionnel occupé par les plantes adventices est contenu dans celui occupé par les plantes non adventices retrouvées dans ces milieux (chapitre 2). Ce résultat reflète très probablement le fait que les plantes adventices des cultures sont, dans la grande majorité des cas, des espèces qui occupaient des habitats naturels avant le développement de l'agriculture (Jauzein 2001, Corward et al. 2008, Bouby 2012). Cependant, les espèces végétales capables de coloniser les parcelles cultivées ont un nombre plus limité de stratégies écologiques (au sens de *combinaison de traits fonctionnels*, Pierce 2017) que les espèces retrouvées dans les habitats ouverts et non cultivés (chapitre 2). Ce résultat suggère donc fortement que les pratiques agricoles développées par les humains contraignent l'assemblage des plantes dans les parcelles cultivées. L'étude plus approfondie des différences de caractéristiques fonctionnelles entre les pools d'espèces adventices et non adventices nous révèle alors comment ces pratiques agricoles ont affecté l'assemblage des communautés végétales dans les parcelles cultivées.

### 6.1.1. Rôle des perturbations liées aux pratiques agricoles

Nous montrons que 60% des espèces adventices sont dans espèces thérophytes (i.e. annuelles) contre seulement 20% chez les plantes non-adventices. De plus, les 10% des espèces adventices les plus fidèles aux parcelles cultivées sont dans 100% des cas des espèces thérophytes

(chapitre 2). Ces résultats suggèrent donc que les perturbations liées aux pratiques agricoles (par exemple : travail du sol) sont le principal filtre abiotique qui affecte l'assemblage des communautés d'espèces dans les parcelles de grandes cultures annuelles. En effet, le caractère annuel d'une espèce lui permet de terminer rapidement son cycle de vie et de recoloniser rapidement l'habitat suite aux perturbations, les plantes annuelles produisant un grand nombre de graines capables de disperser dans l'espace et dans le temps (Grime 1977, Westoby 1998). A contrario, les espèces thérophytes peuvent être défavorisées dans les milieux moins fréquemment perturbés où elles sont moins compétitives que les espèces disposant d'organes de réserves comme les espèces géophytes ou les espèces capables de croître rapidement à la sortie de l'hiver comme les espèces héli-cryptophytes. L'existence de plantes thérophytes dans les milieux ouverts et non cultivés est en revanche une forme d'adaptation de ces espèces à des stress environnementaux (*sensu* Grime 1977) tels que les épisodes de sécheresse (Ludlow 1989, Funk et al. 2016). Le labour du sol, qui est supposé être la première pratique agricole inventée par les humains vers l'an -12 000 (Asouti et Fuller 2013), a donc certainement favorisé l'installation de ces espèces thérophytes dans les parcelles cultivées.

### 6.1.2. La compétition pour l'accès à la lumière

Les espèces adventices ont une capacité à augmenter leur production de biomasse suite aux apports d'azote plus grande que les non-adventices (indice d'Ellenberg pour l'azote plus fort, chapitre 2). De plus, les adventices sont plus héliophiles que les espèces non-adventices (indice d'Ellenberg pour la lumière plus fort, chapitre 2). Ces résultats suggèrent que la compétition pour l'accès à la lumière est un processus qui contraint fortement l'assemblage des communautés végétales dans les parcelles cultivées (Weiner 1990, Weiner et al. 2010). En effet, la fermeture rapide du couvert végétal pendant une année de culture induit une diminution importante de la quantité de lumière disponible et ce d'autant plus que la densité de semis des espèces cultivées est importante (Wagner et al. 2017). De plus dans les milieux naturels, la compétition pour l'accès aux ressources aériennes comme la lumière et l'espace augmente avec la quantité d'azote disponible dans les sols tandis que la compétition pour l'accès aux ressources du sol augmente quand leur quantité diminue (Spasojevic et Suding 2012). La fertilisation augmenterait donc l'influence de la compétition pour l'accès à la lumière sur l'assemblage des communautés végétales dans les parcelles cultivées (Moreau et al. 2013, Wagner et al. 2017). Cependant, ces caractéristiques biologiques (indices d'Ellenberg pour la lumière et pour l'azote forts) sont également partagées par l'ensemble des espèces rudérales (Cerabolini et al. 2010). Les différences observées entre les pools d'espèces adventices et non adventices sur la base de ces caractéristiques fonctionnelles pourraient donc aussi traduire le fait que les perturbations sont le principal facteur contraignant l'assemblage des communautés d'espèces dans les parcelles cultivées.

### 6.1.3. Des espèces subordonnées

Nos résultats montrent que les espèces adventices les plus fidèles aux parcelles cultivées sont plus tolérantes à l'ombre que l'ensemble des espèces adventices (indice d'Ellenberg pour la lumière plus faible, SLA élevée, chapitre 2). L'existence de stratégies de tolérance à l'ombre chez les plantes adventices des cultures a déjà été révélée mais la majorité des plantes adventices semblent plutôt disposer de stratégie d'évitement de l'ombre (i.e. SLA plus faible, hauteur de canopée importante ; Storkey et al. 2005). A contrario, dans les écosystèmes méditerranéens, la présence des espèces invasives *Amorpha fruticosa* et *Artemisia verlotiorum* favorisent les espèces thérophytes tolérantes à l'ombre (Fried et al. 2014). Ces résultats confirment donc qu'en présence d'une espèce végétale très dominante (dans notre cas l'espèce cultivée), les espèces subordonnées (i.e. qui co-occurrent systématiquement avec l'espèce dominante, Grime 1998) sont des espèces capables de maximiser l'utilisation des faibles niveaux de lumière disponibles plutôt que des espèces qui entrent en compétition pour la lumière avec l'espèce dominante en déployant par exemple une hauteur de canopée plus haute (Grime 1998). A contrario, les nombreuses espèces adventices communes aux parcelles cultivées et aux milieux ouverts et non-cultivés seraient des espèces occasionnelles (i.e. qui ne sont pas associées à une espèce dominante en particulier, Grime 1998) dont la présence dans les parcelles cultivées pourrait témoigner de processus de dispersion entre les différents éléments d'un paysage agricole. Ces espèces communes pourraient finalement être caractérisées par des niches écologiques plus larges leur permettant de coloniser ces deux types de milieux. Analyser la variation intra-spécifique des caractéristiques fonctionnelles des espèces adventices (voir Perronne et al. 2014) par rapport à celle des espèces non-adventices nous permettrait de tester cette dernière hypothèse.

Finalement, le fait que les espèces adventices soient un sous-groupe des plantes observées dans les milieux ouverts façonné par les pratiques agricoles suggèrent qu'en fonction de l'évolution de ces pratiques, de nouvelles espèces végétales sont susceptibles de coloniser les parcelles cultivées. De plus, si les pratiques agricoles ont favorisé les espèces végétales possédant certaines caractéristiques fonctionnelles, les pratiques agricoles sont également susceptibles d'affecter les processus écologiques à l'origine de l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles cultivées.

## 6.2. L'assemblage des communautés adventice dépend de l'interaction entre des processus contemporains et passés

A ma connaissance, les travaux présentés dans les chapitres 4 et 5 sont les premiers à tester l'hypothèse selon laquelle l'assemblage des communautés de plantes adventices résulte de

l'interaction entre des processus opérant aux échelles temporelles contemporaines et antérieures de l'assemblage des communautés considérées. En effet jusqu'à présent, les études conduites sur les règles d'assemblage des communautés adventices ont testé soit

1) l'influence des processus contemporains (i.e. contraintes abiotiques, compétition avec l'espèce cultivée, par exemple : Lososova et al. 2004, Pysek et al. 2006, Fried et al. 2008, Pinke et al. 2012, Perronne et al. 2015)

2) l'influence des rotations de cultures sur les patrons de diversité adventice observés à l'échelle des communautés ou des banques de graines adventices (par exemple : Liebman & Dyck 1993, Légère et al. 2005, Murphy et al. 2006, Ulber et al. 2009, Rotches Ribalta et al. 2015)

3) l'influence de la dispersion spatiale et des conditions environnementales locales (par exemple : Gabriel et al. 2005, Gaba et al. 2010, Poggio et al. 2012, Henckel et al. 2015).

Plus précisément, je montre dans mes travaux que la différence de composition entre des communautés de plantes adventices assemblées au sein d'une même parcelle cultivée augmente avec le nombre d'années séparant ces communautés et ce d'autant plus que la profondeur du travail du sol est faible (chapitre 4). De plus, la variation temporelle des conditions environnementales affecte la composition et la diversité des communautés adventices (chapitres 4 et 5). L'ensemble de ces résultats suggèrent que l'assemblage d'une communauté de plantes adventices pendant une année de culture est affecté par la disponibilité des graines au sein des banques de graines, donc par la dispersion temporelle des espèces adventices. Cependant la distance temporelle et les variations temporelles n'expliquent qu'une faible part de la composition des communautés adventices (environ 10%), suggérant qu'à l'échelle temporelle considérée (8 années), la dispersion temporelle des espèces adventices ne n'est pas limitée (chapitre 4). Ce résultat est cohérent avec les nombreuses études relatant des capacités de dispersion temporelle des espèces adventices supérieures à 10 années (par exemple Lewis 1970, Ryan et al. 2010).

### 6.2.1. Facteurs affectant le rôle de la dispersion temporelle

Nos résultats montrent que l'influence de la dispersion temporelle sur l'assemblage des communautés de plantes adventices dépend d'un ensemble de facteurs contemporains de cette communauté (chapitre 4 et 5). Premièrement, le rôle de la dispersion temporelle semble être accentué par la pulvérisation d'herbicides pendant une année de culture (Chapitres 4 et 5). En détruisant des individus préalablement installés, la pulvérisation d'herbicides est susceptible d'augmenter ponctuellement le niveau de ressources disponibles. Ce faisant, l'utilisation d'herbicides pourrait stimuler l'émergence de nouveaux individus adventices, une hypothèse déjà émise par Perronne et al.

