



HAL
open science

Diversité fonctionnelle et potentialités des adventices comme ressources fourragères et florales cas des vignobles et oliveraies méditerranéennes

Léa Genty

► **To cite this version:**

Léa Genty. Diversité fonctionnelle et potentialités des adventices comme ressources fourragères et florales cas des vignobles et oliveraies méditerranéennes. Sciences agricoles. Montpellier SupAgro, 2023. Français. NNT : 2023NSAM0034 . tel-04448149

HAL Id: tel-04448149

<https://theses.hal.science/tel-04448149>

Submitted on 9 Feb 2024

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.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'INSTITUT AGRO MONTPELLIER ET DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER

En Ecologie Fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau
Portée par

Unité mixte de recherche ABSys

Diversité fonctionnelle et potentialités des adventices comme ressources fourragères et florales : cas des vignobles et oliveraies de Méditerranée

Présentée par Léa GENTY

Le 23 novembre 2023

Sous la direction de Elena KAZAKOU, Aurélie METAY
et Karim BARKAOUI

Devant le jury composé de

Emmanuel CORCKET, Professeur des Universités, Aix Marseille Université

Isabelle DAJOZ, Professeure des Universités, Université de Paris

Stéphane CORDEAU, Chargé de recherches, INRAE

Gaëlle DAMOUR, Chercheuse, Cirad

Marc-André SELOSSE, Professeur des Universités, Muséum National d'Histoire Naturelle

Elena KAZAKOU, Professeure, Institut Agro Montpellier

Aurélie METAY, Professeure, Institut Agro Montpellier

Karim BARKAOUI, Chercheur, Cirad

Rapporteur

Rapporteuse

Examineur

Examinatrice

Examineur, président
du jury

Co-directrice de thèse

Co-directrice de thèse

Co-encadrant de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

L'INSTITUT
agro Montpellier

Avant propos

Cette thèse a été réalisée d'Octobre 2020 à Novembre 2023 au sein de l'UMR ABSys au centre INRAE de Montpellier sous la direction d'Aurélie Metay (Institut Agro, ABSys), d'Elena Kazakou (Institut Agro, CEFÉ) et le co-encadrement de Karim Barkaoui (Cirad, ABSys-AMAP). Elle a été financée par l'Agence Nationale de la Recherche ainsi que par la région Occitanie. Les travaux réalisés au cours de cette thèse ont fait l'objet des publications et communications scientifiques qui sont détaillées plus bas.

Remarques sur l'écriture du manuscrit :

Ce manuscrit de thèse est rédigé en écriture inclusive. Ce langage permet d'assurer une égalité des représentations entre les hommes et femmes à travers des attentions graphiques et syntaxiques. Pour mieux accompagner les lecteurs et lectrices, voici les règles qui régissent l'écriture inclusive :

- Le masculin ne l'emporte pas sur le féminin dans les accords de genre
- Les termes au féminin et au masculin sont mentionnés par ordre alphabétique
- Le point médiant « · » est utilisé pour représenter autant les formes féminines que masculines

Par exemple, l'expression 'les agriculteur·ices du réseau' remplace les 'agriculteurs du réseau'

- Les termes épïcènes, c'est-à-dire les mots dont la forme ne varie pas entre le masculin et le féminin, sont utilisés

Valorisation des travaux de thèse

Publication dans des revues à comité de lecture :

Genty L., Kazakou, E., Metay, A., Bastianelli, D., Bopp, M. C., and Barkaoui, K. (2023). Promising weeds forage potential in perennial Mediterranean agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 347, 108388. DOI : 10.1016/j.agee.2023.108388

Genty L., Kazakou, E., Metay, A., Baude, M., Gardarin, A., Michelot-Antalik, A., Leroy, A., Sotillo, A., Crouzet, J., and Barkaoui, K. Flowers of ruderal species are numerous but small, short and low-rewarding *Oikos*. DOI : 10.1111/oik.10219

Genty L., Metay, A., Kazakou, E., Baude, M., Gardarin, A., Michelot-Antalik and Barkaoui, K. (*In prep*). Weed diversity throughout the year determines floral resource potential and is driven by agricultural practices

Bopp, M. C., Kazakou, E., Metay, Maillet, J., Quidoz, M. C., **Genty L.** and Fried, G. (*In revision*). Climate and management changes drove more stress-tolerant and less competitive plant communities in 40 years. *Ecological Monographs*

Conférences :

Genty L., Kazakou, E., Metay, A., Barkaoui, K. *Présentation orale au colloque ECOVEG15 : Nouveaux écosystèmes et communautés végétales*, 24-25 Mai 2022, Gembloux, Belgique

Genty L., Kazakou, E., Metay, A., Barkaoui, K. *Présentation orale au colloque INTECOL2022 : Frontiers in Ecology: Science and Society*, 28 Août - 2 Septembre 2022, Genève, Suisse

Diffusion des résultats de la thèse

Présentation des résultats de la thèse aux oléiculteur·ice·s :

Les mauvaises herbes en vignes et oliveraies : une ressource sous-estimée ?, 13 Mai 2022 à l'occasion d'une journée de formation de la Coopérative Oléicole du Gard et de l'Hérault, IAMM, Montpellier. Présentation des résultats du chapitre 1 sur le potentiel comme ressource fourragère.

Quel potentiel des mauvaises herbes des vignes et oliveraies comme ressources fourragère et florale ?, 24 Mars 2023 à l'occasion d'une journée de formation de la Coopérative Oléicole du Gard et de l'Hérault, IAMM, Montpellier. Présentation des résultats des chapitres 1 et 3 sur les ressources fourragère et florifère.

Atelier avec les oléiculteur·ice·s :

Atelier de réflexion sur les pratiques agricoles pour favoriser la digestibilité des adventices et la présence de fleurs, 24 Mars 2023 à l'occasion d'une journée de formation de la Coopérative Oléicole du Gard et de l'Hérault, IAMM, Montpellier.

Remerciements

Dans un premier temps je souhaiterais remercier mon jury de thèse qui ont fait de ma journée de soutenance un très beau jour, riche en discussions bienveillantes et intéressantes : Marc-André Sélosse, le président du jury qui a parfaitement distribué la parole, Emmanuel Corcket et Isabelle Dajoz les rapporteur.ice.s, dont les relectures attentives, les questions et commentaires ont été très constructifs, et Gaëlle Damour et Stéphane Cordeau, les examinateur.ice.s, pour leurs questions et leurs remarques qui ont suscité la discussion. Je suis très heureuse de les avoir invité.e.s pour cette journée.

Evidemment je voudrais remercier les trois personnes qui m'ont permis de vivre une thèse apaisée, heureuse, bienveillante mais aussi bien sûr stimulante et (je crois) exigeante intellectuellement : mes encadran.t.es : Aurélie Metay, Elena Kazakou et Karim Barkaoui ! Aurélie ta présence chaque jour, ton attitude toujours si enjouée, ta volonté de m'aider à chaque étape : terrain, labo, analyse, écriture... était incroyable et est extrêmement précieuse. Ta manière de t'assurer que je sois toujours en phase avec nos décisions concernant ma thèse, que j'ai bien réussi à suivre et enregistrer nos discussions et décisions scientifiques, tes relectures rapides, tes propositions toujours pertinentes pour lier agronomie et écologie ont permis à ma thèse d'être ce qu'elle est et d'être fière de moi, scientifiquement parlant. En plus de ça tu es une personne si efficace tout en faisant toujours les choses tellement bien !! Tu arrives à jongler entre toutes tes responsabilités d'une manière qui m'inspire et me rend fière d'avoir été une de tes doctorantes. Enfin, plus personnellement parlant, j'ai adoré passer discuter dans ton bureau presque chaque jour, manger à la cantine ensemble, discuter de tous les sujets qui me passent par la tête, t'apprendre des mots de « jeune » (qui est déjà une jeune vieille...), passer prendre des petits sirops chez toi après le travail ! Merci d'avoir été là, sans toi je n'aurais jamais autant apprécié ces trois années, c'est peu de le dire. Je sais que l'on va rester en contact, même si bientôt nous ne serons plus voisines :'(... Elena, ton implication malgré la « distance » entre ABSYS et le CEFÉ était incroyable, je n'ai même pas ressenti que nous n'étions pas dans le même bâtiment ! Ta présence sur le terrain pour m'apprendre à me dépatouiller entre toutes les adventices a été très précieuse. Tes connaissances et ta rigueur scientifique concernant les hypothèses écologiques, les mécanismes et les relations explorées à toujours justifier m'ont permis d'en apprendre énormément concernant l'écologie fonctionnelle et de m'épanouir scientifiquement et de

prendre de la confiance en moi. Je te remercie beaucoup pour ça. Les heures de cours que nous avons données ensemble ont été extrêmement précieuses et m'ont permis de comprendre votre quotidien entre enseignement et recherche, si riche mais très fatigant ! Pourtant malgré ça tu as toujours trouvé du temps pour moi, pour boire un café, t'assurer que tout allait bien pour moi mais aussi échanger des nouvelles. Ta manière d'affirmer que nos ressentis et notre vie personnelle ont toute leur légitimité dans notre vie professionnelle, même en étant dans la recherche, et plus spécifiquement en étant une femme dans la recherche, est très inspirant pour moi. J'ai envie de trouver un équilibre entre les pans de ma vie et même pourquoi pas d'être proche des personnes avec qui je travaille car cela permet, comme pour nous, de produire un travail de qualité et pour lequel on est heureuse de se lever le matin. Karim, ta détermination et ta curiosité scientifique stimulante ont été des facteurs de réussite déterminants de ma thèse. Tu n'as jamais été à court de propositions, de nouvelles idées et de chemins que l'on n'avait pas envisagés d'emprunter pour ma thèse ! Je suis impressionnée par le fait que chaque sujet peut te mener à des idées si riches. Une discussion dans le couloir a finalement mené à une manipe qui a été déterminante et qui a fait de ma thèse ce qu'elle est devenue : l'expérimentation en serres sur les fleurs adventices. Rien que ça ! Tu n'as pas mesuré tes efforts pour écrire un projet en quelques semaines suite à cette discussion, et hop ce projet est devenu réalité. D'autant plus que tu as réussi à être présent et à participer activement à ma thèse malgré tous les changements que tu as connus en trois ans !!! Dire que moi quand je ne dors pas mes 9h je ne suis pas très en forme... Enfin plus personnellement j'ai adoré assister à tes concerts et te voir en paillettes jouer de la trompette/trombone (je suis désolée je suis super nulle en musique...) et mettre l'ambiance sur la place Sainte Anne ou au festival des fanfares !! Ça faisait rire tout le monde quand je te montrais en disant que tu étais mon encadrant de thèse. Merci pour ces moments. Et surtout merci à tou.te.s les trois pour la super équipe que l'on a formé et qui m'a portée pendant ces trois superbes années. J'espère et je souhaite que l'on continue à travailler ensemble pour la suite de ma carrière.

Je remercie les co-auteur.ices du deuxième et futur (j'espère !) troisième papier de thèse : Alice Michelot-Antalik de l'UMR LAE, Mathilde Baude de l'UMR iEES et Antoine Gardarin de l'UMR Agronomie. Votre volonté enthousiaste de participer au projet dès que l'on vous a sollicité.e.s était très agréable. Par la suite votre collaboration très impliquée dans le design expérimental, les hypothèses de recherche, l'écriture avec rigueur et des conseils toujours très bienveillants ont permis aux deux chapitres sur la ressource florale d'atteindre leur forme actuelle. Merci pour tout ça et j'espère que l'on continuera à travailler ensemble dans le futur !

J'aimerais également remercier les membres de mon comité de thèse : Guillaume Fried, Sophie Nadot, Adrien Rusch, Philippe Tixier et Clémentine Allinne pour leurs conseils et retours très constructifs sur mon travail à l'occasion des deux comités de suivi. Je voudrais également remercier Guillaume, Sophie et Adrien d'avoir accepté de participer à une soutenance blanche de ma thèse deux semaines avant le jour J, vos retours m'ont beaucoup aidée !

Je remercie très chaleureusement Cécile Combes, technicienne de la coopérative oléicole du Gard et de l'Hérault, de m'avoir mise en contact avec les oléiculteur.ice.s. Je remercie également les oléiculteur.ice.s et les viticulteur.ice.s qui m'ont permis de travailler dans leurs parcelles et qui ont répondu aux enquêtes de pratiques. Un merci tout particulier aux oléiculteur.ice.s qui ont participé à l'atelier de février 2023 qui m'a permis d'aller plus loin dans mes questionnements scientifiques.

Je remercie l'UMR Selmet et en particulier Denis Bastianelli, Laurent Bonnal et Elodie Baby pour leur collaboration sur le chapitre digestibilité de la thèse. Laurent et Elodie ont été très présents et pleins de gentillesse pour répondre à mes questions et pour faire les analyses de SPIR, que je ne sais pas réaliser.

Je voudrais également remercier Armelle Soutiras de l'UMR AGAP qui a réalisé les analyses HLPC sur les sucres dans le nectar et qui nous a fourni un appui technique très conséquent. Merci de nous avoir guidé.e.s sur ces mesures très complexes ainsi que sur toute la logistique autour et évidemment, d'avoir réalisé les mesures. Je remercie également Jeannine Jean de l'UPR AIDA qui nous a conseillé.e.s sur les mesures de nectar et qui nous a prêté du matériel quand notre commande tardait à arriver.

Je remercie également Doris Gomez de l'UMR CEFE qui a pris des heures conséquentes de son temps alors que l'on ne se connaissait pas pour nous former à l'utilisation du spectromètre pour mesurer la couleur des fleurs, de nous avoir prêté tout son matériel et de nous avoir fait confiance pour réaliser ces mesures dans son bureau en son absence. Les données de couleur n'ont pas encore été valorisées mais j'ai l'intention de le faire !

Je remercie aussi Raphaëlle Leclerc et Bruno Buatois pour leur travail sur l'analyse chimique des feuilles et des pollens, et notamment pour le temps accordé pour trouver une solution concernant la faible quantité de pollen.