(2015). Deuxièmement, la dispersion temporelle des espèces adventices semble être plus limitée en absence de labour. En effet, la différence de composition entre deux communautés augmente plus fortement avec la distance temporelle en absence de labour (chapitre 4). Ce résultat est cohérent avec une autre étude qui montre que l'effet des rotations de cultures sur la diversité des communautés adventices est plus fort en absence de labour (Murphy et al. 2006). Le labour permet à des graines produites de nombreuses années auparavant de remonter à la surface du sol (Colbach et al. 2014) et donc de disperser dans le temps. L'absence de labour pourrait donc contraindre l'assemblage des communautés adventices aux seules graines produites l'année (ou les quelques années) précédente(s). Autrement dit, l'effet « précédent cultural » (Fried et al. 2008) est susceptible d'être plus important en absence de labour. Finalement, nos résultats suggèrent que l'influence de la dispersion temporelle est plus grande au début d'une année de culture qu'au milieu tandis que l'influence de la compétition avec l'espèce cultivée augmente entre le début et le milieu d'une année de culture (chapitre 4). L'hypothèse des perturbations intermédiaires (*intermediate disturbance hypothesis*, Connell 1978) développée en écologie des communautés stipulent de la même manière que le rôle de la dispersion spatiale des espèces est très important juste après une perturbation tandis que le rôle de la compétition augmente au cours du temps.

### 6.2.2. Les variations temporelles des conditions environnementales

Les espèces dispersent dans le temps depuis un réservoir de propagules, ici la banque de graines, elle-même sujette à des dynamiques temporelles importantes (Ryan et al. 2010). En effet, la composition des banques de graines adventices change en fonction des conditions environnementales qui prévalaient dans le passé (par exemple : date de semis des espèces cultivées, spectre d'action des molécules herbicides ; Bohan et al. 2011). Ainsi pour comprendre les effets de la dispersion temporelle des espèces sur l'assemblage des communautés adventices, il est important de tester comment la variation temporelle des conditions environnementales affecte les patrons de diversité adventices observés dans les parcelles cultivées (chapitre 3).

Alors que de nombreux travaux montrent que la diversité des adventices observées à l'échelle des banques de graines (par exemple : Barberi et Lo Cascio 2000, Murphy et al. 2006, Ruisi et al. 2015) ou des communautés (par exemple : Légère et al. 2005, Murphy et al. 2006, Ulber et al. 2009) est plus grande dans les rotations de cultures que dans les monocultures, mes travaux suggèrent que pour des niveaux de variations temporelles des conditions environnementales forts, les risques d'extinctions des espèces adventices augmentent (chapitre 5). En effet, la diversité des espèces adventices observée pendant une année de culture ( $\alpha$ -diversité) et pendant six années consécutives ( $\gamma$ -diversité temporelle) diminue lorsque la période de disponibilité et la qualité de l'habitat varient fortement au sein d'une

séquence culturelle (chapitre 5). Seul de faibles variations temporelles de la période de disponibilité favorisent la  $\gamma$ -diversité temporelle tandis que de faibles variations de la qualité de l'habitat favorisent l' $\alpha$ -diversité en présence d'herbicides (chapitre 5). Notons que d'autres auteurs ont détecté un effet nul des rotations de cultures sur la diversité des communautés adventices (Santin-Montanya et al. 2013) voire même négatif sur la diversité des banques de graines (Légère et al. 2005). De plus, les agronomes reconnaissent depuis longtemps que les rotations de cultures peuvent induire des régimes de perturbations augmentant la mortalité des espèces adventices (i.e. *risque d'extinction*, chapitre 3) ou au contraire, favoriser l'installation d'un plus grand nombre d'espèces adventices dans une parcelle cultivée du fait de la diversité des conditions environnementales (i.e. *différentiation temporelle de niche*, chapitre 3) (Cardina et al. 2002). En caractérisant des gradients continus de variations temporelles des périodes de disponibilité (i.e. régime de perturbation) et de qualité (i.e. diversité des conditions environnementales), mes résultats permettent donc de dissocier l'influence de la différenciation temporelle de niche et du risque d'extinction des espèces sur l'assemblage des communautés de plantes adventices (chapitre 5).

Cependant, plusieurs études montrent que la corrélation entre la composition d'une communauté adventice et la banque de graines est relativement faible (coefficient de corrélation de 0.09 à 0.28 Dessaint et al. 1997 ; de 0.02 à 0.37, Ryan et al. 2010). La non-observation des espèces adventices pendant une ou six années de culture ne veut donc pas nécessairement dire que ces espèces ont disparu de la parcelle considérée. Une analyse directe des changements de composition et de diversité des banques de graines adventices le long de gradients continus de variations temporelles des conditions environnementales nous permettrait de valider cette hypothèse.

### 6.2.3. Une hypothèse généralisable

De la même manière que les processus locaux et la dispersion spatiale interagissent pour dicter l'assemblage d'une communauté (Leibold et al. 2004), nos résultats suggèrent que des interactions entre la dispersion temporelle des espèces et les processus contemporains dictent l'assemblage des communautés dans les habitats éphémères (chapitres 4 et 5). Cette hypothèse mériterait d'être testée dans d'autres écosystèmes que les parcelles cultivées, notamment dans les écosystèmes abritant des habitats éphémères comme les mares temporaires (O'Neil et al. 2016) ou les déserts (Venable 2007). De plus, si plusieurs théories stipulent que l'assemblage des communautés dépend d'interactions entre des processus opérant à différentes échelles temporelles (par exemple : cadre théorique des méta-communautés, Leibold et al. 2004 ; écologie évolutive, Thuiller et al. 2013), les différentes échelles temporelles sous entendues sont 1) les pas de temps évolutifs et 2) les pas de temps écologiques. Or dans mes analyses, je montre qu'au sein même des laps de temps écologiques, des



processus opérant à différentes échelles temporelles (contemporaine et antérieure à l'assemblage d'une communauté) interagissent pour affecter l'assemblage des communautés. Tester le rôle des interactions entre dispersion temporelle et conditions environnementales dans d'autres écosystèmes permettrait ainsi certainement de réduire la grande part de variance souvent non expliquée dans les études écologiques empiriques (Moller et Jennions 2002).

### 6.3. L'assemblage des communautés adventices est faiblement prévisible

Malgré la diversité des métriques utilisées pour caractériser l'habitat des plantes adventices et la variation temporelle des conditions environnementales, les modèles que j'ai développés n'expliquent qu'une faible part de la variance des indices de diversité temporelle analysés (de 5% à 22%, chapitres 4 et 5). De même, plusieurs études ont rapporté que la composition et/ou la diversité des communautés adventices étaient faiblement prévisibles (par exemple : Pysek et al. 2006, Pinke et al. 2012, Perronne et al. 2015).

#### 6.3.1. Plusieurs hypothèses

Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer le fait que l'assemblage des communautés de plantes adventices soit faiblement prévisible, à savoir :

- i) Les jeux de données utilisés, souvent des réseaux nationaux impliquant de nombreux acteurs qui ne collectent potentiellement pas tous les données de la même façon.
- ii) Pour une même technique agricole (par exemple : travail du sol), la variation de ses effets sur les adventices d'une parcelle à l'autre en fonction des pratiques propre à un agriculteur (par exemple : type de tracteur) et du contexte pédoclimatique de la parcelle.
- iii) L'intensification des pratiques agricoles depuis les années 1950 qui favorisent les espèces généralistes (Fried et al. 2010). Or, l'assemblage des communautés constituées d'espèces majoritairement généralistes est plus fortement affecté par les processus écologiques aléatoires comme la dispersion des espèces tandis que l'assemblage des communautés constituées d'espèces spécialistes dépend plus fortement des conditions environnementales locales (Pandit et al. 2009).
- iv) Le rôle de la dispersion spatiale des espèces qui peut altérer la relation entre les conditions environnementales locales et la niche écologique des espèces (i.e. *mass effect*, Leibold et al. 2004).

- v) La dispersion temporelle des espèces, et plus précisément les effets historiques « extrêmes » telle que l'expansion d'une population plusieurs années auparavant due à une pratique ou à des conditions climatiques exceptionnelles dont les effets via le stock se répercutent encore (par exemple : Ryan et al. 2010).

Si je ne peux pas quantifier la part du bruit inhérente au jeu de données utilisé, je peux cependant écarter l'hypothèse (ii) selon laquelle la variation des pratiques agricoles d'une parcelle expliquerait le faible degré de prévisibilité des patrons de diversité adventices puisque les analyses présentées dans les chapitres 4 et 5 se concentrent sur des communautés adventices assemblées au sein d'une même parcelle agricole. En revanche, en croisant les hypothèses (iii), (iv) et (v) avec les différents résultats présentés dans ce manuscrit, je propose un scénario pour expliquer le faible degré de prévisibilité de l'assemblage des communautés adventices basé sur la théorie des dynamiques de patch (Leibold et al. 2004) et du mécanisme de *priority effect* (Lewontin 1969).

### 6.3.2. Dynamiques des patches et *priority effect*

Dans les modèles des dynamiques de patches, la coexistence des espèces au sein des méta-communautés (spatiales) repose sur les dynamiques de colonisation et d'extinction propre à chaque patch (Leibold et al. 2004). Selon ce modèle, les espèces qui coexistent dans la méta-communauté diffèrent en fonction d'un compromis entre capacité de colonisation et de compétition (Leibold et al. 2004). Alternativement, l'ordre d'arrivée des espèces dans un habitat, alors fonction du hasard de la dispersion entre les patches, peut dicter la nature des interactions dans les modèles de dynamique des patches (Shurin et al. 2004). Selon cette hypothèse, les espèces qui recolonisent l'habitat les premières suite aux perturbations, empêchent l'installation d'espèces qui arriveraient plus tardivement du fait de la préemption des ressources disponibles localement (i.e. *priority effect*, Lewontin 1969, Shurin et al. 2000).

Ici, le rôle fort de la période de disponibilité de l'habitat au début et au milieu d'une année culturale (chapitre 4), ainsi que l'importance de la compétition pour l'accès à la lumière dans les parcelles cultivées (chapitre 2), pourraient suggérer l'existence d'un mécanisme de type *priority effect* dans l'assemblage des communautés adventices. En effet, les espèces adventices capables de germer tôt dans la saison de culture possèdent un avantage compétitif pour l'accès à la lumière par rapport aux espèces adventices à germination plus tardive, puisque l'accès à la lumière est rapidement restreint pendant une année du fait du développement de l'espèce cultivée (Perry et al. 2003, Weiner et al. 2010). Cette hypothèse est également soutenue par le fait que les espèces adventices dominantes pendant une année de culture sont généralement celles capables de germer peu de temps après le semis de l'espèce cultivée (Milberg et al. 2001, Perronne et al. 2015).

De plus, en fonction de la saison favorable à la germination des espèces adventices et de la durée de leur cycle de vie, on distingue au moins quatre groupes fonctionnels chez les plantes adventices (Figure 19).

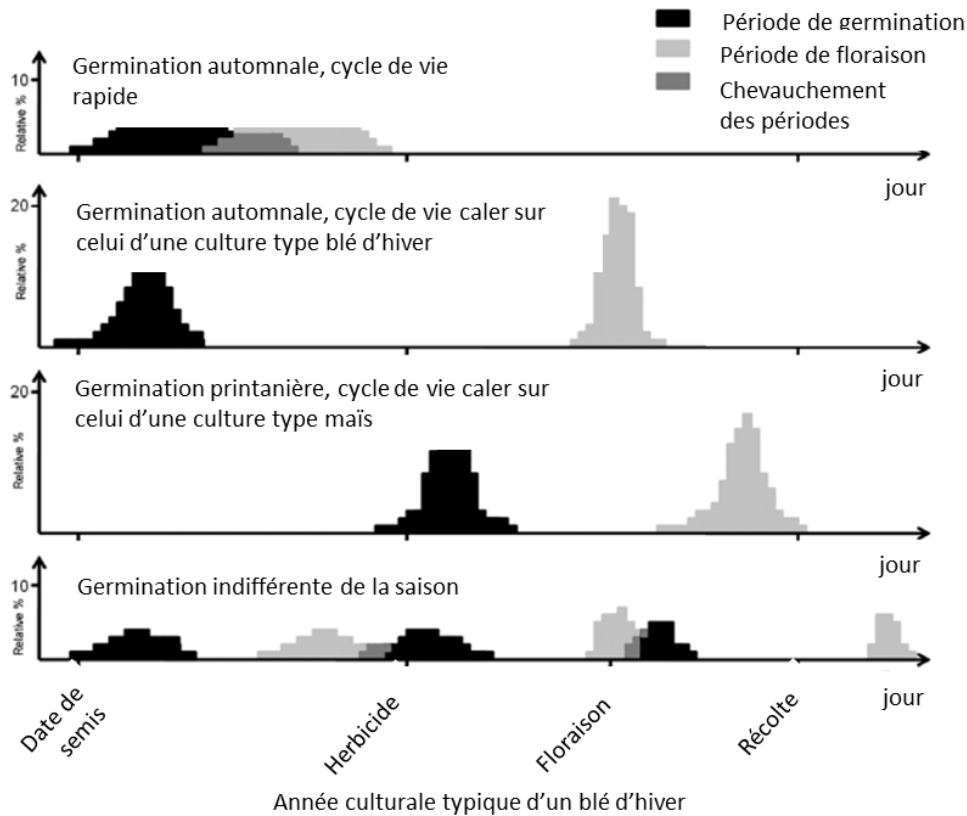


Figure 19 : Classification des espèces adventices du blé en fonction de leur phénologie

Ainsi, si à l'échelle d'une parcelle cultivée, plusieurs espèces adventices sont en capacité de germer au début d'une saison de culture, l'identité des espèces qui colonisent les premières l'habitat éphémère (i.e. année de culture) est relativement aléatoire. En effet, l'identité de ces espèces dépend en partie de la position de leurs graines dans les différents horizons du sol de la parcelle considérée. Or, de nombreux mouvements verticaux imprévisibles d'origine anthropique (par exemple : travail du sol) ou animal (par exemple : passage d'un vers de terre, Benvenuti 2007) affectent la position des graines dans les différents horizons du sol. De plus, ces espèces peuvent provenir de parcelles voisines via la dispersion spatiale de leurs graines (Henckel et al. 2015). Or, la dispersion spatiale des espèces adventices revêt également un caractère aléatoire puisqu'elle dépend de vecteurs de dispersion comme le vent ou encore les engins agricoles (Benvenuti 2007, Petit et al. 2013).

**En conclusion, le fait que l'assemblage d'une communauté d'espèces adventices dépende de mécanismes de type *priority effect* pourrait expliquer pourquoi les patrons de diversité adventice observés dans les parcelles cultivées soient difficilement prévisibles.** De futures expérimentations doivent être mises en place pour tester empiriquement cette hypothèse. Par exemple dans des

placettes expérimentales, on pourrait semer différentes espèces adventices capables de germer à la même saison à des intervalles de temps relativement courts. Si au fil de la saison de culture les espèces dominantes sont toujours celles semées les premières, alors nos résultats démontreraient l'existence du *priority effect*. Pour tester si cet effet résulte de la présence de l'espèce cultivée, on pourrait également tester si les espèces semées les premières demeurent les espèces dominantes en absence de l'espèce cultivée (voir par exemple Helsen et al. 2016).

#### 6.4. Les interactions entre pratiques agricoles et processus naturels au cœur de l'assemblage des communautés de plantes adventices

L'ensemble des travaux présentés dans ce manuscrit nous permet de mieux comprendre comment les pratiques agricoles interagissent avec des processus écologiques à différentes échelles spatiales et temporelles pour façonner les communautés de plantes adventices (Figure 20).

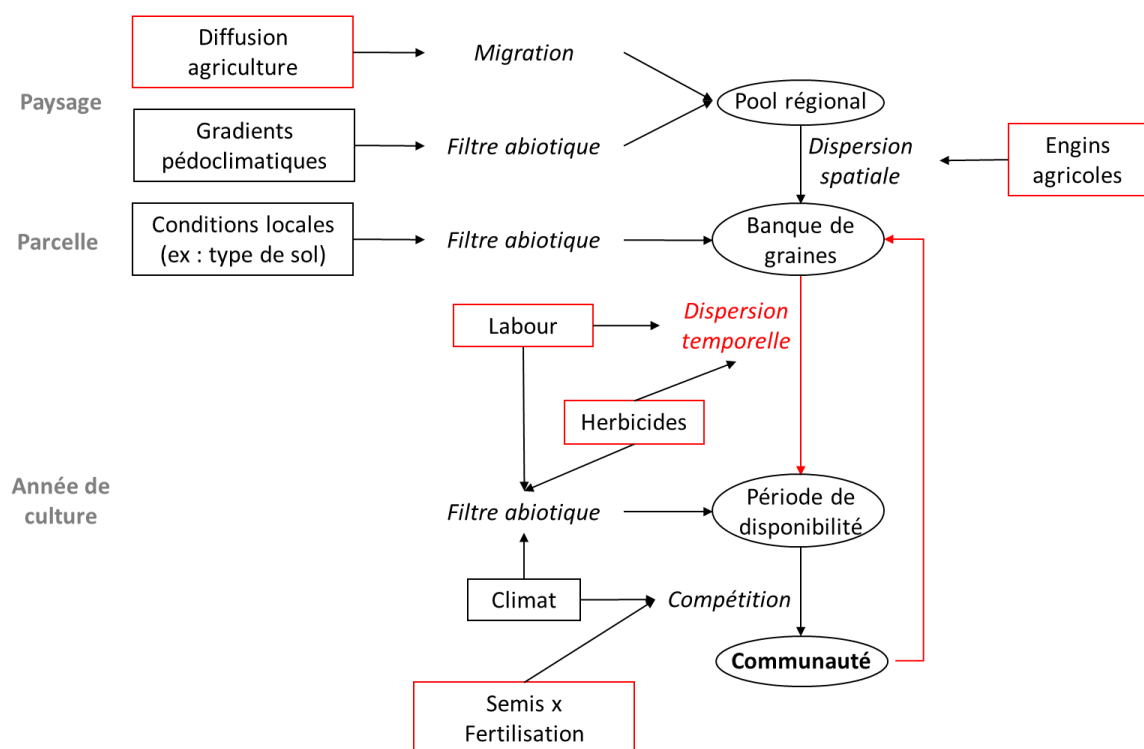


Figure 20 : Des interactions entre processus écologiques (en italique) et pratiques agricoles à différentes échelles spatiales et temporelles affectent l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles de grandes cultures annuelles. Les rectangles noirs représentent des facteurs naturels, les rectangles rouges des pratiques agricoles. Les cercles représentent différents pools d'espèces adventices. Dans cette thèse j'ai plus particulièrement mis à jour le rôle de la dispersion temporelle sur l'assemblage des communautés adventices (flèches rouges).

A l'échelle des temps évolutifs et des continents, la diffusion de l'agriculture depuis les différents centres de domestication des espèces cultivées au Néolithique (entre 14 et 20 centres dans le monde, Larson et al. 2014) a permis à certaines espèces végétales de migrer en dehors de leur aire

de répartition d'origine (par exemple : plantes archéophytes en Europe, Jauzein 2001, Pysek et al. 2007). A l'échelle des paysages, la diffusion de l'agriculture, en interaction avec les grands gradients pédoclimatiques (Lososova et al. 2004, Fried et al. 2008), a donc contribué à façonner les pools régionaux d'espèces (chapitre 2). Au sein des paysages agricoles, la dispersion spatiale des espèces végétales, qui peut être facilitée par la circulation des engins agricoles (Petit et al. 2013), contribue à enrichir les banques de graines adventices des parcelles cultivées (Henckel et al. 2015). A l'échelle d'une parcelle agricole, les conditions abiotiques locales (par exemple : type de sol), déterminent en partie la nature des espèces adventices capables de survivre dans une parcelle (Fried et al. 2008). Au sein d'une parcelle et à l'échelle d'une année de culture, la date de labour et les conditions climatiques déterminent l'identité des espèces capables de germer pendant la période de disponibilité de l'habitat (Crawley 2004, chapitres 4 et 5). De plus, le semis de l'espèce cultivée et les opérations de fertilisation induisent une augmentation forte de la compétition pour l'accès aux ressources aériennes pendant une année de culture (Wagner et al. 2017, Gaba et al. en révision). En conséquence, les espèces adventices ayant germé les premières dominent les communautés de plantes adventices pendant une année de culture (Milberg et al. 2001, Perronne et al. 2015). L'identité de ces espèces dépend, en plus de leur période de germination, de leur présence dans les banques de graines, donc de la dispersion spatiale et temporelle (chapitres 4 et 5) de ces espèces. Pendant une année de culture, l'application d'herbicides détruit des individus préalablement installés et pourrait promouvoir l'émergence de nouvelles espèces adventices (chapitre 4 et 5). Finalement, les graines produites pendant une année de culture pourront contribuer à l'assemblage des communautés de plantes adventices suivantes : les communautés de plantes adventices successivement assemblées au sein d'une parcelle cultivée forment donc une méta-communauté temporelle (chapitre 3).