Je remercie les membres du Terrain Expérimental du Cefe : Pauline Durbin, Thierry Matthieu et David Degueldre pour leur savoir-faire et leur implication extrêmement précieuses sur mes manipes.

Je remercie tou.te.s les collègues de l'UMR ABSys qui ont contribué à mon travail, notamment les collègues technicien.ne.s qui m'ont prêté main forte sur le terrain ou pour

la gestion des données : Yvan Bouisson, Clément Enard et Bénédicte Ohl et les collègues chercheur.euse.s qui m'ont fait des retours et conseillée sur mon travail lors des cafés des sciences notamment : Benoît Ricci, Léo Garcia, Nathalie Smits, Marie Gosme, Anne Merot, Raphaël Marichal, Pierre-Eric Lauri, Bruno Rapidel et tou.te.s les autres personnes avec qui j'ai eu l'occasion de discuter. Je remercie également Lou et Maëlle qui lors de leurs stages sont venues m'aider sur le terrain, c'était vraiment très gentil de votre part !

Je remercie également les collègues de l'équipe ECOPAR du Cefe avec qui j'ai eu l'occasion de discuter de mes travaux et pour leurs retours lors de ma soutenance blanche.

Je remercie tou.te.s mes stagiaires : Léa, Eloïse, Alexandre, Theodora, Juliette et Ambroise. Vous encadrer et apprendre à gérer une petite équipe a été très formateur pour moi. Sans votre travail de terrain très sérieux et impliqué ma thèse n'aurait simplement pas pu avoir lieu. Je vous souhaite tout le meilleur pour votre future carrière, dont une au moins s'oriente vers la recherche : Ambroise je te souhaite une thèse aussi agréable que la mienne !

Je voudrais remercier Hubert Vo Van, technicien de recherche à l'Institut Agro dont l'appui constant sur le terrain et les manipes, la bonne humeur indéfectible et l'implication sans faille ont été extrêmement précieuses. Tu as été indispensable à mon terrain fleurs et surtout à la manipe en conditions contrôlées !

J'aimerais aussi remercier Marie-Charlotte, qui m'a énormément inspirée et continue à le faire. Tu as toujours été un soutien quand j'en avais besoin et ta manière d'être tellement altruiste et de toujours faire attention à m'aider dans ma thèse m'a beaucoup touchée. Je suis heureuse de t'avoir eue comme prédécesseuse de thèse. Je te souhaite tout le meilleur pour la suite et je pense que l'on va rester en contact !

Je souhaite aussi remercier mes incroyables co-thésardes / amies, qui ont très fortement contribué à rendre ces trois ans aussi heureux. Je vais les lister dans l'ordre chronologique de rencontre. Esther, je t'ai connue dès mon premier jour ici et nos convictions féministes et notre humour nous ont immédiatement rapprochées. Notre amitié a été quelque peu entrecoupée au début à cause du confinement 2 mais on a vite rattrapé ces mois perdus. Tu as toujours été là pour répondre à toutes mes questions de petite piou-piou bébé doctorante. Ces deux années ensemble ont été géniales, nos bières après le travail, nos parties endiablées de Bunny Kingdom, nos discussions me manquent, mais je suis tellement fière de toi pour ton parcours, madame la chercheuse INRAE à peine 6 mois après sa soutenance ! Tu mérites de croire en toi, moi je crois déjà très fort en toi. Charlotte, la grande voyageuse et membre phare du poulailler mobile. Malheureusement je ne serai plus là lors de ton retour en France mais je suis très contente de t'avoir rencontrée et je

sais que tu vas réussir ta fin de thèse avec brio, je serai là pour voir ce grand moment ! Margot, toute mimie et timide au début mais qui a aussi tellement de volonté, de convictions et de résilience. Je t'admire beaucoup pour tout ce que tu arrives à faire ! Autant comme scientifique que comme personne. Tu es un petit rayon de soleil, même si tes panneaux solaires sociaux doivent souvent être rechargés hihi. J'ai adoré partager ton bureau pendant deux ans, ça va me faire bizarre de plus voir ta petite tête et tes cheveux brillants chaque jour. Tu vas me manquer ! On va continuer à se voir pour les activités artistiques, tes mauresques et bien sûr les comptes-rendus réguliers des vies de Fibou et Spyro. Elsa, toi, c'est simple. Depuis que je suis revenue de mes vacances en novembre 2022 et que j'ai vu ta tête de rousse-qui-est-pas-rousse, qu'on s'est parlées, on ne s'est plus lâchées du tout. Tout a commencé par des discussions sur la Star Ac' et la conférence sur le mal-être des doctorant.e.s, deux thèmes qui n'ont rien à voir mais qui nous ont autant inspirés l'un que l'autre pour nos premières discussions infinies, malgré nos deux personnalités très réservées et peu bavardes... On a tellement de points communs c'est assez incroyable, et notre coup de foudre amical a été tellement évident ! C'était génial de te voir chaque jour et ta présence quotidienne va beaucoup me manquer... mais peut-être qu'on arrivera enfin à bien travailler si on est séparées ? Margot et Elsa, le jour de votre soutenance je serai au premier rang (enfin juste derrière le jury...) en mode Maman fière de ses deux trésors, promis !!!

Merci également à Marie-Thérèse, Lory et Marcos, avec qui j'ai passé de très bons moments et à qui je souhaite du courage et de la réussite pour la fin de thèse !

Mais il n'y a pas que les doctorantes dans cette UMR ! Les CDD et stagiaires ne sont pas en reste et ont joué un rôle majeur dans notre sociabilité ABSys-esque. Johanna, la reine memeuse, co-happiness manager de l'UMR ABSys, star des jeux de mots et une des personnes les plus drôles et à la fois les plus douces et attentionnées que je connaisse. Ton premier contrat a été une petite occasion manquée entre nous mais on a bien eu le temps de rattraper ça maintenant qu'on se voit environ 1 jour sur 3, en mode fusion totale. Petite ange partie trop tôt de l'UMR ABSYS ! Je te rejoins temporairement dans la team chômage, histoire de se voir 1 jour sur 2 maintenant qu'on a le temps. Merci beaucoup d'être aussi constante et présente dans ma vie, ça me rend très heureuse. Oihana, incroyable personne qui me fait mourir de rire parfois volontairement parfois involontairement, avec qui je partage tellement de convictions et qu'on a extrémité en environ 2 semaines. Tu manques à nos balades où tout le monde s'intéressait aux plantes et aux animaux sauf toi, because business is business. La première fois que tu m'as vue j'étais penchée sur une petite plante au bord du chemin et tu t'es dit que j'étais bizarre... J'ai eu l'occasion de te retourner le compliment quelques fois hihi. Ça suffit les conneries

maintenant reviens du Népal pour refusionner avec notre groupe, tu nous manques trop ! Je suis vraiment contente de t'avoir rencontrée. Magali, une personne tellement drôle, qui arrive à trouver des blagues improbables et tellement fines à chaque moment. La personne la plus fan des quizz et des blind tests qui nous a tou.te.s emportées dans cette passion, où nous sommes toutes très mauvais.e.s soit dit-en-passant mais grâce à laquelle on passe de super moments tou.te.s ensemble. Le groupe s'oppose à ton départ à la Rochelle donc tu es obligée de rester, désolée. Julie, une personne tellement souriante et bienveillante, si attentive aux autres ! C'était super de partager tous ces moments avec toi, je suis très heureuse de t'avoir rencontrée. On finit nos contrats en même temps et tu vas partir loin, je suis sûre que ça sera une expérience géniale, je te souhaite de découvrir tout plein de choses mais de revenir nous voir !! Juliette, seule stagiaire présente dans la fusion ABSYS-escape, la personne qui vole le plus de vêtements à ses mère et grand-mère mais avec tellement de style ! Noémie, la plus Gen Z d'entre nous, qui m'apprend à faire les cœurs 2.0 et me rappelle que je suis née au XXème siècle tout en me faisant beaucoup rire. Coraline, la plus grande sportive de l'UMR qui a réussi à mettre pas mal de monde (mais pas moi oups) au sport et qui m'a permis de tourner dans un MOOC, l'occasion de me sentir star pendant une matinée, merci beaucoup ! Merci aussi à d'autres stagiaires ou CDD avec qui j'ai partagé de très bons moments : Audrey Bêche, Maïna, Gaia, Maëlle, Marc, Rémy, Hugo et Sarah !

Je voudrais aussi remercier mes ami.e.s hors thèse qui sont là depuis plus de 15 ans pour certaines. Mes ami.e.s historiques de Narbonne, là depuis et pour toujours, mes appuis les plus solides. Nos vies ont évolué différemment, mais on reste tellement proches, je peux compter sur vous à n'importe quel moment, c'est vraiment beau : Léa, Morgane, Camille, Manon, Alexia, Valentin et Marion. Une autre narbonnaise extrêmement chère à mon cœur : Amélia, avec qui j'ai partagé toutes mes premières années d'étude, quelle joie d'être encore là autant d'années après cette improbable hypokhâgne. Mes amies de Lyon si chères à mon cœur : Léna, Flora et Andréane, un trio génial et avec qui je suis si heureuse d'avoir maintenu de si belles relations en ne s'étant connues qu'une année universitaire avant de déménager. Ma Pauline, ma première amie scientifique devenue danseuse magnifique. Je suis fière de ton parcours et heureuse de t'avoir dans ma vie. Merci également à Juliette, Elisa et Coline que j'aime énormément ainsi que tou.te.s mes autres ami.e.s d'enfance de Villeroche.

Merci à ma famille, en particulier mon incroyable Maman, eh oui ! Elle a peut-être répété à tout le monde pendant trois ans que je travaillais sur les sols mais je lui pardonne car c'est elle qui m'a permis d'être la personne que je suis, tout simplement, par son amour et son soutien indéfectible. Personne n'est aussi chanceuse que moi car j'ai gagné au loto

de la vie en naissant fille de Carole Martin, une des personnes les plus incroyables sur terre. Merci aussi à mon père et mes grands-parents, qui m'ont donné tellement de confiance en moi et de courage chacun.e à leur manière depuis que je suis née. Merci Papa pour me montrer que tu m'aimes même si tu ne sais pas le dire. Merci Mamie Maryse de m'avoir donné l'amour des livres et de la nature. Merci Mamie Marithé de m'avoir toujours montré la grande valeur que j'ai pour toi. Vous m'avez permis de croire assez en moi pour entreprendre des choses dans la vie. Merci aussi à mes oncles, tantes et cousin.e.s pour toute votre présence et votre soutien, et en particulier à Laura qui est une des personnes les plus attentionnées envers sa famille que je connaisse. Une pensée également à Tonton Patrick qui est parti avant que je commence ma thèse, j'aurais aimé que tu assistes à ma soutenance. Je pense aux personnes que je connais depuis toujours à Villerouge et que je considère comme ma famille.

Enfin, je veux remercier la personne qui est là pour moi chaque jour depuis plus de quatre ans maintenant, qui m'a suivie à Montpellier pour lui aussi démarrer sa thèse et sa carrière scientifique dans mon Sud natal, évidemment, Sylvain. Ton soutien indéfectible est tellement précieux. Tous ces moments où je doute, où je suis persuadée de n'être pas faite pour ça, de ne pas être assez, de ne pas pouvoir, tu es toujours là. Pour me dire l'inverse, que je me trompe, que tu es fier de moi. Et ça fait du bien d'avoir quelqu'un qui nous répète ces mots inlassablement, quand on a si peur de ne pas y arriver. Tu ne fais pas que me le dire, tu me le montres chaque jour et c'est tellement précieux. Toutes ces journées où tu m'as accompagnée sur le terrain quand j'étais dans le rush me l'ont bien prouvée. Je suis fière de toi, je crois en toi, et maintenant c'est à mon tour d'être là pour toi, pour ta dernière année de thèse. Je sais que tu vas réussir car tu es une personne passionnée, intelligente et que je vais être aussi présente pour toi que tu l'as été pour moi. Merci. Il y a tellement plus que ça mais tu le sais déjà.