L'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles de grandes cultures annuelles résultent donc d'interactions entre les processus écologiques, les pratiques agricoles (contemporaines et passées) et l'organisation spatiale des paysages agricoles. Ces interactions opèrent à des échelles spatio-temporelles très variées, des régions aux parcelles cultivées et des pas de temps évolutifs à la dynamique des communautés intra-année culturale.

### **6.5. Limites et perspectives**

Comprendre comment les pratiques agricoles affectent les processus responsables de l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles cultivées est donc un enjeu majeur pour développer des méthodes de production agro-écologiques et notamment des méthodes de gestion de la flore adventices (Booth et Swanton 2002).

Dans les travaux présentés ici, je me suis concentrée sur l'étude des processus affectant la composition (chapitre 4) et la richesse (chapitre 5) des plantes adventices observées à différentes échelles temporelles au sein d'une parcelle cultivée. Cependant, la gestion des plantes adventices doit également - et pour les agriculteurs doit surtout - permettre de gérer l'abondance et la biomasse des espèces adventices dans les parcelles cultivées. En effet, la compétition entre les plantes est plus fonction de l'abondance totale des espèces au sein d'une communauté que de la richesse des communautés (Boulangéat et al. 2012). Ainsi, les pertes de rendements occasionnées par les espèces adventices sont susceptibles d'augmenter avec l'abondance des espèces adventices plus qu'avec leur richesse. La suite directe des travaux présentés ici est donc d'intégrer des mesures d'abondance totale des plantes adventices afin de quantifier le rôle des différents processus écologiques et des pratiques agricoles sur ces patrons d'abondance. Une étude menée sur la diversité fonctionnelle des communautés adventices dans les colzas suggère que les différences d'abondances entre le début et le milieu d'une année de culture dépendent de la fermeture de la canopée de la culture, donc de la compétition pour l'accès à la lumière (Fried et al. 2015). De plus, l'abondance des espèces adventices est plus faible dans les parcelles où plusieurs cultures se succèdent que dans les monocultures (Liebman et Dyck 1993, Anderson et Beck 2007, Ruisi et al. 2015). Il est donc probable que l'abondance totale des plantes adventices dépende plus fortement des variations temporelles des conditions environnementales et de la compétition avec l'espèce cultivée que la richesse ou la composition des communautés.

De plus, dans mes travaux de thèse, j'ai considéré le rôle de la dispersion temporelle des espèces, celui des variations temporelles des conditions environnementales et celui des conditions environnementales contemporaines sur l'assemblage des communautés de plantes adventices. Cependant, d'autres processus écologiques sont susceptibles d'intervenir dans l'assemblage des communautés de plantes adventices. Par exemple, la prédation des graines adventices est un processus susceptible de contraindre l'assemblage des communautés adventices, notamment dans les systèmes de non labour du sol. En effet, les graines adventices non germées et proches de la surface du sol sont susceptibles d'être consommées par les oiseaux (Eraud et al. 2015), les micromammifères (Berl et al. 2017), les carabes (Labruière et al. 2016, Petit et al. 2017) ou encore les fourmis (Evans et Gleeson 2016). Comment la prédation des graines adventices affecte les patrons de diversités observés à l'échelle des communautés reste à ce jour inconnu. De plus, dans mes travaux de thèse je n'ai pas tenu compte du rôle de la dispersion spatiale des espèces. Or, il se peut que la dispersion des espèces adventices soit spatio-temporelle, c'est-à-dire qu'une fraction des graines produites dans une parcelle disperse vers une autre pour ne germer que plusieurs années après. Dans cette perspective, il serait intéressant de quantifier comment les variations spatio-temporelles des conditions

environnementales dans les paysages agricoles affectent l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles cultivées (« paysage arlequin », Horn and MacArthur 1972; Leibold and Loeuille 2015).

Finalement, en mettant à jour le rôle de la dispersion temporelle et des variations temporelles des conditions environnementales sur l'assemblage des communautés de plantes adventices, mes travaux confirment l'importance des séquences culturales comme outils de gestion intégrés des plantes adventices (Liebman et Dyck 1993, Lechenet et al. 2014). Du fait de l'inertie potentiellement importante des banques de graines (i.e. dispersion temporelle sur de grandes échelles temporelles), les séquences culturales doivent donc être planifiées plusieurs années à l'avance. Cependant, les agriculteurs choisissent aussi les espèces qu'ils vont cultiver en fonction du prix des marchés, prix susceptibles de changer sur des échelles temporelles très courtes et donc incompatible avec une planification à long terme des séquences. De plus, puisque l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles cultivées dépend de la dispersion spatiale (Henckel et al. 2015) et temporelle (chapitres 4 et 5) des plantes adventices, il pourrait être intéressant de réfléchir à la gestion des espèces adventices à l'échelle du paysage et sur plusieurs années. Augmenter la collaboration entre les différents agriculteurs d'une même région permettrait alors de planifier une séquence culturale à l'échelle d'une parcelle en fonction des séquences culturales des autres parcelles cultivées.

## Références

- Alexander, H. M., Foster, B. L., Ballantyne, F., Collins, C. D., Antonovics, J., & Holt, R. D. (2012). Metapopulations and metacommunities: combining spatial and temporal perspectives in plant ecology: Plant metapopulations and metacommunities. *Journal of Ecology*, *100*(1), 88-103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01917.x>
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., & Kadmon, R. (2012). Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *109*(43), 17495-17500. <https://doi.org/10.1073/pnas.1208652109>
- Altermatt, F., Schreiber, S., & Holyoak, M. (2011). Interactive effects of disturbance and dispersal directionality on species richness and composition in metacommunities. *Ecology*, *92*(4), 859-870. <https://doi.org/10.1890/10-1095.1>
- Altieri, M. A. (2000). Agroecology: principles and strategies for designing sustainable farming systems. *Agroecology in action*. Consulté à l'adresse <http://www.biosafety-info.net/article.php?aid=291>
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist: Roadmap for beta diversity. *Ecology Letters*, *14*(1), 19-28. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x>
- Armengot, L., Blanco-Moreno, J. M., Barberic, P., Bocci, G., Carlesi, S., Aendekerk, R., ... Sans, F. X. (2016). Tillage as a driver of change in weed communities: a functional perspective. *Agriculture Ecosystems & Environment*, *222*, 276-285. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.021>
- Asouti, E., & Fuller, D. Q. (2013). A Contextual Approach to the Emergence of Agriculture in Southwest Asia: Reconstructing Early Neolithic Plant-Food Production. *Current Anthropology*, *54*(3), 299-345. <https://doi.org/10.1086/670679>
- Aspinall, D. (1961). The Control of Tillering in the Barley Plant 1. The Pattern of Tillering and its Relation to Nutrient Supply. *Australian Journal of Biological Sciences*, *14*(4), 493-505. <https://doi.org/10.1071/bi9610493>
- Aujas, C., & Darmency, H. (s. d.). Le concept d'espèces chez les folles avoines : *Avena fatua* L. and *A. sterilis* L. *Proceedings 7th Colloque International sur la Biologie des Mauvaises Herbes*, (219-227).
- Barberi, P., & Lo Cascio, B. (2001). Long-term tillage and crop rotation effects on weed seedbank size and composition. *Weed Research*, *41*(4), 325-340.



- Barberi, P., Silvestri, N., & Bonari, E. (1997). Weed communities of winter wheat as influenced by input level and rotation. *Weed Research*, 37(5), 301–313.
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (1985). The Annual Dormancy Cycle in Buried Weed Seeds: A Continuum. *BioScience*, 35(8), 492-498. <https://doi.org/10.2307/1309817>
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *Seed Science Research*, 14(1), 1-16. <https://doi.org/10.1079/SSR2003150>
- Benvenuti, S. (2007). Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management*, 7(3), 141-157. <https://doi.org/10.1111/j.1445-6664.2007.00249.x>
- Biswas, S. R., & Wagner, H. H. (2012). Landscape contrast: a solution to hidden assumptions in the metacommunity concept? *Landscape Ecology*, 27(5), 621-631. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9732-5>
- Blackshaw, R. E., Larney, F. J., Lindwall, C. W., Watson, P. R., & Derksen, D. A. (2001). Tillage intensity and crop rotation affect weed community dynamics in a winter wheat cropping system. *Canadian Journal of Plant Science*, 81(4), 805–813.
- Bohan, D. A., Powers, S. J., Champion, G., Haughton, A. J., Hawes, C., Squire, G., ... Mertens, S. K. (2011). Modelling rotations: can crop sequences explain arable weed seedbank abundance?: Crop sequence effects on seedbanks. *Weed Research*, 51(4), 422-432. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00860.x>
- Booth, B. D., & Swanton, C. J. (2002). Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science*, 50(1), 2–13.
- Bouby, L. (2012). Les débuts du Néolithique en Europe. *Dossiers d'Archéologie*, 353, 56-61.
- Bourgeois, B., González, E., Vanasse, A., Aubin, I., & Poulin, M. (2016). Spatial processes structuring riparian plant communities in agroecosystems: implications for restoration. *Ecological Applications*, 26(7), 2103-2115. <https://doi.org/10.1890/15-1368.1>
- Bourgeois, B., Munoz, F., Fried, G., Gaba, S., Mahaut, L., Denelle, P., ... Violle, C. (in prep.). What makes a weed a weed ? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens.
- Boyce, M. (1992). Population Viability Analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23, 481-506. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.23.110192.002405>

- Brendonck, L. (1996). Diapause, quiescence, hatching requirements: What we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea:Branchiopoda:Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia*, 320(1-3), 85-97. <https://doi.org/10.1007/BF00016809>
- Brendonck, L., & Meester, L. D. (2003). Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia*, 491(1-3), 65-84. <https://doi.org/10.1023/A:1024454905119>
- Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891-909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Cáceres, C. E. (1997). Temporal variation, dormancy, and coexistence: A field test of the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94(17), 9171-9175.
- Cáceres, C. E. (1998). Seasonal dynamics and interspecific competition in Oneida Lake Daphnia. *Oecologia*, 115(1-2), 233-244. <https://doi.org/10.1007/s004420050512>
- Cardina, J., Herms, C. P., & Doohan, D. J. (2002). Crop rotation and tillage system effects on weed seedbanks. *Weed Science*, 50(4), 448-460.
- Carvalho, 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. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x>
- Cerabolini, B. E. L., Brusa, G., Ceriani, R. M., Andreis, R. D., Luzzaro, A., & Pierce, S. (2010). Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, 210(2), 253-261. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9753-6>
- Chase, J. M., & Leibold, M. A. (2003). *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. University of Chicago Press.
- Chauvel, B., Dessaint, F., Cardinal-Legrand, C., & Bretagnolle, F. (2006). The historical spread of *Ambrosia artemisiifolia* L. in France from herbarium records. *Journal of Biogeography*, 33(4), 665-673. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01401.x>
- Chesson, P. (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, 31(1), 343-366.
- Cody, M. L. (1966). A General Theory of Clutch Size. *Evolution*, 20(2), 174-184. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1966.tb03353.x>

- Cordeau, S., Smith, R. G., Gallandt, E. R., Brown, B., Salon, P., DiTommaso, A., & Ryan, M. R. (2017). Timing of Tillage as a Driver of Weed Communities. *Weed Science*, 65(4), 504-514. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.26>
- Cornelissen, J. H. C., Cerabolini, B., Castro-Diez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Marti, G., Puyravaud, J. P., ... Aerts, R. (2003). Functional traits of woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, 14(3), 311-322. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02157.x>
- Coward, F., Shennan, S., Colledge, S., Conolly, J., & Collard, M. (2008). The spread of Neolithic plant economies from the Near East to northwest Europe: a phylogenetic analysis. *Journal of Archaeological Science*, 35(1), 42-56. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2007.02.022>
- Crawley, M. J. (2004). TIMING OF DISTURBANCE AND COEXISTENCE IN A SPECIES-RICH RUDERAL PLANT COMMUNITY. *Ecology*, 85(12), 3277–3288.
- Crutzen, P. J. (2002, janvier 3). Geology of mankind [Comments and Opinion]. <https://doi.org/10.1038/415023a>
- Datry, T., Bonada, N., & Heino, J. (2016). Towards understanding the organisation of metacommunities in highly dynamic ecological systems. *Oikos*, 125(2), 149-159. <https://doi.org/10.1111/oik.02922>
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Leps, J., Prentice, H. C., Lavorel, S., & Sykes, M. T. (2013). Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), 1237-1244. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12139>
- De Frenne, P., Graae, B. J., Kolb, A., Brunet, J., Chabrierie, O., Cousins, S. a. O., ... Verheyen, K. (2010). Significant effects of temperature on the reproductive output of the forest herb *Anemone nemorosa* L. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 809-817. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.038>
- Délye, C., Jasieniuk, M., & Le Corre, V. (2013). Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics*, 29(11), 649-658. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2013.06.001>
- Ding, D., Feng, H., Zhao, Y., Liu, W., Chen, H., & He, J. (2016). Impact assessment of climate change and later-maturing cultivars on winter wheat growth and soil water deficit on the Loess Plateau of China. *Climatic Change*, 138(1-2), 157-171. <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1714-1>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401-406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>

- DiTommaso, A., Averill, K. M., Hoffmann, M. P., Fuchsberg, J. R., & Losey, J. E. (2016). Integrating Insect Resistance, and Floral Resource Management in Weed Control Decision-Making. *Weed Science*, 64(4), 743-756. <https://doi.org/10.1614/WS-D-16-00052.1>
- Duckworth, J. C., Kent, M., & Ramsay, P. M. (2000). Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography*, 24(4), 515-542.
- Economu, E. P., & Keitt, T. H. (2010). Network isolation and local diversity in neutral metacommunities. *Oikos*, 119(8), 1355-1363. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18272.x>
- Falahati-Anbaran, M., Lundemo, S., & Sten?ien, H. K. (2014). Seed dispersal in time can counteract the effect of gene flow between natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *New Phytologist*, 202(3), 1043-1054. <https://doi.org/10.1111/nph.12702>
- Ferreira, F. S., Tabosa, A. B., Gomes, R. B., Martins, F. R., & Matias, L. Q. (2015). Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. *Journal of Arid Environments*, 115, 66-72. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.01.001>
- Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K. A., Cassidy, E. S., Gerber, J. S., Johnston, M., ... Zaks, D. P. M. (2011). Solutions for a cultivated planet. *Nature*, 478(7369), 337-342. <https://doi.org/10.1038/nature10452>
- Fried, G., Chauvel, B., & Reboud, X. (2015). Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. *Weed Research*, 55(5), 514-524. <https://doi.org/10.1111/wre.12164>
- Fried, G., Dessaint, F., & Reboud, X. (2016). Local and regional changes in taxonomic and functional diversity of arable weed communities in Burgundy (France) between the 1970s and the 2000s. *Botany Letters*, 163(4), 359-371. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1234410>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Fried, G., Laitung, B., Pierre, C., Chagué, N., & Panetta, F. D. (2014). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. *Biological Invasions*, 16(8), 1639-1658. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0597-6>
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238-243. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.029>

- Froud-Williams, R. J., Chancellor, R. J., & Drennan, D. S. H. (1983). Influence of Cultivation Regime Upon Buried Weed Seeds in Arable Cropping Systems. *Journal of Applied Ecology*, 20(1), 199-208.  
<https://doi.org/10.2307/2403386>
- Funk, J. L., Standish, R. J., Stock, W. D., & Valladares, F. (2016). Plant functional traits of dominant native and invasive species in mediterranean-climate ecosystems. *Ecology*, 97(1), 75-83.  
<https://doi.org/10.1890/15-0974.1>
- Gaba, S., Caneill, J., Nicolardot, B., Perronne, R., & Bretagnolle, V. (en révision). Manipulating weeds-wheat competition shows that crop, rather than farming practices, controls wild plant.
- 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(3-4), 318-323. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.06.005>
- 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(1), 103-119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Gaba, S., Gabriel, E., Chadouf, J., Bonneau, F., & Bretagnolle, V. (2016). Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. *Scientific Reports*, 6(1).  
<https://doi.org/10.1038/srep30112>
- Gabriel, D., Thies, C., & Tschardtke, T. (2005). Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(2), 85-93.  
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2005.04.001>
- 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(01), 166-176.  
<https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00037.1>
- Garrison, A., Miller, A., Roxburgh, S. H., & Shea, K. (2012). More bang for the land manager's buck: disturbance autocorrelation can be used to achieve management objectives at no additional cost. *Journal of Applied Ecology*, 49(5), 1020-1027. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02187.x>
- Gliessman, S. (2015). Agroecology: A Growing Field. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 39(1), 1-2.  
<https://doi.org/10.1080/21683565.2014.965869>
- Gliessman, S., & Tiltonell, P. (2015). Agroecology for Food Security and Nutrition. *Agroecology and Sustainable Food Systems*, 39(2), 131-133. <https://doi.org/10.1080/21683565.2014.972001>

- Godinho, I. (1984). Les définitions d' 'adventicee' et de 'mauvaise herbee'. *Weed Research*, 24(2), 121-125.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1984.tb00579.x>
- Gonzalez, A., Cardinale, B. J., Allington, G. R. H., Byrnes, J., Arthur Endsley, K., Brown, D. G., ... Loreau, M. (2016). Estimating local biodiversity change: a critique of papers claiming no net loss of local diversity. *Ecology*, 97(8), 1949-1960. <https://doi.org/10.1890/15-1759.1>
- Gotzenberger, L., de Bello, F., Brithen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities-approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87(1), 111-127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>
- Gravel, D., Guichard, F., & Hochberg, M. E. (2011). Species coexistence in a variable world. *Ecology Letters*, 14(8), 828-839. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01643.x>
- Grime, J. (1977). Evidence for Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.  
<https://doi.org/10.1086/283244>
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86(6), 902-910. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1998.00306.x>
- Grime, J. P., & Pierce, S. (2012). Primary Strategies: The Ideas. In *The Evolutionary Strategies that Shape Ecosystems* (p. 8-24). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118223246.ch2>
- Gunton, R. M., Petit, S., & Gaba, S. (2011). Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics: Traits relating weed communities to crops. *Journal of Vegetation Science*, 22(3), 541-550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01273.x>
- Hairston, J., Nelson G., Hansen, A.-M., & Schaffner, W. R. (2000). The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology*, 45(2), 133-145.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00386.x>
- Harper, J. L., & McNaughton, I. H. (1960). The inheritance of dormancy in inter- and intraspecific hybrids of Papaver. *Heredity*, 15(2-3), 315. <https://doi.org/10.1038/hdy.1960.85>
- Hastings, A. (1980). Disturbance, Coexistence, History, and Competition for Space. *Theoretical Population Biology*, 18(3), 363-373. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(80\)90059-3](https://doi.org/10.1016/0040-5809(80)90059-3)
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., ... Lawton, J. H. (1999). Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286(5442), 1123-1127. <https://doi.org/10.1126/science.286.5442.1123>