Table des matières

Avant propos	i
Remerciements	iv
Liste des figures	xv
Liste des tableauxxxiii
Liste des sigles et abréviations	xxvii
Chapitre 1 Introduction de la thèse	1
1 Les adventices : une composante majeure de la biodiversité en milieu agricole	1
1.1 Que sont les adventices ?	1
1.2 Chute de la diversité des adventices depuis la seconde moitié du XXème siècle	3
1.3 Les cultures pérennes : des agroécosystèmes favorables à la présence de la biodiversité adventice	4
2 Les stratégies des adventices décrites par leurs traits fonctionnels	5
2.1 L'approche fonctionnelle	5
2.2 Les filtres des agroécosystèmes méditerranéens	7
2.3 Les stratégies des adventices décrites par leurs traits foliaires	10
2.4 Les traits floraux en lien avec les stratégies des plantes	13
3 Les adventices : des ressources alimentaires disponibles dans les paysages agricoles	17
3.1 Les services écosystémiques rendus par les adventices dans les agroé- cosystèmes à base de pérennes	18
3.2 Les adventices comme ressources fourragères	19
3.3 Les adventices comme ressources florales	24
4 Questions de recherche de la thèse	26
5 Hypothèses de la thèse	27
6 Démarche générale de la thèse	28

Chapitre 2	Promising weeds forage potential in perennial Mediterranean agroecosystems	31
1	Introduction	36
2	Material and methods	39
2.1	Study sites	39
2.2	Climatic conditions	40
2.3	Soil analysis	41
2.4	Botanical surveys	41
2.5	Leaf functional traits at the species level	41
2.6	Plant biomass production and quality indicators at the species and community level	42
2.7	Community structure indices	44
2.8	Data analysis	44
3	Results	45
3.1	Pedoclimatic and agricultural practice gradients	45
3.2	Weed communities: species composition and their digestibility . . .	48
3.3	Digestibility, neutral detergent fiber content, crude protein and aboveground biomass at the community level and their covariations across the agroecosystem and the season	51
3.4	Variability of traits according to season and agroecosystem at the community level	51
3.5	Abiotic variables and CWM of leaf traits modified digestibility and structural components	54
4	Discussion	57
4.1	Olive grove and vineyard weeds had a potential to provide forage resources for livestock	57
4.2	Community scale weed forage potential was related to leaf traits . .	61
4.3	Increased weed forage potential due to disturbance in specific agroecosystems	62
4.4	Weed forage potential was not affected by climatic conditions but varied with soil fertility	63
4.5	Perspectives for perennial cropping systems management	64
Chapitre 3	Flowers of ruderal species are numerous but small, short and low-rewarding	77
1	Introduction	80
2	Materials and methods	83

2.1	Plant material	83
2.2	Experimental design	84
2.3	Construction-related traits	85
2.4	Visual cues and resource availability floral traits	87
2.5	Leaf traits	88
2.6	Floral traits of grassland species	88
2.7	Statistical analyses	89
3	Results	90
3.1	Weed floral traits variation	90
3.2	Covariations within and between construction traits and visual cues and resource availability traits	91
3.3	Covariations between floral traits and leaf traits	95
3.4	Comparisons between weed and grassland floral traits	95
4	Discussion	96
4.1	Trade-off between number and cost of produced flowers	96
4.2	Weed floral phenotype	99
4.3	Floral weed strategies reflect CSR strategies	102

**Chapitre 4 Floral productivity is linked to floral traits and richness
for weed communities 109**

1	Introduction	111
2	Material and methods	116
2.1	Sampled fields	116
2.2	Pedoclimatic conditions	117
2.3	Botanical survey of flower cover	117
2.4	Indicators of floral productivity at the year scale	117
2.5	Trait measurements and functional indices at the community level .	119
2.6	Data analysis	122
3	Results	123
3.1	Effects of pedoclimate, weather and agricultural practices on flow- ering species richness, floral productivity and floral traits	123
3.2	Relationships between floral productivity, richness and traits	125
4	Discussion	125
4.1	Weed floral traits and richness are affected by pedoclimate and by agricultural practices	125
4.2	Floral productivity is linked to communities floral richness and traits	129

4.3	Mowing as a promising practice to promote floral productivity in fields	130
5	Supplementary materials of chapter 4	131
Chapitre 5 Discussion de la thèse		141
1	Bilan de la thèse	141
1.1	Caractérisation des espèces adventices des vignes et oliveraies méditerranéennes	143
1.2	Quelles variables déterminent la digestibilité et la présence de fleurs dans les communautés adventices ?	153
2	Vers des communautés adventices fourragères et fleuries ?	160
2.1	Pas de relation entre qualité fourragère et florale à l'échelle de l'espèce	160
2.2	A l'échelle de la parcelle : des communautés adventices favorables aux deux ressources ?	163
2.3	La gestion des ressources adventices : une contradiction temporelle entre pâturage et butinage ?	167
3	Les limites de la thèse	169
3.1	La gamme de pratiques étudiées n'est pas exhaustive	169
3.2	Des indicateurs évaluant partiellement les ressources visées	172
3.3	La difficulté de relier la fonction au service	177
4	Quel potentiel d'utilisation des adventices comme ressources fourragères et florales dans les agroécosystèmes à base pérennes ?	178
4.1	Les agriculteur·ice·s peuvent-ils considérer les adventices comme des plantes de service ? Retour sur un atelier auprès d'oléiculteur·ice·s méditerranéen·e·s	178
4.2	Ces pratiques sont-elles compatibles avec la production agricole ?	181
4.3	Les adventices : leur multifonctionnalité permet de les intégrer pleinement à l'agroécosystème	183
Références bibliographiques		187
	Résumé de la thèse	218

Liste des figures

Figure 1.1	Valeur esthétique et paysagère des adventices messicoles sur le Causse du Larzac. Photo par F. Geller-Grimm.	2
Figure 1.2	Déclin de la diversité des adventices entre les années 1950-60 et 2009 en Allemagne, issu de l'article de Meyer et al. (2013). La diversité des espèces néophytes n'a pas diminué contrairement à celles des archéophytes ou à la diversité totale.	3
Figure 1.3	Comparaison des approches taxonomique et fonctionnelle.	6
Figure 1.4	Figure tirée de MacLaren et al. (2020). Théorie des filtres appliquées aux adventices. La couleur des barres représente la force de la sélection du filtre. Les flèches les plus larges indiquent un plus grand nombre d'espèces passant le filtre.	7
Figure 1.5	Exemple de trois filtres environnementaux et de leurs effets sur la structure fonctionnelle des communautés végétales d'après les travaux de Thompson (2020); Riva et al. (2016)	9
Figure 1.6	Exemple de quatre pratiques agricoles et d'un de leurs effets sur la structure fonctionnelle des communautés adventices d'après les travaux de Bopp et al. (2022b); Hall et al. (2020); Kazakou et al. (2016)	10
Figure 1.7	Triangle CSR de Grime avec l'espace fonctionnel majoritairement occupé par les adventices, inspiré de MacLaren et al. (2020). 8 espèces étudiées dans cette thèse ont été placées sur le graphique, leurs coordonnées de scores CSR ont été calculées avec la méthode de (Pierce et al., 2017). De gauche à droite : <i>Carduus pycnocephalus</i> , <i>Torilis arvensis</i> , <i>Malva sylvestris</i> , <i>Ranunculus bulbosus</i> , <i>Diplotaxis erucoïdes</i> , <i>Geranium dissectum</i> , <i>Veronica persica</i> et <i>Sherardia arvensis</i>	12
Figure 1.8	Réseaux de corrélations entre traits du jeu de données (a) d'Europe centrale et (b) alpin. Les traits fortement inter-corrélés sont entourés en noir. Les lignes pleines indiquent les corrélations significatives positives et les lignes en pointillés indiquent les corrélations significatives négatives. La largeur de la ligne est proportionnelle à la force de la corrélation au sein de chaque réseau. La figure est tirée de E-Vojtkó et al. (2022).	14
Figure 1.9	Exemples de traits floraux morphologiques, de nectar et pollen, et de phénologie et leur fonction pour les insectes.	16

Figure 1.10	Schéma de cadre trait-fonction-service : les traits répondent aux conditions environnementales et modifient le fonctionnement de l'écosystème, que l'on peut utiliser comme proxy d'un service écosystémique (Damour et al., 2018).	20
Figure 1.11	Moutons de la race Ouessant pâturant dans une vigne palissée à 90cm de hauteur. Photo tirée de Schoof et al. (2021).	21
Figure 1.12	Relations théoriques entre la digestibilité et 4 traits fonctionnels. SLA : specific leaf area ou aire foliaire spécifique, LDMC : leaf dry matter content, teneur en matière sèche des feuilles.	23
Figure 1.13	Résumé des principaux avantages et inconvénients des bandes fleuries ou semis de couverts végétaux vs utilisation d'enherbement spontanée dans l'objectif de rendre des services écosystémiques en milieu agricole.	25
Figure 1.14	Schéma des hypothèses principales de la thèse. Les numéros correspondent aux questions de recherche et aux questions de recherche 1, 2 et 3.	26
Figure 1.15	Réseau de 32 parcelles : 16 parcelles viticoles et 16 parcelle oléicoles, mobilisé dans la thèse.	29
Figure 1.16	Design expérimental du projet FLORES, composé de 4 blocs et de 16 réplicats en tout. L'expérimentation qui a eu lieu de février à août 2022 consistait à cultiver 19 espèces adventices afin de décrire le phénotype floral adventice.	30
Figure 2.1	Résumé des résultats du chapitre 2 : les précipitations et les températures annuelles modifient la structure fonctionnelle des communautés, et a donc un effet indirect sur la digestibilité des adventices, car la structure fonctionnelle des communautés détermine la digestibilité des communautés adventices. En revanche les pratiques agricoles et la fertilité du sol ont un effet sur la digestibilité des adventices direct, qui n'est pas médié par la structure fonctionnelle des communautés. Ces résultats sont issus du chapitre 2 et ont été obtenus en échantillonnant les adventices dans 32 parcelles de vignes et oliveraies autour de Montpellier au printemps et à l'automne 2022, en utilisant des modèles mixtes et des analyses de pistes. <i>CWM</i> : <i>community weighted mean</i> ; <i>LDMC</i> : <i>leaf dry matter content</i> ; <i>LNC</i> : <i>leaf nitrogen content</i>	34
Figure 2.2	Map of the fields network (Google©, 2022). Green dots represent olive groves, violet dots represent vineyards. The fields network was situated in the French Mediterranean region of Occitanie.	40
Figure 2.3	Dry matter digestibility (g kg ⁻¹) of each measured species ordered according to the dry matter digestibility value measured at the leaf scale. Within each group, species are ordered by their digestibility value. When a specie was measured both in vineyard and olive grove the DMD values were pooled.	50

Figure 2.4	Relationships and Pearson's correlations coefficients between forage quality indicators measured at the community level and averaged at the plot level. One dot represents one agricultural field at one sampling season. Round dots represent fall sampling, triangle dots represent spring sampling. Green dots represent olive groves, violet dots represent vineyards. a. Dry matter digestibility and fiber content. b. Dry matter digestibility and crude proteins. c. Fiber content and crude proteins. d. Total biomass and crude proteins. Notes: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$	52
Figure 2.5	Relationships and slopes from the linear mixed models between dry matter digestibility of the community and a. community weighted mean of leaf dry matter content (LDMC), b. community weighted mean of leaf C/N ratio, c. community weighted mean of leaf nitrogen content (LNC). One dot represents one sampled community. Round dots represent fall sampling, triangle dots represent spring sampling. Green dots represent olive groves, violet dots represent vineyards. Bold lines represent the slope of the observed relationship and the normal line represents the predictions of the model with the field chosen as a random effect on the intercept.	58
Figure 2.6	Structural equation modeling on A. the dry matter digestibility and B. the aboveground biomass of all the sampled communities. Path coefficients between variables are standardized regression coefficients. The field was chosen as a random effect. Rgrowth, MTgrowth, PC2pedoclim and PC1agri are exogenous variables: no causal arrow point on them. Double-headed arrows show relationships of covariation but without any assumed causality. The displayed coefficients are from the significative relationships.	59
Figure 2.7	Biplot of the PCA of A. Pedoclimatic conditions and B. Agricultural practices.	67
Figure 3.1	Résumé des résultats du chapitre 3 : en A. le trade-off fonctionnel qualité/quantité des fleurs, entre d'un côté les espèces produisant des fleurs coûteuses, avec une aire florale et une hauteur reproductive élevées, du nectar plus riche en sucres et un volume de pollen plus élevé <i>vs</i> les espèces avec des fleurs peu coûteuses mais produisant de nombreuses fleurs et B. la covariation entre cette stratégie florale et les stratégies écologiques CSR de Grime, montrant que les espèces avec des stratégies compétitives produisent peu de fleurs coûteuses tandis que les espèces avec des stratégies rudérales produisent beaucoup de fleurs peu coûteuses. Ces résultats ont été obtenus grâce à une expérimentation sous serre en conditions contrôlées menée sur 19 espèces adventices entre février et août 2022 grâce à des analyses de corrélation et une analyse en composantes principales.	79
Figure 3.2	Experimental design and abiotic conditions of the experiment.	85

Figure 3.3	Plot of correlations between the three floral traits of the Flower Economics Spectrum proposed by Roddy et al. (2021). A. Flower longevity and Floral Mass Area (Spearman's $r = 0.65$, $p = 0.026$). B. Flower longevity and flower size (Spearman's $r = 0.48$, $p = 0.145$). C. Flower size and FMA (Spearman's $r = 0.21$, $p = 0.622$). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.	91
Figure 3.4	Principal component analysis run on all the floral traits. Construction-related traits are represented by orange arrows and visual cues and resource availability traits are represented by blue arrows. Individuals are the mean trait values for each species. The first dimension (37.8%) opposes species with high values for flower size, floral area, reproductive height and pollen volume to species bearing a high number of floral units. The second dimension (18.9%) opposes species with high pollen nitrogen content to species with high C/N ratio.	93
Figure 3.5	CSR values of the 19 weed species obtained on the basis of their LDMC, SLA and leaf area values according to the algorithm of Pierce et al. (2017). 12 species follow a mainly ruderal (R) strategy, one a mainly competitive (C) strategy, and 7 a mixed R and C strategy.	96
Figure 3.6	Plot of correlations between each species' coordinate along the first axis of the PCA and each of the C and R percentages of its strategy. A. % of C strategy and values of first floral PCA axis (Pearson's $r = 0.7$, $p = 0.001$). B. % of R strategy and values of first floral PCA axis (Pearson's $r = 0.75$, $p < 0.001$).	97
Figure 3.7	Comparisons between the floral traits of weeds ($n = 19$) and grassland species ($n = 52$). A. Nectar sugar content ($p = 0.014$). B. Floral area ($p = 0.006$). C. Reproductive height (ns). D. Pollen volume (ns). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.	100
Figure 3.8	Plot of correlations between visual cues and resource availability floral traits. A. reproductive height and floral area (Spearman's $r = 0.55$, $p = 0.035$). B. Total number of floral units and floral area (Spearman's $r = -0.61$, $p = 0.02$). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.	104
Figure 3.9	Plot of correlations between visual cues and resource availability floral traits and construction-related floral traits. A. Reproductive height and pollen volume (Spearman's $r = 0.81$, $p = 0.001$). B. Reproductive height and flower size (Spearman's $r = 0.74$, $p = 0.004$). C. Floral area and pollen volume (Spearman's $r = 0.76$, $p = 0.004$). D. Floral area and flower size ($r = 0.82$, $p < 0.001$). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.	105

Figure 3.10	Plot of correlations between leaf traits and floral traits. A. Flower size and leaf area (Spearman's $r = 0.74$, $p = 0.0004$). B. Floral mass area and leaf mass area (Spearman's $r = 0.47$, $p = 0.0636$). C. Flower longevity and leaf life span (ns). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$	106
Figure 4.1	Résumé des résultats du chapitre 4 : les variables abiotiques liées au contexte pédoclimatique, à la météo annuelle et aux pratiques agricoles modifient la structure fonctionnelle des communautés adventices, via les CWM et CWV des traits floraux, et la richesse spécifique des espèces fleuries, mais pas directement la productivité et la temporalité de la ressource florale. En revanche les CWM et CWV des traits floraux ainsi que la richesse spécifique des espèces fleuries impactent la productivité et la temporalité de la ressource florale. Ces données ont été recueillies dans 16 parcelles oléicoles sur 5 communautés par parcelle, échantillonnées 7 fois entre septembre 2021 et juin 2022 (septembre, octobre, janvier, mars, avril, mai, juin) et ont été analysées avec des modèles mixtes.	111
Figure 4.2	A. Locations of the sampled olive groves (Google©, 2022) in the Mediterranean part of the Occitanie region, France. B. One example of surveyed grove in Spring 2022. C. <i>Crepis sancta</i> , the 2nd most abundant flowering species. D. <i>Geranium molle</i> , the 7th most abundant flowering species. E. Quadrat in the inter-row of an olive grove in March 2022.	114
Figure 4.3	Dynamics of flower cover and productivity throughout the year, presenting the four indicators: A. Max flower cover (flower cover maximum value in %), B. Max flower cover date (number of days since the start of the sampling, on 17-09-2021), C. Annual flower cover (% calculated as the normalised integral of the regression curve), and D. Flower cover peak duration (number of days with flower cover >80% of flower cover maximum).	116
Figure 4.4	Distribution of floral richness, annual flower cover, max flower cover, max flower cover date and flower cover peak duration among weed communities (n=80).	118
Figure 4.5	Distribution of FCWM and FCWV of pollen volume, nectar sugar content, total number of floral units and reproductive height among weed communities (n=40).	120
Figure 4.6	Distribution of FCWM and FCWV of flower area, flowering duration and onset among weed communities (n=40).	121
Figure 4.7	Flower cover (A), and number of flowering species (B) in each quadrat on each visit (%). Letters represent the results of pairwise Wilcoxon's tests.	124
Figure 4.8	A. First two components of the 'community structure' PCA. The individuals are the 40 quadrats at the year scale in which at least 60% of the community was composed of species with documented floral traits. B. The three clusters created with the hierarchical ascending classification.	126

Figure 4.9	A. Mean yearly number of mowing interventions. B. Flower cover peak duration, according to the clusters of the hierarchical ascending classification. Letters reflect the results of pairwise Wilcoxon's tests.	129
Figure 5.1	Plusieurs documents témoignant de l'implémentation de la pratique du pâturage ovin dans les vignes. A. Témoignage d'un viticulteur bio du groupe Dephy Ferme d'Agrobio Gironde qui pratique le pâturage ovin dans ses vignes, 27/01/2022. B. Guide pratique du pâturage des ovins dans les vignes, par Gérard Marty de la chambre d'agriculture du Gard (non daté, consultée le 15/08/2023). C. Projet VitiPasto du Centre d'Etudes et de Réalisations Pastorales (Cerpam) Alpes-Méditerranée et de la chambre d'agriculture du Var qui vise à étudier et développer le viti-pastoralisme, 13/02/2020. D. Article du Midi Libre présentant Hugues Moynier, viticulteur pratiquant l'écopâturage dans ses vignes à Beaulieu (Hérault), 30/03/2022. E. Fiche « Des Brebis dans les vignes » issu du projet Brebis Link de la chambre d'agriculture de Dordogne, 02/2021.	143
Figure 5.2	Les cinq espèces dominantes en parcelles oléicoles, en % de couverture totale sur les deux campagnes d'échantillonnage : <i>Medicago minima</i> (© Fornax), <i>Bromus spp</i> (© V.M. Vicente Selvas), <i>Bromopsis erecta</i> (© Y. Martin), <i>Plantago lanceolata</i> (© J. Thevenot) et <i>Geranium molle</i> (© AnRo0002) et en parcelles viticoles : <i>Diplotaxis eruroides</i> (© J. Tosti), <i>Helminthotheca echoioides</i> (© P. Gourdain), <i>Veronica persica</i> (©Strobilomyces), <i>Erodium cicutarium</i> (© planteset.com) et <i>Bromus spp.</i> (©V.M. Vicente Selvas).	145
Figure 5.3	Score CSR des 111 espèces pour lesquelles les traits foliaires ont été mesurés avec un exemple pour chaque catégorie : <i>Sonchus asper</i> : S (© Konrad Lauber), <i>Bituminaria bituminosa</i> : CS (© Franz Xaver), <i>Lactuca serriola</i> : C (© planteset.com), <i>Amaranthus hybridus</i> : CR (© F. Van Der Biest), <i>Medicago rigidula</i> : R (© jean.claude), <i>Dactylis glomerata</i> : CSR (© foxypar4), <i>Cynodon dactylon</i> : SR (©J.K. Douch).	147
Figure 5.4	ACP des individus issue des analyses du chapitre 3, sur les douze traits floraux des 19 espèces adventices.	148
Figure 5.5	Relations entre A. la hauteur reproductive et le volume de pollen, B. la hauteur reproductive et la taille de la fleur, C. l'aire florale et le volume de pollen et D. l'aire florale et la taille de la fleur pour les 19 espèces adventices dont les traits floraux ont été mesurés au cours de la thèse, en conditions contrôlées. Le coefficient de corrélation est issu de corrélations de Spearman.	150
Figure 5.6	Relation entre la taille de la fleur et l'aire foliaire pour les 19 espèces adventices dont les traits floraux ont été mesurés au cours de la thèse, en conditions contrôlées. Le coefficient de corrélation est issu de corrélations de Spearman.	151

Figure 5.7	Relation entre l'aire florale et le nombre de fleurs par plante pour les 19 espèces adventices dont les traits floraux ont été mesurés au cours de la thèse, en conditions contrôlées. Le coefficient de corrélation est issu de corrélations de Spearman.	152
Figure 5.8	Relations à l'échelle de l'espèce entre la digestibilité de la matière sèche et A. la teneur en carbone des feuilles, B. le rapport C/N des feuilles, C. la teneur en matière sèche des feuilles et D. la teneur en azote des feuilles, à l'échelle espèce pour 88 espèces adventices. Le R ² et la droite correspondent à la régression linéaire entre digestibilité et chaque trait foliaire.	153
Figure 5.9	Durée du pic de floraison en fonction des clusters formés à partir des CWM des traits floraux dans le chapitre 4.	161
Figure 5.10	Liste des 15 espèces pour lesquelles les relations entre traits foliaires liés à la qualité des ressources fourragères et traits floraux liés à la production de ressource florale ont été testées.	162
Figure 5.11	Relation entre les matières azotées totales, moyennées entre le printemps et l'automne 2021 et le nombre d'espèces en fleurs au cours de l'année entre septembre 2021 et juin 2022, à l'échelle parcelle dans le réseau oléicole. Le R est le coefficient de corrélation de Pearson et la p-value a été obtenue avec la correction de Bonferroni.	164
Figure 5.12	Relations entre le CWM de la SLA moyenné entre le printemps et l'automne 2021 avec la durée du pic de couverture florale au cours de l'année, entre septembre 2021 et juin 2022, à l'échelle parcelle dans le réseau oléicole. Le R est le coefficient de corrélation de Pearson et la p-value a été obtenue avec la correction de Bonferroni.	165
Figure 5.13	Relations entre le CWM de la teneur en azote des feuilles moyenné entre le printemps et l'automne 2021 avec la couverture florale annuelle entre septembre 2021 et juin 2022, à l'échelle parcelle dans le réseau oléicole. Le R est le coefficient de corrélation de Pearson et la p-value a été obtenue avec la correction de Bonferroni.	166
Figure 5.14	Exemple d'un itinéraire technique possible en vignes concernant les dates de pâturage des adventices par un troupeau de moutons, permettant d'utiliser les adventices à la fois comme ressources fourragères et florales.	168
Figure 5.15	Effet des pratiques testées ou non dans la thèse (tonte, travail du sol, fertilisation, irrigation herbicides et pâturage) sur les ressources fourragères et florales. Les flèches pleines indiquent les effets directs des pratiques, les flèches hachées les effets indirects, ns qu'aucun effet n'a été trouvé et les ? les pratiques non testées.	170
Figure 5.16	Dispositifs d'exclusion de pâturage mis en place puis abandonnés au cours de la thèse. A. Une cage d'exclusion de pâturage en inter-rang viticole à l'automne 2020. B. Intérieur d'une cage d'exclusion de pâturage en inter-rang oléicole au printemps 2021.	173
Figure 5.17	Résumé des limites de l'évaluation des indicateurs formulées dans la partie 3.2.	176

Figure 5.18	Étape de la méthode de Stokes et al. (2023) pour co-construire des projets de recherche sur les services écosystémiques avec les parties prenantes proposée, tirée de Stokes et al. (2023), traduite en français. La thèse se positionne à l'étape <i>Comprendre et identifier les processus</i>	177
Figure 5.19	Résumé des points positifs et négatifs évoqués par les oléiculteur·ice·s concernant l'utilisation des adventices comme ressources fourragères et florales suite à l'atelier.	180
Figure 5.20	Valeurs de quatre espèces adventices présentes dans le réseau pour : la fourniture de ressources florales, mesurée à partir des données de volume de pollen et sucres dans le nectar collectées dans la thèse ; l'attractivité pour les insectes floricoles, mesurée à partir de l'aire florale ; la digestibilité, mesurée dans la thèse ; nocivité pour la récolte viticole (d'après Guerra et al., 2022) et la valeur patrimoniale de l'espèce, c'est-à-dire si elle est considérée comme une espèce thérophytique prairiale à protéger dans les agroécosystèmes (Guerra et al., 2022). <i>Poa bulbosa</i> n'est pas nuisible pour la plante cultivée et a une valeur patrimoniale en tant qu'espèce thérophyte prairiale mais n'est pas très digestible et, comme c'est une Poaceae, ne fournit pas de ressources florales. <i>Medicago minima</i> est très digestible, non nuisible pour la plante cultivée, a une valeur patrimoniale en tant que thérophyte prairiale mais en revanche elle fournit peu de ressources florales. Au contraire, <i>Diplotaxis eruroides</i> et <i>Malva sylvestris</i> sont très digestibles, fournissent des ressources florales mais peuvent être nuisibles pour la plante cultivée. Aucune espèce ne peut à la fois maximiser tous les services et minimiser la nocivité.	184

Liste des tableaux

Tableau 2.1 Variables measurement level scale, plant part that was measured, abbreviation of the trait or indicator used in the text, unit, mean and standard deviation and number of observations for each trait or indicator. 43

Tableau 2.2 Two first principal components from both pedoclimatic and agricultural practices PCAs with the two most contributive variables and their correlation with each component and the interpretation of each component. The coordinates of each field on each principal component were used as explanatory variables called PC1_{pedoclim}, PC2_{pedoclim}, PC1_{agri} and PC2_{agri}. 47

Tableau 2.3 Influence of agroecosystem and season on the mean and standard deviation of the four forage potential indicators. Values represent the T value from Student’s T test. 49

Tableau 2.4 Estimate and standard error effect of the abiotic descriptors created with PCAs on the forage potential indicators tested with linear mixed-effect models. The field was chosen as a random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. P-values (p) come from the type II ANOVA’s Chi Squared. 53

Tableau 2.5 Estimate and standard error of the relationships between leaf traits and the forage potential indicators tested with linear mixed-effect models. The field was chosen as a random effect. The field was chosen as a random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. P-values (p) come from the type II ANOVA’s Chi Squared. 56

Tableau 2.6 Mean, median, standard deviation, minimum and maximum of the six agricultural practices variables from the 32 fields. 68

Tableau 2.10 Total cover (including bare soil), total species cover (removing bare soil) and occurrences of the 100 most abundant species. 71

Tableau 2.7 Mean, standard deviation, minimum and maximum of the six climatic variables from the 12 weather stations, from 1980 to 2020. 72

Tableau 2.8 Mean, standard deviation, minimum and maximum of the six soil variables from the 32 fields. 72

Tableau 2.9 Number of species, mean, minimum and maximum of the five leaf traits. 73

Tableau 2.11	Dry matter digestibility at the leaf species level of all the measured species. When a species was measured both in olive groves and vineyards we indicated the mean of both values.	76
Tableau 3.1	List of the 19 weed species of the experiment (botanical family, floral unit type, following Baldock et al. (2015) and number of replicates (n)).	84
Tableau 3.2	List of the category, unit, mean, standard deviation (sd), range and number of species (n) for each trait considered	89
Tableau 3.3	The first two principal axes (principal components) of the floral traits PCA, indicating their most contributive variables, their correlation with each axis, and their interpretation.	94
Tableau 3.4	Percentage of Grime's CSR strategy for each species, according to Pierce et al. (2017) calculating method.	107
Tableau 4.1	Estimate of the effects of abiotic descriptors on floral richness, indicators of flower productivity and flower cover at month and/or year scale. The field and the month were chosen as random effects for the models at the month scale. The field was chosen as a random effect for models at the year scale. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Conditional R2 (R2c) includes the random effects. Significativity stars are from the type II ANOVA's Chi2.	112
Tableau 4.2	Estimate of the effects of abiotic descriptors on FCWMs and FCWVs of traits at the year scale with the field as random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Conditional R2 (R2c) includes the random effects. Significativity stars are from the type II ANOVA's Chi2.	115
Tableau 4.3	Estimate of the effects of floral richness on indicators of flower productivity with the field as random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Conditional R2 (R2c) includes the random effects. Significativity stars are from the type II ANOVA's Chi2.	119
Tableau 4.4	Estimate of the effects of FCWMs and FCWVs of floral traits on indicators of flower productivity with the field as random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. P-values (p) are from the type II ANOVA's Chi2.	127
Tableau 4.5	% of the flower cover of all the species found at the flowering stages in the inter-row of olive groves between September 2021 and June 2022. The flower cover is the sum of the flower cover of each species in the seven quadrats of the sixteen plots. The species in bold are those for which the floral traits were measured.	133
Tableau 4.6	Unit, mean, standard deviation (sd), range and number of communities of the indicators of flower productivity at the year scale . . .	134
Tableau 4.7	Relationships between floral traits and supposed insect-related function	135