- Helsen, K., Hermy, M., & Honnay, O. (2016). A test of priority effect persistence in semi-natural grasslands through the removal of plant functional groups during community assembly. *BMC Ecology*, 16(1). <https://doi.org/10.1186/s12898-016-0077-9>
- Henckel, L., Borger, L., Meiss, H., Gaba, S., & Bretagnolle, V. (2015). Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1808), 20150002-20150002. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0002>
- Holt, R. D. (1993). Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities. *Species diversity in ecological communities*, 77-88.
- Holt, R. D. (1996). Adaptive Evolution in Source-Sink Environments: Direct and Indirect Effects of Density-Dependence on Niche Evolution. *Oikos*, 75(2), 182-192. <https://doi.org/10.2307/3546242>
- Holyoak, M., Leibold, M. A., & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press.
- Hubbell, S., P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32)*. Princeton University Press. Consulté à l'adresse <http://www.jstor.org/stable/j.ctt7rj8w>
- Hutchinson, G., E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22(2), 415-427.
- Huttunen, K.-L., Mykrä, H., Oksanen, J., Astorga, A., Paavola, R., & Muotka, T. (2017). Habitat connectivity and in-stream vegetation control temporal variability of benthic invertebrate communities. *Scientific Reports*, 7. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00550-9>
- Hyvönen, T., & Salonen, J. (2002). Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels – a six-year experiment. *Plant Ecology*, 159(1), 73-81. <https://doi.org/10.1023/A:1015580722191>
- Jauzein, P. (1986). Echelonnement et périodicité des levées de mauvaises herbes. *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques*, 133(2), 155-166. <https://doi.org/10.1080/01811797.1986.10824696>
- Jauzein, P. (2001). Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. *Dossier de l'environnement de l'INRA*, 21, 43-64.
- Jeffries, M. (2008). The spatial and temporal heterogeneity of macrophyte communities in thirty small, temporary ponds over a period of ten years. *Ecography*, 31(6), 765-775. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05487.x>

- Jeffries, M. J. (2011). The temporal dynamics of temporary pond macroinvertebrate communities over a 10-year period. *Hydrobiologia*, 661(1), 391-405. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0551-x>
- Jones, G., Jones, H., Charles, M. P., Jones, M. K., Colledge, S., Leigh, F. J., ... Brown, T. A. (2012). Phylogeographic analysis of barley DNA as evidence for the spread of Neolithic agriculture through Europe. *Journal of Archaeological Science*, 39(10), 3230-3238. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2012.05.014>
- Jones, S. E., Cadkin, T. A., Newton, R. J., & McMahon, K. D. (2012). Spatial and temporal scales of aquatic bacterial beta diversity. *Frontiers in Microbiology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00318>
- Jursik, M., Kocarek, M., Hamouzova, K., Soukup, J., & Venclova, V. (2013). Effect of precipitation on the dissipation, efficacy and selectivity of three chloroacetamide herbicides in sunflower. *Plant Soil and Environment*, 59(4), 175-182.
- Kadmon, R., & Allouche, O. (2007). Integrating the effects of area, isolation, and habitat heterogeneity on species diversity: A unification of island biogeography and niche theory. *American Naturalist*, 170(3), 443-454. <https://doi.org/10.1086/519853>
- Koocheki, A., Nassiri, M., Alimoradi, L., & Ghorbani, R. (2009). Effect of cropping systems and crop rotations on weeds. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(2), 401-408. <https://doi.org/10.1051/agro/2008061>
- Kuester, A., Conner, J. K., Culley, T., & Baucom, R. S. (2014). How weeds emerge: a taxonomic and trait-based examination using United States data. *New Phytologist*, 202(3), 1055-1068. <https://doi.org/10.1111/nph.12698>
- Laanisto, L., Tamme, R., Hiiesalu, I., Szava-Kovats, R., Gazol, A., & Paertel, M. (2013). Microfragmentation concept explains non-positive environmental heterogeneity-diversity relationships. *Oecologia*, 171(1), 217-226. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2398-5>
- Lashermes, G., Nicolardot, B., Parnaudeau, V., Thuriès, L., Chaussod, R., Guillotin, M. L., ... Houot, S. (2010). Typology of exogenous organic matters based on chemical and biochemical composition to predict potential nitrogen mineralization. *Bioresource Technology*, 101(1), 157-164. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2009.08.025>
- 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(12), 474-478. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6)



- Legendre, P. (2008). Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. *Journal of Plant Ecology*, 1(1), 3-8. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtm001>
- Légère, A., Stevenson, F. C., & Benoit, D. L. (2005). Diversity and assembly of weed communities: contrasting responses across cropping systems. *Weed Research*, 45(4), 303-315. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2005.00459.x>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters*, 7(7), 601-613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Liebman, M., & Dyck, E. (1993). Crop Rotation and Intercropping Strategies for Weed Management. *Ecological Applications*, 3(1), 92-122. <https://doi.org/10.2307/1941795>
- Liebman, M., & Gallandt, E., R. (1997). Many little hammers: ecological management of crop-weed interactions. In *Ecology in Agriculture* (Academic Press, p. 291-343).
- Logue, J. B., Mouquet, N., Peter, H., & Hillebrand, H. (2011). Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(9), 482-491. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.04.009>
- Lomolino, M. V. (1990). The Target Area Hypothesis: The Influence of Island Area on Immigration Rates of Non-Volant Mammals. *Oikos*, 57(3), 297-300. <https://doi.org/10.2307/3565957>
- Loranger, J., Blonder, B., Garnier, E., Shipley, B., Vile, D., & Violle, C. (2016). Occupancy and overlap in trait space along a successional gradient in Mediterranean old fields. *American Journal of Botany*, 103(6), 1050-1060. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500483>
- Loreau, M. (2001). Linking community, evolutionary and ecosystem ecology: another perspective on plant-herbivore interactions. *Belgian Journal of Zoology*, 131, 3-9.
- Ludlow, M. (1989). *Strategies of Response to Water-Stress*. (K. Kreeb, H. Richter, & T. Hinckley, Éd.). The Hague: S P B Academic Publ.
- Mahaut, L., Fried, G., & Gaba, S. (2018). Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. *Oikos*, 127(1), 147-159. <https://doi.org/10.1111/oik.04415>

- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R., & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields\*. *Weed Research*, 43(2), 77-89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>
- Maxwell, S. L., Fuller, R. A., Brooks, T. M., & Watson, J. E. M. (2016). Biodiversity: The ravages of guns, nets and bulldozers. *Nature News*, 536(7615), 143. <https://doi.org/10.1038/536143a>
- McGill, B. J., Dornelas, M., Gotelli, N. J., & Magurran, A. E. (2015). Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(2), 104-113. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.11.006>
- Meiss, H., M?Di?Ne, S., Waldhardt, R., Caneill, J., Bretagnolle, V., Reboud, X., & Munier-Jolain, N. (2010). Perennial lucerne affects weed community trajectories in grain crop rotations. *Weed Research*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00784.x>
- Mergeay, J., De Meester, L., Eggermont, H., & Verschuren, D. (2011). Priority effects and species sorting in a long paleoecological record of repeated community assembly through time. *Ecology*, 92(12), 2267-2275. <https://doi.org/10.1890/10-1645.1>
- Mergeay, J., Vanoverbeke, J., Verschuren, D., & Meester, L. D. (2007). Extinction, Recolonization, and Dispersal Through Time in a Planktonic Crustacean. *Ecology*, 88(12), 3032-3043. <https://doi.org/10.1890/06-1538.1>
- Meunier, G., & Lavoie, C. (2012). Roads as Corridors for Invasive Plant Species: New Evidence from Smooth Bedstraw (*Galium mollugo*). *Invasive Plant Science and Management*, 5(1), 92-100. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-11-00049.1>
- 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. <https://doi.org/10.1111/ddi.12102>
- Miller, A. D., Roxburgh, S. H., & Shea, K. (2011). How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationships. *PNAS*, 108(14), 5643-5648.
- Møller, A., & Jennions, M. D. (2002). How much variance can be explained by ecologists and evolutionary biologists? *Oecologia*, 132(4), 492-500. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0952-2>
- Moloney, K. A., & Levin, S. A. (1996). The Effects of Disturbance Architecture on Landscape-Level Population Dynamics. *Ecology*, 77(2), 375-394. <https://doi.org/10.2307/2265616>

- 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.  
<https://doi.org/10.1111/wre.12090>
- Moreau, D., Milard, G., & Munier-Jolain, N. (2013). A plant nitrophily index based on plant leaf area response to soil nitrogen availability. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(4), 809-815.  
<https://doi.org/10.1007/s13593-013-0145-x>
- Mouquet, N., & Loreau, M. (2002). Coexistence in metacommunities: the regional similarity hypothesis. *The American Naturalist*, 159(4), 420-426. <https://doi.org/10.1086/338996>
- Muenkemueller, T., de Bello, F., Meynard, C. N., Gravel, D., Lavergne, S., Mouillot, D., ... Thuiller, W. (2012). From diversity indices to community assembly processes: a test with simulated data. *Ecography*, 35(5), 468-480. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07259.x>
- Munoz, F., Fried, G., Armengot, L., Bourgeois, B., Mahaut, L., Bretagnolle, V., ... Gaba, S. (submitted). Into the biogeographical and ecological melting pot of weeds. *Journal of Vegetation Science*.
- Mustard, M. J., Standing, D. B., Aitkenhead, M. J., Robinson, D., & McDonald, A. J. S. (2003). The emergence of primary strategies in evolving virtual-plant populations. *Evolutionary Ecology Research*, 5(7), 1067-1081.
- Nathan, R., Schurr, F. M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), 638-647.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.08.003>
- Nicholls, C. I., & Altieri, M. A. (2013). Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(2), 257-274.  
<https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Odum, E., Finn, J., & Franz, E. (1979). Perturbation-Theory and the Subsidy-Stress Gradient. *Bioscience*, 29(6), 349-352. <https://doi.org/10.2307/1307690>
- Oerke, E.-C. (2006). Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science*, 144(01), 31.  
<https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- O'Neill, B. J. (2016). Community disassembly in ephemeral ecosystems. *Ecology*, 97(12), 3285-3292.  
<https://doi.org/10.1002/ecy.1604>
- Osgerby, J. M. (1973). Processes affecting herbicide action in soil. *Pesticide Science*, 4(2), 247-258.  
<https://doi.org/10.1002/ps.2780040211>