Tableau 4.8	List of the 19 weed species for which floral traits were measured and their botanical family	136
Tableau 4.9	List of traits for which Floral Community Weighted Means (FCWM) and Variance (FCWV) were measured at the year scale, their mean, standard deviation, range, and number of communities (n).	137
Tableau 4.10	Abiotic descriptors, their abbreviation, unit, mean and standard deviation.	138
Tableau 4.11	Correlation matrix of FCWMs of floral traits.	138
Tableau 4.12	Estimate of the effects of floral richness on FCWMs of floral traits at the year scale. The field was chosen as random effect for the models. Marginal R ² (R ² _m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Significance stars are from the type II ANOVA's Chi ²	139
Tableau 5.1	Résumé des effets des variables de pratiques agricoles, de contexte pédoclimatique, de météo annuelle, de structure fonctionnelle et de richesse spécifique étudiées durant la thèse sur les indicateurs de ressources fourragères et florales. Les données concernant l'effet de la richesse spécifique sur les fonctions liées aux ressources fourragères n'ont pas été analysées dans le chapitre 2.	156
Tableau 5.2	Résumé des effets des variables de pratiques agricoles, de contexte pédoclimatique et de météo annuelle sur les CWM de traits foliaires et floraux trouvés au cours de la thèse.	158
Tableau 5.3	Matrice de corrélation entre les traits et indicateurs liés aux ressources fourragères et les indicateurs liés à aux ressources florales à l'échelle parcelle.	167

Liste des sigles et abréviations

AB : aboveground biomass

AHC : ascending hierarchical classification

ANOVA : analysis of variance

C : carbon

CP : crude proteins

C/N ratio : carbon to nitrogen ratio

CWM : community weighted mean

DMD : dry matter digestibility

FCWM : floral community weighted mean

FCWV : floral community weighted variance

FES : floral economics spectrum

FMA : floral mass area

LA : leaf area

LES : leaf economics spectrum

LDMC : leaf dry matter content

LCC : leaf carbon content

LMA : leaf mass area

LNC : leaf nitrogen content

N : nitrogen

NDF : neutral detergent fiber

PC : principal component

PCA : principal component analysis

SLA : specific leaf area

Chapitre 1

Introduction de la thèse

1 Les adventices : une composante majeure de la biodiversité en milieu agricole

1.1 Que sont les adventices ?

L'apparition de l'agriculture en Europe au Néolithique a créé de nouveaux écosystèmes, les agroécosystèmes, qui recouvrent aujourd'hui plus de 40% de la surface terrestre (Foley et al., 2011). En Europe occidentale, ces nouveaux écosystèmes ont pu être colonisés par des plantes déjà présentes dans d'autres écosystèmes, notamment issues de milieux perturbés ou en début de succession, devenant alors des adventices, par exemple le gaillet gratteron (*Galium aparine*). En important les premières céréales cultivées du Moyen-Orient, les premier·e·s agriculteur·ice·s ont également importé un nouveau cortège d'espèces en Europe : les messicoles, tels le coquelicot (*Papaver rhoeas*) ou le bleuet (*Cyanus segetum*). Au cours des millénaires suivants et jusqu'à la fin du Moyen-Âge, de nouvelles espèces introduites via les échanges, appelées « archéophytes », s'installent dans les cultures européennes, comme *Setaria viridis* (Dekker, 2003). La découverte par les Européen·ne·s du continent américain et la globalisation des échanges à partir du XVIème siècle a entraîné une vague d'introduction de nouvelles espèces, appelées néophytes, dont beaucoup sont devenues des espèces très communes dans les cultures en Europe occidentale : les amarantes (*Amaranthus spp*), les vergerettes (*Conyza spp*) ou encore le datura (*Datura stramonium*). D'autres espèces qui n'ont pas d'origine américaine ont continué à enrichir la flore des champs cultivés français après le XVIème siècle et sont devenues très communes, comme la crépide de Nîmes (*Crepis sancta*) ou la véronique de Perse (*Veronica persica*)(Jauzein, 2001).

Ces espèces végétales spontanément présentes en milieu agricole sont appelées adventices et se définissent de manière variée et non consensuelle (Zimdahl, 2018). Elles ont régulièrement été définies par leurs impacts négatifs sur les productions agricoles ou par leur absence supposée de valeur (Merfield, 2022). Cependant, ces critères ne s'appliquent pas à une espèce par définition : certaines espèces peuvent avoir des effets néfastes par leur présence au sein de certaines cultures mais être peu impactantes dans d'autres, ou encore entraîner un préjudice agricole mais avoir d'autres vertus, alimentaires ou comme habitat pour les insectes par exemple. Leur valeur peut également être simplement esthétique, puisque de nombreuses adventices sont prisées pour leur valeur paysagère (Bretagnolle and Gaba, 2015), particulièrement les messicoles (Figure 1.1). Une définition, qui ne permet pas forcément d'extraire une liste d'espèces adventices, mais qui prend ces aspects en compte, est celle de Buchholt en 1967 : « toute plante poussant là où elle n'est pas désirée ». Dans cette thèse **on parlera d'adventice pour désigner toute espèce végétale spontanément présente dans une culture.**



Figure 1.1 Valeur esthétique et paysagère des adventices messicoles sur le Causse du Larzac. Photo par F. Geller-Grimm.

Dans son ouvrage remis à jour en 2014, «Mauvaises herbes des cultures», l'ACTA (Association de coordination technique agricole) recense 220 espèces d'adventices communes dans les agroécosystèmes de France métropolitaine. Jauzein (2001) recense en tout 1200

espèces adventices en France, dont 400 à 500 espèces sont naturalisées. En revanche, seul le quart de ces espèces posent des problèmes de désherbage, démontrant encore une fois que l'on ne peut pas exclusivement définir les adventices par les problèmes qu'elles causent au sein des cultures.

1.2 Chute de la diversité des adventices depuis la seconde moitié du XX^{ème} siècle

Cette biodiversité végétale est en fort déclin depuis la deuxième moitié du XX^{ème} siècle, notamment en France (Fried et al., 2009), en Allemagne (Meyer et al., 2013), dans la péninsule ibérique (José-María et al., 2010) ou à l'échelle de l'Europe. Richner et al. (2015) ont montré que ce déclin se manifeste notamment par la perte d'environ 20% des espèces entre l'Après-Guerre et 2014 (Figure 1.2). Ce déclin est en partie dû à la perte des espèces les plus spécialisées (Meyer et al., 2013) mais aussi des messicoles, dont un quart est considéré comme en voie de raréfaction (Jauzein, 2020).

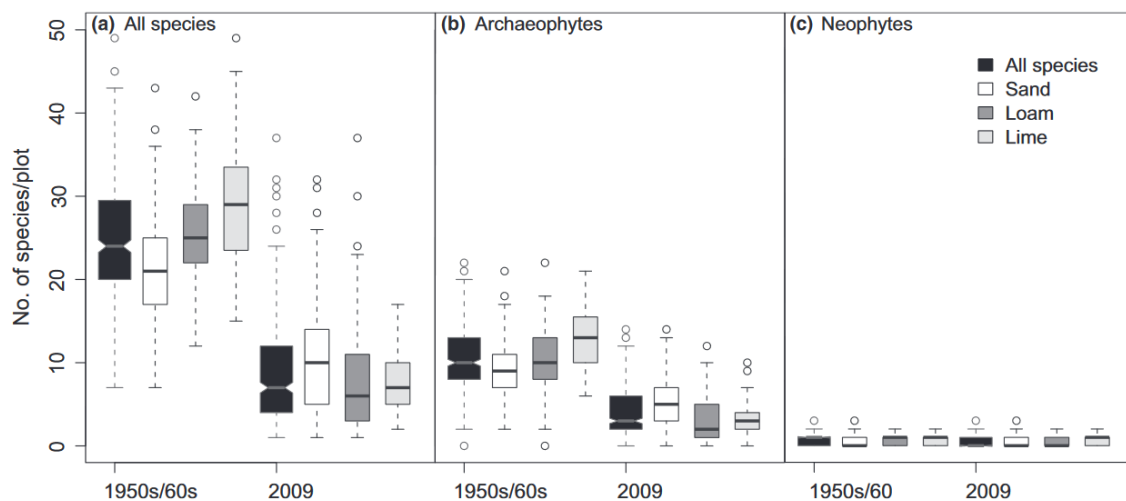


Figure 1.2 Déclin de la diversité des adventices entre les années 1950-60 et 2009 en Allemagne, issu de l'article de Meyer et al. (2013). La diversité des espèces néophytes n'a pas diminué contrairement à celles des archéophytes ou à la diversité totale.

Cette chute de la diversité et de l'abondance des adventices est liée à la seconde révolution agricole après la Seconde Guerre mondiale, entraînant l'intensification des pratiques agricoles (Emmerson et al., 2016). La seconde révolution agricole se définit par une motorisation, une mécanisation et une chimisation de l'agriculture (Mazoyer and Roudart, 2017). Ces trois leviers techniques ont notamment entraîné une augmentation de la taille des exploitations agricoles, et donc la suppression de nombreuses haies, une spécialisation

des régions dans certaines productions agricoles, diminuant la diversité paysagère, et surtout, une utilisation massive des engrais chimiques et des produits phytosanitaires pour la protection des plantes. Ce dernier effet est considéré comme majoritairement responsable du déclin de la biodiversité végétale en milieu agricole (Bretagnolle and Gaba, 2015), mais aussi du déclin de nombreuses espèces animales comme les oiseaux des champs (Rigal et al., 2023) ou les insectes floricoles (Potts et al., 2010). Les effets peuvent être directs, via la létalité des molécules sur les organismes, ou indirects via la diminution de ressources causée par le déclin des espèces végétales (Scheper et al., 2014). La fertilisation a entraîné une homogénéisation des communautés adventices vers des espèces tolérantes à l'azote et la disparition d'espèces spécialistes de milieux contraints, tandis que les herbicides ont entraîné le déclin et la raréfaction de nombreuses espèces (Andreasen et al., 1996; Fried et al., 2009; Meyer et al., 2013). Finalement, s'ajoute aujourd'hui à ce déclin un nouveau défi pour le maintien de la diversité des adventices : le changement climatique, dont les effets sur la composition des adventices en France ont déjà été démontrés à une échelle temporelle de 30 ans (Bopp, 2023) mais aussi plus courte, en seulement 8 ans, entre 2013 et 2021 (Poinas et al., 2023b).

1.3 Les cultures pérennes : des agroécosystèmes favorables à la présence de la biodiversité adventice

Malgré ce fort déclin, la situation de la biodiversité adventice n'est pas similaire dans toutes les parcelles agricoles : les agroécosystèmes à base de plantes pérennes présentent en effet un important potentiel pour accueillir de hauts niveaux de biodiversité végétale (Jauzein, 2020), notamment sur l'inter-rang non cultivé, qui peut occuper entre la moitié et les deux tiers de la surface d'une parcelle. En région méditerranéenne, les trois espèces historiquement cultivées composant la « triade méditerranéenne » sont le blé, la vigne et l'olivier. Le rôle culturel, économique et patrimonial de ces espèces (Biasi et al., 2012) et le potentiel des agroécosystèmes pérennes à abriter une importante biodiversité justifient de s'intéresser aux vignes et oliveraies en tant qu'agroécosystèmes clé pour l'étude des adventices. Cependant, si les parcelles viticoles peuvent abriter des espèces végétales rares (Fried et al., 2009; Döring et al., 2019), il a été démontré que la richesse et l'abondance des espèces adventices étaient supérieures en parcelles oléicoles (Cohen et al., 2015). Ces différences sont dues au fait qu'en France les pratiques agricoles et les revenus générés par les deux filières ne peuvent être comparés ; la filière viticole étant largement plus professionnalisée que la filière oléicole : seul un quart des affiliés à France Olive sont des oléiculteur·ice·s professionnel·le·s (France Olive, 2021). Les pratiques viticoles sont généralement caractérisées par un recours plus élevé et fréquent

à la fertilisation, à l'utilisation de produits phytosanitaires et au travail du sol qu'en oléiculture (Cohen et al., 2015). Les parcelles viticoles gérées par la tonte plutôt que par le travail du sol abritent une plus grande abondance et diversité adventice (Fried et al., 2019), indiquant que les pratiques agricoles permettent de modifier, et donc gérer, cette biodiversité végétale. L'apparition de la pratique de tonte dans les vignes en Languedoc (Bopp, 2023), l'interdiction du Glyphosate sur l'inter rang viticole (ANSES, 2020) et l'augmentation de la part d'agriculture biologique, de 62 500 ha de vignes bio en 2013 à 170 800 ha en 2023 d'après l'*Agence française pour le développement et la promotion de l'agriculture biologique*, laissent à penser que dans le futur les vignes pourraient abriter encore plus de biodiversité végétale. Cette biodiversité adventice est depuis longtemps étudiée du point de vue taxonomique (Fried et al., 2009; Jauzein, 2001; Meyer et al., 2013). Afin de comprendre son rôle dans l'écosystème, il est crucial de se pencher sur son rôle dans le fonctionnement des agroécosystèmes en étudiant les traits des espèces adventices.

2 Les stratégies des adventices décrites par leurs traits fonctionnels

2.1 L'approche fonctionnelle

Dans cette thèse, nous utilisons l'approche fonctionnelle afin d'étudier les relations entre traits et fonctions des adventices, en lien avec les services écosystémiques rendus par la biodiversité (Lavorel et al., 2013). L'approche fonctionnelle consiste à décrire les espèces par leurs traits fonctionnels, qui sont des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques mesurables au niveau de l'individu uniquement, et qui varient selon des gradients environnementaux ou temporels (Violle et al., 2007). Ces traits fonctionnels sont liés à au moins un des aspects de la valeur sélective des espèces : survie, reproduction ou croissance, et ont un impact sur la capacité de l'individu à perdurer dans des conditions particulières. Cette approche permet d'étudier les espèces via leurs caractéristiques, en les reliant à des fonctions clés dans l'écosystème, et complète l'approche taxonomique, consistant à identifier les espèces. Par exemple, pour les plantes, il est possible de faire un inventaire botanique en recensant la présence et l'abondance de chaque espèce. On peut également mesurer leurs traits fonctionnels, comme la symétrie des corolles liée à l'accessibilité du pistil pour les insectes floricoles, ou la hauteur moyenne de chaque espèce, liée à leur capacité à capter la lumière (Figure 1.3).

Ces traits sont mesurés à l'échelle de l'espèce, mais ils peuvent être calculés à l'échelle



	Approche taxonomique	Approche fonctionnelle
	<i>Medicago minima</i>	Fleur zygomorphe 11 cm
	<i>Diplotaxis eruroides</i>	Fleur actinomorphe 25 cm

Figure 1.3 Comparaison des approches taxonomique et fonctionnelle.

de la communauté, *via* la valeur moyenne du trait étudié au sein d'une communauté, pondérée par l'abondance des espèces (community weighted mean : CWM) (Garnier et al., 2004), sa variance (community weighted variance: CWV) (Sonnier et al., 2010) ou encore diverses métriques de diversité fonctionnelle (Villéger et al., 2008). Afin de comprendre comment l'environnement modifie la structure fonctionnelle des communautés et de comprendre comment cette structure fonctionnelle modifie les fonctions de l'écosystème, le cadre traits de réponse et traits d'effets a été développé en distinguant ces deux types de traits. Les traits de réponse sont affectés par l'environnement et sont modifiés par les conditions environnementales comme le climat, le sol ou les interactions biotiques. Ils permettent aux espèces de survivre, se reproduire et se disperser dans des conditions données. Les traits d'effets, en revanche, affectent le fonctionnement de l'écosystème en modifiant les réponses des espèces et des communautés (Lavorel and Garnier, 2002). Dans les faits, les traits de réponse et d'effet sont souvent les mêmes traits. Ainsi, les traits fonctionnels permettent de décrire à la fois les réponses des communautés végétales aux conditions agri-environnementales mais aussi l'effet de ces communautés sur l'écosystème (Figure 1.10). Ce cadre a été utilisé dans les agroécosystèmes car il permet de comprendre l'effet des pratiques agricoles ou du pédoclimat sur les traits fonctionnels des adventices et donc le fonctionnement de ces communautés (Kazakou et al., 2016; Gaba et al., 2017).

2.2 Les filtres des agroécosystèmes méditerranéens

Les espèces s'assemblent à l'échelle des communautés via différents filtres abiotiques et biotiques qui déterminent leur composition en espèces (Keddy, 1992). Les traits fonctionnels de réponse des espèces sont donc sélectionnés par des filtres successifs, déterminant ainsi la composition taxonomique et fonctionnelle de la communauté, composée d'espèces avec des stratégies écologiques adaptées aux contraintes environnementales et biotiques (Booth and Swanton, 2002). Plus les contraintes écologiques sont fortes, plus le filtrage des espèces est important, résultant en une richesse spécifique plus basse et une homogénéisation fonctionnelle des communautés (MacLaren et al., 2020)(Figure 1.4).

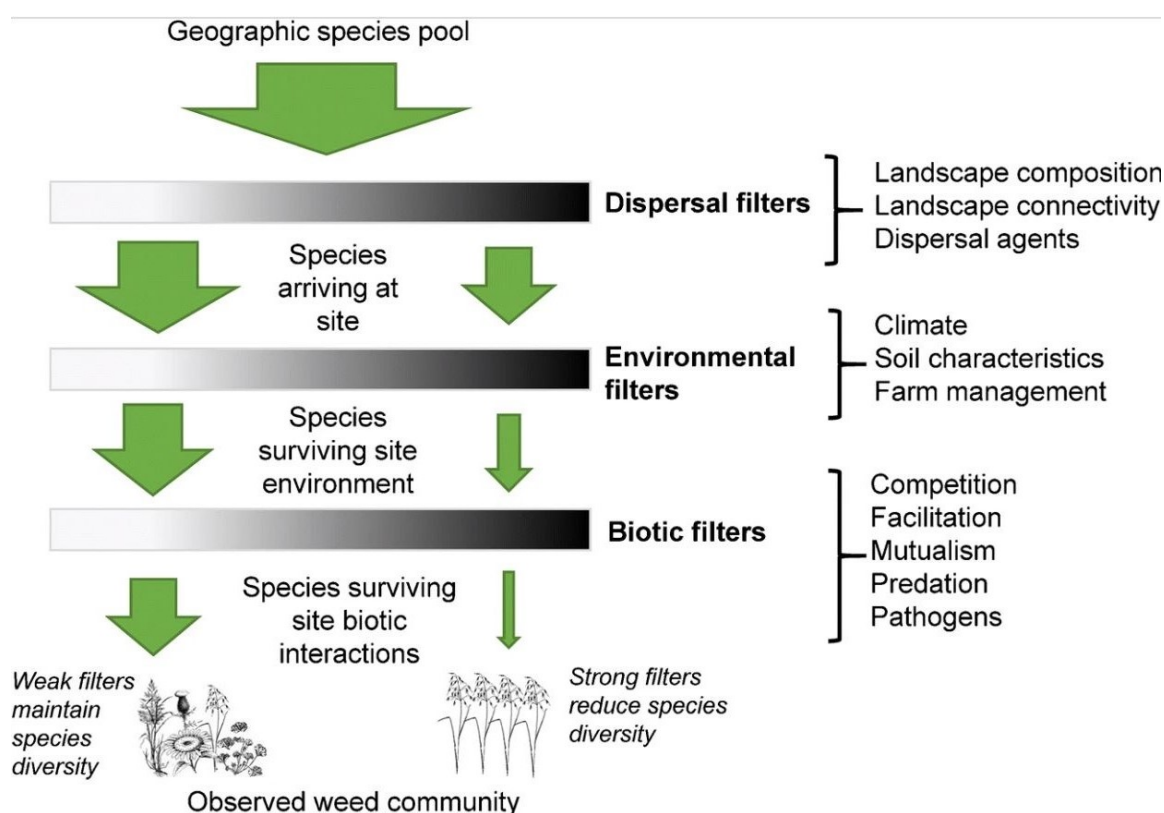


Figure 1.4 Figure tirée de MacLaren et al. (2020). Théorie des filtres appliquées aux adventices. La couleur des barres représente la force de la sélection du filtre. Les flèches les plus larges indiquent un plus grand nombre d'espèces passant le filtre.

A une échelle globale, les conditions climatiques et édaphiques influencent fortement les traits des plantes et filtrent conjointement les espèces, notamment en termes de taille et de traits foliaires liés à l'acquisition des ressources (Díaz et al., 2016). Les biomes méditerranéens sont caractérisés par leur climat tempéré de type CSa ou CSb selon la classification de Köppen-Geiger, avec des hivers relativement humides et de fortes sécheresses et températures estivales (Beck et al., 2018), ainsi que par des sols assez

pauvres en nutriments. La sécheresse estivale représente le filtre le plus contraignant en contexte méditerranéen pour les espèces végétales qui peuvent adopter une stratégie de tolérance au stress hydrique. Cette stratégie sélectionne un pool d'espèces à la croissance plus lente et à l'acquisition de ressources peu efficace, mais qui ont la capacité à subsister à la période estivale sèche (Garnier et al., 2019). Ces espèces ont des valeurs de densité et de masse surfacique foliaires élevées et une faible teneur en azote des feuilles, entraînant une faible efficacité des feuilles pour réaliser la photosynthèse, mais permettant d'éviter les fortes pertes en eau (Thompson, 2020) (Figure 1.5). Une autre stratégie pour subsister dans un milieu aussi contraint est l'évitement de la période d'aridité via un cycle de vie soit thérophyte, se terminant avant l'été, soit géophyte, avec une dormance estivale (Thompson, 2020). La plupart des adventices se situent plutôt dans cette catégorie puisque la perturbation qu'elles subissent due aux pratiques agricoles ne permet pas aux espèces avec des stratégies complètement stress-tolérantes de subsister.

Pour les espèces adventices, en plus des filtres environnementaux à laquelle toutes les espèces du pool régional méditerranéen font face, s'ajoutent les filtres agricoles. Le travail du sol, le désherbage chimique, et la fertilisation réduisent la richesse en homogénéisant les communautés adventices, ainsi que leur biomasse (Baessler and Klotz, 2006; Guerra et al., 2022; Meyer et al., 2013). Les agroécosystèmes à base d'espèces pérennes comme les vignes ou les vergers sont caractérisés par des niveaux de perturbation plus bas que les agroécosystèmes annuels, avec des quantités d'herbicides et de fertilisants plus faibles. Les adventices sont majoritairement gérées par le travail du sol, mais la pratique de l'enherbement, consistant à semer des espèces de couverture ou à laisser pousser les adventices sur une partie ou l'ensemble des inter-rangs, se développe : 45% des exploitations viticoles la pratiquaient en 2013 (Agreste, 2022). Le travail du sol, qui détruit toute la biomasse adventice, aérienne et souterraine, sélectionne des communautés composées d'espèces avec un cycle de vie rapide, permettant de se reproduire entre deux destructions et investissant peu dans leurs tissus. En revanche, la tonte, qui détruit seulement les parties aériennes, exerce une perturbation plus faible sur les adventices (Kazakou et al., 2016), permettant à une plus grande diversité d'espèces de s'installer, incluant des espèces inféodées au milieu prairial (Bopp et al., 2022b; Hall et al., 2020). Par exemple, la tonte de l'inter-rang viticole favorise la présence de *Medicago minima*, une espèce représentative de prairies selon la classification Natura 2000 (Guerra et al., 2022), qui est aussi une des espèces les plus communes dans les parcelles viticoles tondues. Enfin, la fertilisation est aussi une pratique connue pour filtrer les traits des communautés adventices, en sélectionnant les espèces qui arrivent à utiliser efficacement les ressources azotées (Figure 1.6).

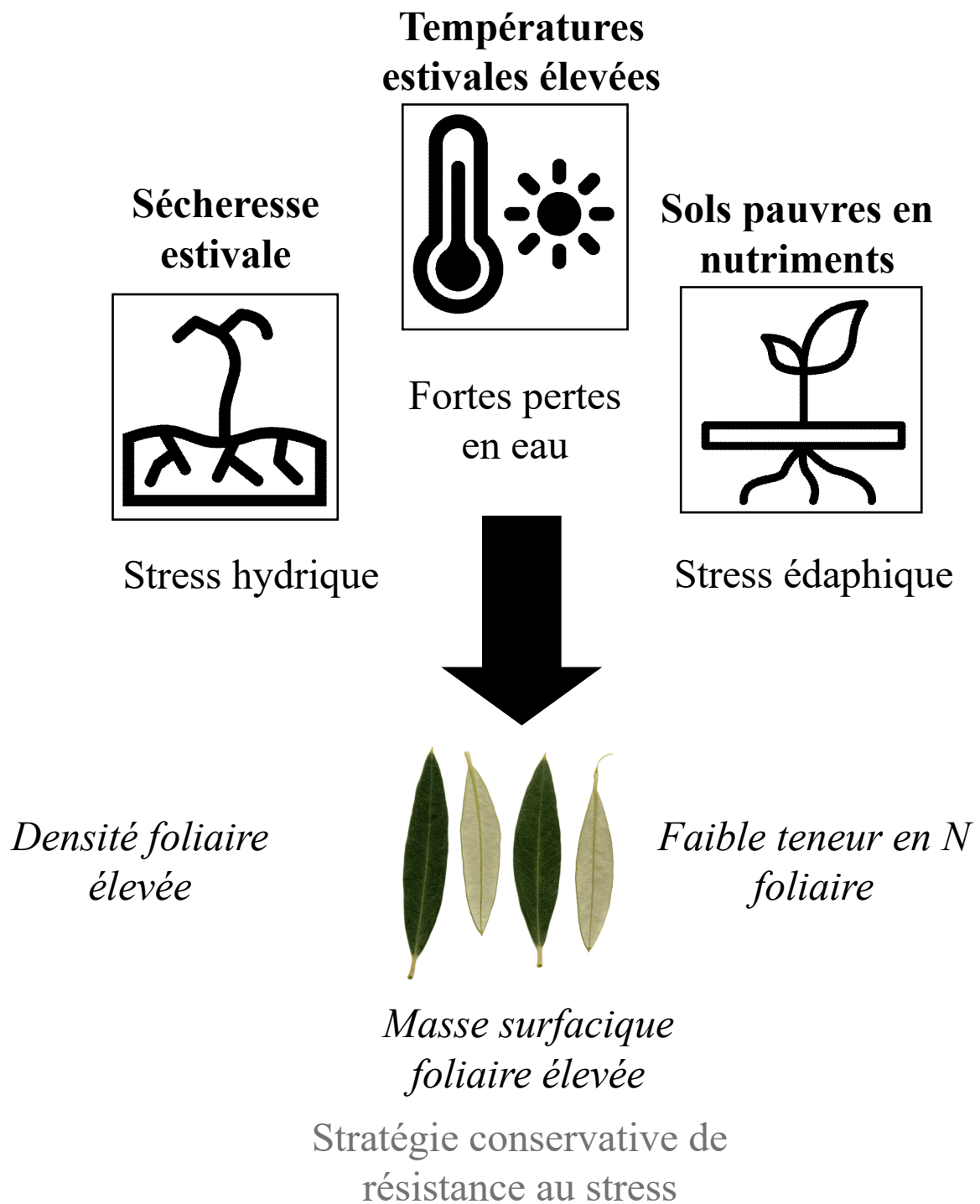


Figure 1.5 Exemple de trois filtres environnementaux et de leurs effets sur la structure fonctionnelle des communautés végétales d'après les travaux de Thompson (2020); Riva et al. (2016)