- Perrins, J., Williamson, M., & Fitter, A. (1992). Do Annual Weeds Have Predictable Characters. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 13(5), 517-533.
- Perronne, R., Le Corre, V., Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields. *Journal of Vegetation Science*, 26(2), 348-359.  
<https://doi.org/10.1111/jvs.12238>
- Perrot, T., Gaba, S., Roncoroni, M., Gautier, J.-L., & Bretagnolle, V. (submitted). Experimental evidence in farmers' fields shows that bees can increase oilseed rape yield up to 35%.
- Petit, S., Alignier, A., Colbach, N., Joannon, A., Le C?ur, D., & Thenail, C. (2013). Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(1), 205-217.  
<https://doi.org/10.1007/s13593-012-0095-8>
- Petit, S., Gaba, S., Grison, A.-L., Meiss, H., Simmoneau, B., Munier-Jolain, N., & Bretagnolle, V. (2016). Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 223, 41-47. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.031>
- Petsch, D. K., Pinha, G. D., Dias, J. D., & Takeda, A. M. (2015). Temporal nestedness in Chironomidae and the importance of environmental and spatial factors in species rarity. *Hydrobiologia*, 745(1), 181-193.  
<https://doi.org/10.1007/s10750-014-2105-0>
- Pickett, S. T. A., & White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics - 1st Edition*. Academic Press. Consulté à l'adresse <https://www.elsevier.com/books/the-ecology-of-natural-disturbance-and-patch-dynamics/pickett/978-0-08-050495-7>
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Diaz, S., Kleyer, M., ... Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31(2), 444-457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Poggio, S. L., Chaneton, E. J., & Ghersa, C. M. (2013). The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 166, 55-64. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.01.013>
- Pretty, J. (2008). Agricultural sustainability: concepts, principles and evidence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1491), 447-465.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2163>
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C., & Garnier, E. (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, 21(6), 1016-1026.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01324.x>

- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H. P., & Walter, T. (2015). Reviewing change in the arable flora of Europe: a meta-analysis. *Weed Research*, 55(1), 1-13. <https://doi.org/10.1111/wre.12123>
- Ricklefs, R. E. (1987). Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*, 235(4785), 167-171. <https://doi.org/10.1126/science.235.4785.167>
- Robinson, R. A., & Sutherland, W. J. (2002). Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology*, 39(1), 157–176.
- Roger-Estrade, J., Richard, G., Caneill, J., Boizard, H., Coquet, Y., Defosse, P., & Manichon, H. (2004). Morphological characterisation of soil structure in tilled fields: from a diagnosis method to the modelling of structural changes over time. *Soil and Tillage Research*, 79(1), 33-49. <https://doi.org/10.1016/j.still.2004.03.009>
- Ruisi, P., Frangipane, B., Amato, G., Badagliacca, G., Di Miceli, G., Plaia, A., & Giambalvo, D. (2015). Weed seedbank size and composition in a long-term tillage and crop sequence experiment. *Weed Research*, 55(3), 320-328. <https://doi.org/10.1111/wre.12142>
- 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(03), 265-277. <https://doi.org/10.1614/WS-D-09-00054.1>
- Salomon, Y., Connolly, S. R., & Bode, L. (2010). Effects of asymmetric dispersal on the coexistence of competing species. *Ecology Letters*, 13(4), 432-441. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01436.x>
- Santín-Montanyá, M. I., Martín-Lammerding, D., Walter, I., Zambrana, E., & Tenorio, J. L. (2013). Effects of tillage, crop systems and fertilization on weed abundance and diversity in 4-year dry land winter wheat. *European Journal of Agronomy*, 48, 43-49. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.02.006>
- Shaffer, M. (1981). Minimum Population Sizes for Species Conservation. *Bioscience*, 31(2), 131-134. <https://doi.org/10.2307/1308256>
- Shurin, J. B. (2000). Dispersal Limitation, Invasion Resistance, and the Structure of Pond Zooplankton Communities. *Ecology*, 81(11), 3074-3086. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[3074:DLIRAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[3074:DLIRAT]2.0.CO;2)
- Smart, S. M., Robertson, J. C., Shield, E. J., & van de Poll, H. M. (2003). Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change Biology*, 9(12), 1763-1774. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.00707.x>

- Sommer, U., Padisak, J., Reynolds, C., & Juhasznagy, P. (1993). Hutchinson Heritage - the Diversity-Disturbance Relationship in Phytoplankton. *Hydrobiologia*, 249(1-3), 1-7.  
<https://doi.org/10.1007/BF00008837>
- Sousa, W. (1984). Intertidal Mosaics - Patch Size, Propagule Availability, and Spatially-Variable Patterns of Succession. *Ecology*, 65(6), 1918-1935. <https://doi.org/10.2307/1937789>
- Spasojevic, M. J., & Suding, K. N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes: *Functional diversity along gradients*. *Journal of Ecology*, 100(3), 652-661. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01945.x>
- Stanton, R. L., Morrissey, C. A., & Clark, R. G. (2018). Analysis of trends and agricultural drivers of farmland bird declines in North America: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 254, 244-254.  
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.11.028>
- Steffen, W., Grinevald, J., Crutzen, P., & McNeill, J. (2011). The Anthropocene: conceptual and historical perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society A-Mathematical Physical and Engineering Sciences*, 369(1938), 842-867. <https://doi.org/10.1098/rsta.2010.0327>
- Stegen, J. C., Freestone, A. L., Crist, T. O., Anderson, M. J., Chase, J. M., Comita, L. S., ... Vellend, M. (2013). Stochastic and deterministic drivers of spatial and temporal turnover in breeding bird communities. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 202-212. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2012.00780.x>
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 17(7), 866-880.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- 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(01), 39-46. <https://doi.org/10.1614/WS-09-096.1>
- Tauber, M. J., Tauber, C. A., Nechols, J. R., & Helgesen, R. G. (1982). A New Role for Temperature in Insect Dormancy: Cold Maintains Diapause in Temperate Zone Diptera. *Science*, 218(4573), 690-691.  
<https://doi.org/10.1126/science.218.4573.690>
- Thuiller, W., Münkemüller, T., Lavergne, S., Mouillot, D., Mouquet, N., Schifffers, K., & Gravel, D. (2013). A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. *Ecology Letters*, 16, 94-105. <https://doi.org/10.1111/ele.12104>
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.

- Tilman, D. (1994). Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, 75(1), 2-16. <https://doi.org/10.2307/1939377>
- Tilman, D., Cassman, K. G., Matson, P. A., Naylor, R., & Polasky, S. (2002). Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418(6898), 671-677. <https://doi.org/10.1038/nature01014>
- Tittonell, P. (2014). Ecological intensification of agriculture—sustainable by nature. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 8, 53-61. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2014.08.006>
- Tonkin, J. D., Bogan, M. T., Bonada, N., Rios-Touma, B., & Lytle, D. A. (2017). Seasonality and predictability shape temporal species diversity. *Ecology*, 98(5), 1201-1216. <https://doi.org/10.1002/ecy.1761>
- Van Allen, B. G., Rasmussen, N. L., Dibble, C. J., Clay, P. A., & Rudolf, V. H. W. (2017). Top predators determine how biodiversity is partitioned across time and space. *Ecology Letters*, 20(8), 1004-1013. <https://doi.org/10.1111/ele.12798>
- Verschuren, D. (1999). Sedimentation controls on the preservation and time resolution of climate-proxy records from shallow fluctuating lakes. *Quaternary Science Reviews*, 18(6), 821-837. [https://doi.org/10.1016/S0277-3791\(98\)00065-1](https://doi.org/10.1016/S0277-3791(98)00065-1)
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x>
- Wagner, M., Bullock, J. M., Hulmes, L., Hulmes, S., & Pywell, R. F. (2017). Cereal density and N-fertiliser effects on the flora and biodiversity value of arable headlands. *Biodiversity and Conservation*, 26(1), 85-102. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1225-4>
- Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(11), 360-364. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90095-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90095-U)
- 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(5-6), 473-479. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00144.x>
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199(2), 213-227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- White, P. (1979). Pattern, Process, and Natural Disturbance in Vegetation. *Botanical Review*, 45(3), 229-299. <https://doi.org/10.1007/BF02860857>
- White, P. S., & Jentsch, A. (2001). The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*, 62, 399-449.

Whittaker, R. H. (1972). Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon*, 21(2/3), 213-251.

<https://doi.org/10.2307/1218190>

Woodcock, B. A., Isaac, N. J. B., Bullock, J. M., Roy, D. B., Garthwaite, D. G., Crowe, A., & Pywell, R. F. (2016). Impacts of neonicotinoid use on long-term population changes in wild bees in England.

*Nature Communications*, 7, ncomms12459. <https://doi.org/10.1038/ncomms12459>

Zanin, G., Otto, S., Riello, L., & Borin, M. (1997). Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 66(3), 177-188.

[https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00081-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00081-9)



## Glossaire

- Adventices : Plantes non semées retrouvées dans les parcelles cultivées (Godinho 1984).
- Agro-écologie : Ecologie des systèmes de productions agricoles dont le but explicite est de transformer ces systèmes pour qu'ils soient durables de façon à trouver un équilibre entre la sûreté écologique, la viabilité économique et la justice social (Gliessman 2015).
- Assemblage des communautés : la construction et le maintien des communautés locales grâce à l'arrivée séquentielle de colonisateurs dans l'habitat à partir d'un pool plus large d'espèces (Warren et al. 2003, Fukami 2010).
- Communauté : l'ensemble des populations de même niveau trophique coexistant dans une portion d'espace et de temps donnée (Hubbell 2001).
- Compétition : tendance des organismes voisins à utiliser les mêmes ressources (Grime 1977, Grime et Pierce 2012).
- Dispersion temporelle : production de propagules dormantes et germination/éclosion de ces propagules après une période de temps au moins égal au temps moyen d'une génération de l'espèce considérée.
- Habitat : Gamme des conditions abiotiques et physiques dans lesquelles une espèce peut être retrouvée (Whittaker 1973).
- Filtrage environnemental : interactions entre conditions abiotiques locales et interactions biotiques qui contraignent l'assemblage d'une communauté (Kraft et al. 2015).
- Localité : voir patch.
- Méta-communauté : ensemble de communautés reliées par la dispersion d'au moins une espèce (Leibold et al. 2004).
- Niche écologique : La niche fondamentale (ou niche grinnellienne) représente la gamme des conditions abiotiques au sein de laquelle un individu peut survivre et se reproduire (Hutchinson 1957). La niche écologique réalisée (ou eltonienne) tient en plus compte du niveau de ressources disponibles qui varient en fonction du taux de préemption de ces ressources par les espèces co-existantes.
- Patch : portion d'espace d'un certain habitat capable d'abriter une communauté d'espèce, analogue à une localité (Leibold et al. 2004).
- Paysage : voir région.
- Perturbation : destruction de biomasse (Grime 1977).
- Pool d'espèces : ensemble d'espèces retrouvés dans une même portion d'espace et de temps (Zobel 1997) ou dans un même type d'habitat (De Bello et al. 2012).
- Prévisibilité des perturbations : autocorrélation spatiale ou temporelle entre différents évènements de perturbations (White et Pickett 1985).
- Propagules : structures assurant la dispersion d'une espèce (par exemple : graines).
- Région : Une large portion de l'espace qui contient plusieurs patch d'habitats et capable d'abriter une méta-communauté (Leibold et al. 2004). Correspond aux concepts de « mesoscale » (Holt 1993) et de paysage (Biswas et Wagner 2012).
- Régime de perturbation : Répétition des évènements de perturbations en un même endroit (White et Pickett 1985).
- Stratégie écologique : combinaison de traits fonctionnels qui impactent la fitness et la survie des individus (Pierce et al. 2017).
- Trait fonctionnel : une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle d'un individu, de la cellule à l'organisme entier, sans faire référence à l'environnement ou à toute sorte d'autre niveau d'organisation (Violle et al. 2007).