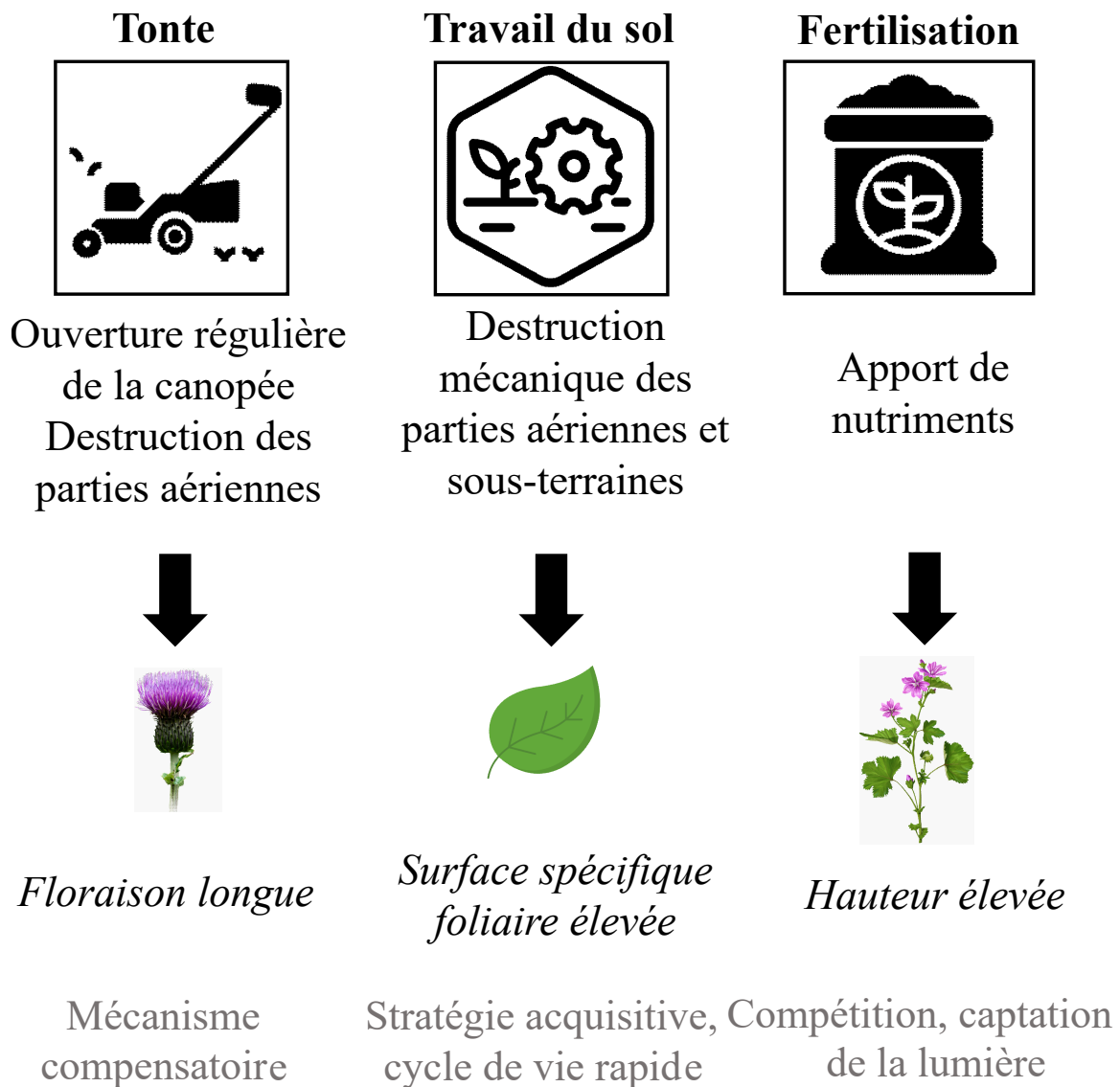


Figure 1.6 Exemple de quatre pratiques agricoles et d'un de leurs effets sur la structure fonctionnelle des communautés adventices d'après les travaux de Bopp et al. (2022b); Hall et al. (2020); Kazakou et al. (2016)

2.3 Les stratégies des adventices décrites par leurs traits foliaires

Les adventices vivent dans des milieux par définition fortement perturbés, ce qui fait de ces plantes des modèles d'intérêt écologique. Pour comprendre la manière dont elles passent les filtres environnementaux pour survivre au sein de parcelles agricoles fréquemment labourées, amendées et/ou désherbées, il est primordial de comprendre leur stratégie écologique via l'étude de leurs traits fonctionnels particuliers. Le modèle historique pour comprendre les stratégies écologiques des plantes est le triangle CSR de Grime (1974) (Figure 1.7). Ce modèle définit les stratégies des espèces en réponse à deux facteurs : la perturbation, définie par la destruction de tout ou partie des individus et le

stress, défini par la limitation des ressources. Grime suppose qu'en présence de stress et en l'absence de perturbation les plantes développent une stratégie dite stress-tolérante (S), qui consiste à consommer peu de ressources en étant de petite taille et avec une croissance lente. En l'absence de stress et de perturbation les plantes développent une stratégie dite compétitive (C) qui consiste à préempter les ressources par un étalement latéral sous-terrain et de surface et une haute stature. Enfin en présence de fortes perturbations mais en l'absence de stress les plantes adoptent une stratégie dite rudérale (R) qui permet un renouvellement rapide de l'espèce avec une germination et une croissance rapide, ainsi qu'une allocation rapide des ressources vers les graines. C'est cette dernière stratégie, axée sur l'acquisition des ressources et un cycle de vie rapide, qui est majoritairement adoptée par les adventices et qui leur permet de survivre aux importantes perturbations représentées par les pratiques agricoles. Cependant, selon les agroécosystèmes et donc des pratiques agricoles, les adventices peuvent également exprimer des stratégies compétitives (Kazakou et al., 2016; MacLaren et al., 2020; Fried et al., 2022) (Figure 1.7) mais aussi devenir plus stress-tolérantes sous l'effet du changement climatique (Bopp, 2023; Poinas et al., 2023b).

Le spectre d'économie foliaire décrit par Wright et al. (2004) a permis de comprendre le rôle des traits foliaires dans les stratégies écologiques des plantes en lien avec l'acquisition des ressources. Les auteur.ice.s ont décrit un continuum de stratégie entre les plantes à partir des traits foliaires, entre une stratégie dite « acquisitive », plutôt liée aux stratégies C et R et « conservative », plutôt liée à la stratégie S. Les feuilles « acquisitives » permettent un rapide retour sur le coût de construction en nutriments, avec une surface spécifique foliaire élevée permettant une photosynthèse efficace, mais ont une durée de vie courte. Les feuilles « conservatives », au contraire, ont un retour d'investissement plus lent, une surface spécifique foliaire plus basse mais une durée de vie plus longue. D'autre part, la hauteur de la plante et des traits des graines comme leur poids ou leur nombre permettent également de décrire les stratégies des plantes, liées à leur dispersion ou à la captation des ressources (Westoby, 1998). Díaz et al. (2016) ont travaillé sur un jeu de données mondial portant sur plus de 40 000 espèces de plantes et ont décrit un spectre global de fonctionnement des plantes en deux axes, composés de six traits covariant ensemble. Le premier axe est lié à la taille des plantes et à leur capacité de dispersion : les plantes les plus grandes produisent les graines les plus lourdes et ont donc de plus faibles capacités de dispersion. Le second axe est lié à l'économie foliaire décrite précédemment opposant les feuilles acquisitives *vs* conservatives. Cet axe est également lié à d'autres fonctions importantes comme la défense, la digestion ou la décomposition : les feuilles conservatives ont une teneur en matière sèche, en fibres ou en lignine élevées, c'est-à-dire qu'elles sont moins rapidement

digérées et décomposées (Bumb et al., 2018).

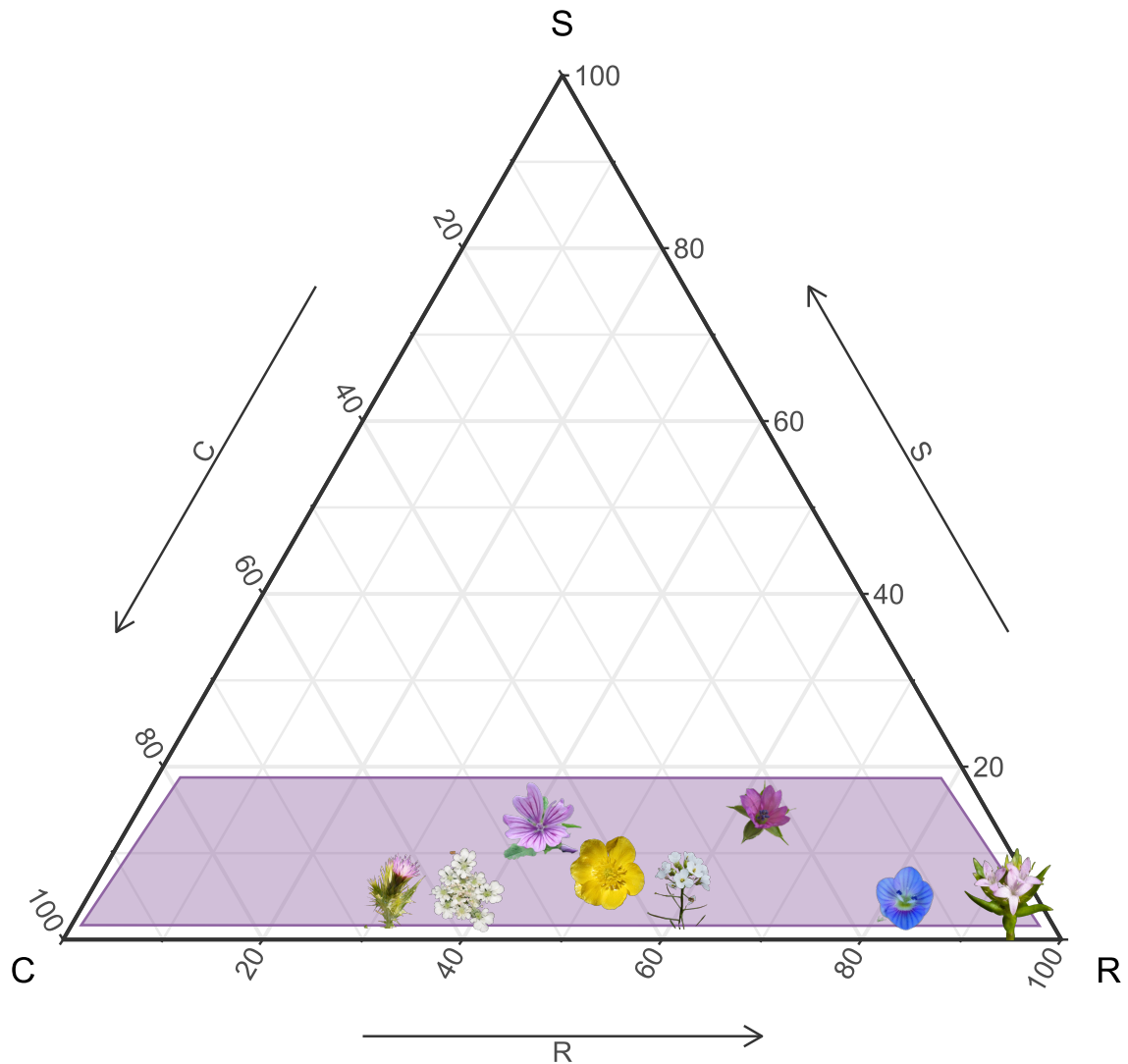


Figure 1.7 Triangle CSR de Grime avec l'espace fonctionnel majoritairement occupé par les adventices, inspiré de MacLaren et al. (2020). 8 espèces étudiées dans cette thèse ont été placées sur le graphique, leurs coordonnées de scores CSR ont été calculées avec la méthode de (Pierce et al., 2017). De gauche à droite : *Carduus pycnocephalus*, *Torilis arvensis*, *Malva sylvestris*, *Ranunculus bulbosus*, *Diplotaxis erucoides*, *Geranium dissectum*, *Veronica persica* et *Sherardia arvensis*

Plus récemment les stratégies des adventices ont été étudiées du point de vue des traits fonctionnels, notamment dans le but de comprendre les services qu'elles peuvent rendre, ou de comprendre quels traits entraînent des pertes agricoles (Storkey and Neve, 2018). Un "syndrome adventice" a été décrit, permettant de rajouter aux définitions traditionnelles des adventices une définition qui prend en compte leurs valeurs de traits et leurs positionnement sur le spectre de fonctionnement des plantes (Bourgeois et al., 2019). Ce syndrome se caractérise par une dominance de la forme de vie théorphyte, par

une surface foliaire spécifique (SLA) plus élevée, c'est à dire par des feuilles qui ont une stratégie acquisitive (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) et par une floraison plus précoce et plus longue. Cependant Bourgeois et al. (2019) ont aussi montré que la majorité de l'espace fonctionnel occupé par les adventices et les espèces non-adventices se chevauchent : de nombreuses espèces que l'on ne retrouve pas actuellement parmi les adventices ont la capacité à en devenir, selon les conditions environnementales. Réciproquement, toutes les adventices n'expriment pas des stratégies complètement rudérales, à cause de la variation de l'intensité des pratiques (Fried et al., 2022). Par exemple Guerra et al. (2022) ont montré que, dans des parcelles viticoles, l'usage d'herbicide favorise la présence de deux espèces avec un important taux de matière sèche (LDMC) dans les feuilles : *Bromus madritensis* et *Sonchus asper*. La LDMC est liée à des stratégies S ou C, tandis que le travail du sol favorise *Diplotaxis erucoides* ou *Veronica persica*. Ces deux espèces ont une LDMC faible et des stratégies rudérales (Figure 1.7).