## Annexe 1 : Présentation du jeu de données Biovigilance Flore

Les analyses conduites dans les chapitres 4 et 5 de cette thèse ont été réalisées à partir du jeu de données issu du réseau national Biovigilance Flore décrit par Fried et al. (2007).

Ce réseau a été mis en place par le Ministère de l'Agriculture en 2002 et a été conçu dans un premier temps pour analyser la réponse des communautés adventices à l'évolution des méthodes de gestions de la flore adventice, et plus particulièrement au suivi post-homologation des herbicides.

Dans ce contexte, 1449 parcelles agricoles de grandes cultures réparties sur l'ensemble de la France métropolitaine et choisies pour représenter la diversité des situations de productions ont été suivies entre 2002 et 2010 (carte S1 ; Tableau S1).



Carte S1 : Répartition des parcelles du réseau national Biovigilance Flore

Type de Culture	Nombre	Campagne	Nombre
<b>Autre</b>	13	2002	268
<b>Betterave</b>	162	2003	621
<b>Céréales d'hiver</b>	2548	2004	814
<b>Céréales de printemps</b>	197	2005	774
<b>Colza</b>	467	2006	796
<b>Culture maraîchère</b>	12	2007	791
<b>Culture fourragère</b>	60	2008	575
<b>Lin</b>	26	2009	470
<b>Maïs</b>	1152	2010	319
<b>Pomme de Terre</b>	54		
<b>Protéagineux</b>	215		
<b>Soja</b>	62		
<b>Sorgho</b>	59		
<b>Tournesol</b>	336		

Table S1 : Présentation synthétique du jeu de données Biovigilance Flore

Dans chaque parcelle, la flore adventice a été observée dans un quadrat d'environ 2000m<sup>2</sup> dit « herbicide » ou l'ensemble des pratiques agricoles ont été appliquées et dans un quadrat d'environ 120m<sup>2</sup> dit « témoin » où aucun herbicide n'a été appliqué. Au sein d'une parcelle, la position du quadrat témoin peut changer d'une année de culture à l'autre pour éviter les effets cumulatifs.

Deux relevés floristiques par année de culture ont été effectués : le premier quelque semaines après le semis de l'espèce cultivée (T1) et le deuxième après que les herbicides post-levée aient été pulvérisés (T2). Les dates de relevés changent donc en fonction des types de cultures dans lequel ils ont été effectués. Ainsi, les relevés T1 ont lieu environ 40 jours après les semis pour les cultures d'hiver et 25 à 30 jours après le semis pour les cultures de printemps. Le relevé T2 s'effectue environ 140 jours après le semis dans les cultures d'hiver et 45 à 55 jours après le semis pour les cultures de printemps.

Le suivi des adventices est réalisé sur toute la surface des zones témoins. Le suivi des adventices dans la zone traitée se fait pendant 30 minutes maximum durant lesquelles l'observateur se déplace en zigzag et note la présence des espèces adventices. Un coefficient d'abondance représente la densité de chaque espèce adventice au mètre carré :

« + » = vue 1 fois sur l'aire d'observation (espèce rare)

« 1 » =  $d < 1 \text{ m}^{-2}$

« 2 » =  $1 \leq d < 3 \text{ m}^{-2}$

« 3 » =  $3 \leq d < 20 \text{ m}^{-2}$

« 4 » =  $20 \leq d < 50 \text{ m}^{-2}$

« 5 » =  $d \geq 50 \text{ m}^{-2}$ .

Ces données semi-quantitatives peuvent être transformées de façon à rendre compte de la densité moyenne des espèces. Pour se faire, on considère la médiane de classe de chaque classe d'abondance :

« + » : 0.0005

« 1 » : 0.1

« 2 » : 1.5

« 3 » : 11.5

« 4 » : 35.5

« 5 » : 75

Au total, plus de 19000 relevés floristiques ont été effectués répertoriant 348 espèces adventices.

En plus des relevés floristiques, les techniques culturales de chaque année culturale et les conditions physico-chimiques du sol de chaque parcelle ont été décrites. Les techniques culturales

inventoriées correspondent sont : la nature de l'espèce cultivée, les opérations de travail du sol (date, type d'outils, profondeur), la date de semis, le programme de désherbage chimique (date, produits herbicides, dose, volume) et la gestion de l'interculture (culture intermédiaire, déchaumage mécanique ou chimique). Les conditions physico-chimiques du sol sont : la texture, le pH et le taux de matière organique. Finalement, les coordonnées de chaque parcelle ont été géoréférencées à l'aide d'un GPS.

**Référence** : Fried, G., Reboud, X., Gasquez, J. et Delos, M. (2007). Le réseau « Biovigilance flore » : Présentation du dispositif et synthèse des premiers résultats. AFPP – vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes. Dijon – 11 et 12 décembre 2007



## Résumé :

Comprendre comment les pratiques agricoles affectent l'assemblage des communautés de plantes adventices dans les parcelles de grandes cultures annuelles est un enjeu majeur en agro-écologie. Les adventices sont supposées partager des caractéristiques écologiques qui leur permettent de se maintenir dans les parcelles cultivées malgré les contraintes environnementales exercées par les pratiques agricoles. De plus, l'assemblage des communautés adventices est supposé dépendre d'interactions entre des processus écologiques opérant pendant une année de culture (par exemple : filtre abiotique) et à l'échelle de la succession des années de cultures (par exemple : dispersion temporelle). Les travaux présentés dans cette thèse ont pour but de tester ces deux hypothèses.

Premièrement, nous avons comparé les pools d'espèces adventices aux plantes non adventices retrouvés dans les milieux ouverts et non cultivés sur la base de traits fonctionnels pour identifier les caractéristiques écologiques propres aux adventices. Les résultats montrent que les plantes adventices représentent un sous-échantillon des plantes retrouvées plus largement dans les milieux ouverts principalement filtré par les perturbations type travail du sol. Deuxièmement, j'ai proposé des dynamiques de type méta-communautés temporelles pour prédire les patrons de diversité attendus en fonction de l'influence de la dispersion temporelle et des variations temporelles des conditions environnementales sur l'assemblage des communautés. J'ai ensuite testé ces prédictions et quantifié la contribution relative des processus écologiques contemporains et passés sur l'assemblage d'une communauté. Pour ce faire, j'ai utilisé le jeu de données Biovigilance flore qui est un suivi sur une décennie des communautés de plantes adventices observées dans 1400 parcelles cultivées. Mes résultats montrent que l'assemblage d'une communauté de plantes adventices dépend d'interactions entre la dispersion temporelle et les conditions environnementales contemporaines de ladite communauté. De plus, mes travaux suggèrent que les risques d'extinctions des espèces adventices augmentent pour des niveaux de variations temporelles des conditions environnementales forts. Analyser directement la composition des banques de graines adventices me permettrait de valider cette hypothèse. Finalement, mes résultats confirment que l'assemblage des communautés adventices est largement imprévisible. Je propose donc un scénario basé sur la théorie des dynamiques de patches et du *priority effect* pour expliquer ce phénomène.

En conclusion, les travaux présentés dans ce manuscrit nous permettent de mieux comprendre comment les pratiques agricoles interagissent avec des processus écologiques à différentes échelles spatiales et temporelles pour façonner les communautés de plantes adventices.

**Mots clés :** *méta-communauté, dispersion temporelle, habitat éphémère, variations temporelles*

## Abstract:

Understanding how farming practices affect weed community assembly in arable fields is a core challenge of agro-ecology. Weeds are supposed to share particular ecological characteristics that allow them to colonize arable fields despite environmental constraints exerted by farming practices. In addition, interactions between ecological processes operating during a cropping season (eg: abiotic filtering) and at the scale of crop succession (eg: temporal dispersal) are supposed to drive weed community assembly in arable fields. These two hypotheses have been tested in my PhD work.

First, we compared a pool of weed species to a pool of non-weed herbaceous plants based on several functional traits to identify which functional traits and which strategies best characterized weeds. Our result brought evidence that weeds are a subset of non-weed herbaceous plants principally filtered out in arable fields by disturbances such as tillage. Second, I proposed different expected diversity patterns according to the influence of temporal dispersal and temporal variation of environmental conditions within temporal meta-community dynamics. Then I tested these predictions and quantified the respective contribution of contemporary and past ecological processes on weed community assembly. To do so, I used long term weed monitoring Biovigilance Flore dataset. Results showed that weed community assembly relies on complex interactions between temporal dispersal and contemporary environmental conditions. In addition, weed extinction risk seemed to increase for strong temporal variation of environmental conditions. However weed seed bank analyses are needed to confirm this hypothesis. Finally, my results confirmed that weed community assembly is largely unpredictable. I propose that patch dynamics and priority effects may explain this phenomenon.

To conclude, the work presented here sheds new lights on how farming practices interact with ecological processes across temporal and spatial scales to drive weed community assembly in arable fields.

**Key words:** *meta-community, temporal dispersal, ephemeral habitat, temporal variations*