L'étude des réponses des adventices aux facteurs environnementaux a permis de comprendre leurs stratégies écologiques et de les décrire, notamment via l'étude de leurs traits foliaires. Cependant, d'autres études récentes cherchent à étendre les connaissances sur les stratégies des plantes en investiguant le rôle d'autres organes dans la variation globale des traits des plantes, comme les racines (Roumet et al., 2016) ou les fleurs (E-Vojtkó et al., 2022; B. Lanuza et al., 2023), bien que ces connaissances soient encore parcellaires et n'aient pas encore été appliquées aux espèces adventices.

2.4 Les traits floraux en lien avec les stratégies des plantes

Les traits floraux sont de plus en plus étudiés (E-Vojtkó et al., 2020), mais ils restent beaucoup moins connus et plus difficiles à relier aux stratégies écologiques que les traits foliaires. Or, on sait qu'ils répondent aussi aux conditions environnementales, notamment en termes de phénologie (Bourgeois et al., 2019). Récemment, Roddy et al. (2021) ont proposé un spectre d'économie florale, ou floral economics spectrum (FES), à l'image du Leaf economics spectrum (LES) décrit précédemment, permettant de distinguer différentes stratégies dans les coûts de construction et de maintien des fleurs. Le FES permet de définir les stratégies à partir de trois traits : la durée de vie de la fleur, sa taille et sa masse surfacique florale. On pourrait ainsi distinguer de grandes fleurs peu coûteuses à fabriquer avec une courte durée de vie, de petites fleurs coûteuses à fabriquer avec une longue durée de vie ou encore des petites fleurs peu coûteuses à fabriquer et avec une courte durée de vie. Cependant, ce cadre conceptuel n'a pas encore été testé puisqu'il a été proposé récemment. De même, les relations entre ces trois traits et les traits directement liés aux stratégies des plantes n'ont encore jamais été explorées. Explorer le lien, méconnu,

entre les fleurs et les autres organes permettrait de comprendre les stratégies des plantes de façon intégrée au niveau de la plante entière. On peut supposer que les stratégies CSR, liées au spectre global de variation des plantes, sont reliées à l'investissement des plantes dans les structures florales. Par exemple, on peut faire l'hypothèse que les stratégies proposées par Roddy et al. (2021) dans le cadre du FES sont liées aux stratégies CSR : (1) produire de grandes fleurs peu coûteuses pourrait être analogue à la stratégie C de captation rapide des ressources, (2) produire de petites fleurs avec une longue durée de vie pourrait être lié à une stratégie S nécessitant du temps pour la fabrication de l'organe et enfin (3) produire de petites fleurs peu coûteuses serait liée à des stratégies R, de fabrication rapide des organes afin de terminer rapidement son cycle de vie. Or, une récente publication par E-Vojtkó et al. (2022) a montré que, sur deux jeux de données différents, les traits floraux et foliaires étaient indépendants (Figure 1.8). Peu d'études ont analysé ce lien entre traits floraux et traits foliaires, et aucune en contexte adventices. En réalité, les traits floraux ont majoritairement été étudiés dans le cadre de leur relation aux insectes et afin de déterminer l'attractivité d'une espèce ou d'une communauté pour les pollinisateurs. Les adventices, elles, ont surtout été étudiées dans la perspective de leur compétition potentielle avec les cultures. Ainsi, les traits floraux des adventices n'ont jamais été explorés, et les connaissances sur les relations entre pollinisateurs et traits floraux sont essentiellement circonscrites aux espèces et aux milieux prairiaux.

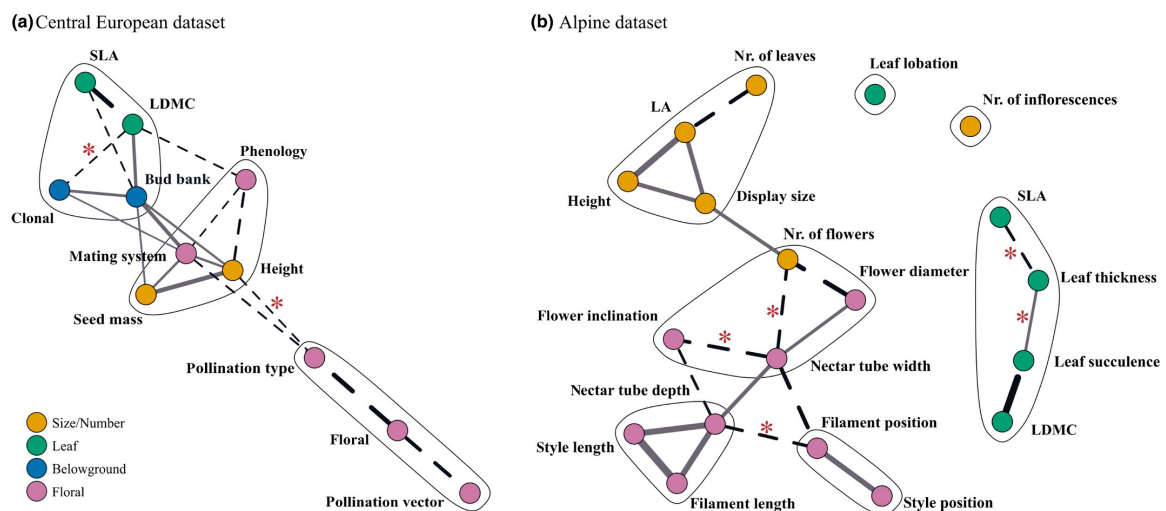


Figure 1.8 Réseaux de corrélations entre traits du jeu de données (a) d'Europe centrale et (b) alpin. Les traits fortement inter-corrélés sont entourés en noir. Les lignes pleines indiquent les corrélations significatives positives et les lignes en pointillés indiquent les corrélations significatives négatives. La largeur de la ligne est proportionnelle à la force de la corrélation au sein de chaque réseau. La figure est tirée de E-Vojtkó et al. (2022).

La présence et la diversité des pollinisateurs est déterminée par l'abondance et la

diversité des fleurs dans le milieu (Ebeling et al., 2008; Fründ et al., 2010). Cependant, les fleurs ont des morphologies et fournissent des ressources très différentes, et ne sont pas toutes visitées et appréciées à égalité par les pollinisateurs. De même que les différents ordres, familles et genres de pollinisateurs ont des besoins différents et sélectionnent donc des fleurs différentes à visiter (Patiny, 2011). Les syndromes de pollinisation ont permis d'étudier l'évolution couplée entre morphologie florale et pollinisateurs. L'apport de l'écologie fonctionnelle a permis d'identifier plus finement les relations entre chaque trait floral et l'attractivité et/ou la richesse des pollinisateurs pour comprendre quels sont les déterminants de la visite d'une fleur. La plupart de ces études ont été menées en milieu prairial et plus rarement en bandes fleuries, mais rarement dans d'autres écosystèmes.

Les traits morphologiques floraux sont parmi les plus étudiés car ils conditionnent la détection des fleurs par les insectes dans le paysage et donc, la visite et la pollinisation. De plus, ce sont les plus simples à mesurer. L'aire florale est probablement le trait le plus instinctif lorsque l'on s'intéresse à l'attractivité des fleurs. Elle peut être mesurée de différentes manières selon les études, par son diamètre, son aire ou encore sa surface étalée après dissection (Roddy et al., 2021). Rowe et al. (2020) ainsi que Tuell et al. (2008) ont trouvé que, quel que soit le régime alimentaire des abeilles ou leur taille, il y avait toujours une relation positive entre l'aire florale et la fréquence d'interactions avec les abeilles. Ce lien a également été mis en avant dans des études qui s'intéressent aux autres catégories de pollinisateurs comme les Diptères, les Lépidoptères et les Coléoptères (Hegland and Totland, 2005), mais aussi aux autres consommateurs de fleurs comme les guêpes prédatrices ou parasitoïdes (Lundin et al., 2019). La hauteur de la fleur est également positivement reliée à la fréquence d'interactions (Lázaro et al., 2013) et à la diversité des espèces de pollinisateurs (Fornoff et al., 2017). Or, tous les pollinisateurs ne sont pas attirés par les mêmes traits : les fleurs les plus hautes semblent par exemple plus attractives pour les plus gros pollinisateurs que pour ceux de petite ou moyenne taille (Rowe et al., 2020). Cependant, cette relation n'est pas forcément toujours retrouvée puisque tous les pollinisateurs ne sont pas attirés par les mêmes valeurs de traits (Uyttenbroeck et al., 2017). Les couleurs des fleurs sont également des signaux majeurs, notamment pour les espèces spécialisées comme les abeilles oligolectiques, qui ne sont attirées que par certaines couleurs liées aux fleurs qu'elles butinent (Rowe et al., 2020), tandis que ces couleurs ont peu d'effets sur les espèces polylectiques. Une étude prenant en compte tous les ordres de pollinisateurs a montré que la fréquence de visite des pollinisateurs augmente avec la couleur blanche, diminue avec les couleurs bleue et violette et n'est pas impactée par la couleur jaune (Uyttenbroeck et al., 2017). La plupart des pollinisateurs échantillonnés étaient attirés par la couleur blanche, souvent liée à des familles de plantes où le nectar est facilement accessible comme les *Apiaceae* ou les *Caryophyllaceae*. Il est

possible que cette communauté soit composée d'espèces pollinisatrices peu spécialisées ou que cette tendance soit représentative des communautés de pollinisateurs en général. La diversité des couleurs est, quant à elle, positivement reliée à la fréquence de visites : des communautés végétales capables d'attirer les pollinisateurs spécialistes et généralistes attirent plus de pollinisateurs en général (Fornoff et al., 2017).

Les traits liés au nectar et au pollen, et directement aux apports alimentaires pour les pollinisateurs, déterminent aussi leur présence. La teneur en sucres du nectar (Fornoff et al., 2017) mais aussi la diversité des sucres composant le nectar (Goulnik et al., 2020) entraînent une plus grande fréquence de visites par les pollinisateurs. La quantité de nectar peut en revanche être négativement reliée aux visites, probablement car le nectar est alors plus dilué (Gallagher and Campbell, 2017). De même, la quantité de pollen, ressource majeure en protéines pour les larves, est positivement reliée à la visite par certaines abeilles (Rowe et al., 2020).

Les traits de phénologie, déterminant donc la disponibilité des fleurs pour les insectes, sont également importants. Les espèces fleurissant plus tardivement sont plus visitées que les espèces précoces (Hegland and Totland, 2005; Uyttenbroeck et al., 2017), peut-être parce que les espèces les plus précoces sont moins dépendantes des insectes pour leur reproduction.

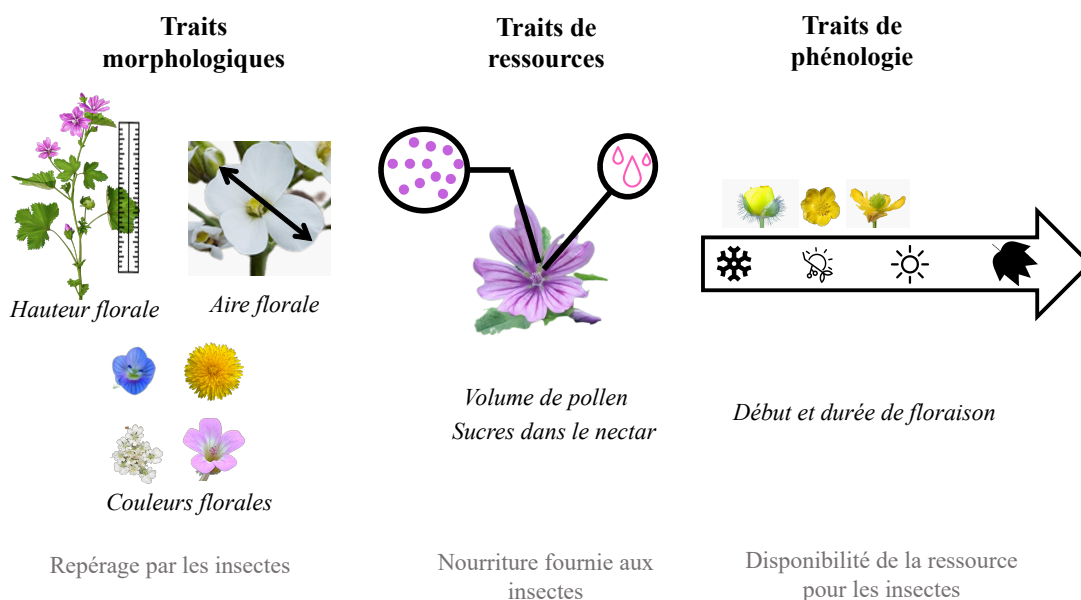


Figure 1.9 Exemples de traits floraux morphologiques, de nectar et pollen, et de phénologie et leur fonction pour les insectes.

Les relations trait par trait permettent de décortiquer les mécanismes d'attractivité des pollinisateurs (Figure 1.9) mais il est intéressant également d'étudier des indicateurs

multi-traits pour comprendre le rôle de la diversité fonctionnelle des plantes en général, sur les pollinisateurs. En général, les espèces qui ont des fleurs spécialisées et moins accessibles reçoivent moins de visites et de la part de moins d'espèces floricoles que les plantes produisant des fleurs généralistes (Fornoff et al., 2017; Lázaro et al., 2013; Hatt et al., 2019). Cependant, à l'échelle de la communauté, il semble que la diversité fonctionnelle des fleurs ait plutôt un effet bénéfique sur la diversité et la fréquence d'interactions des pollinisateurs, bien que ces résultats varient selon les études (Goulnik et al., 2020; Junker et al., 2015; Uyttenbroeck et al., 2017). En théorie, plus la diversité fonctionnelle florale est élevée, plus la possibilité d'attirer des pollinisateurs différents augmente, notamment si la communauté est composée d'espèces avec des périodes de floraison différentes. Cependant, si le paysage abrite majoritairement des communautés de pollinisateurs généralistes la diversité fonctionnelle florale peut faire diminuer la fréquence de visites, à cause de la présence des fleurs spécialisées souvent peu accessibles. Cela souligne l'importance de maintenir un paysage diversifié, qui abrite à la fois de la nourriture mais aussi des refuges et des zones de ponte pour tous les pollinisateurs, afin de maintenir la diversité végétale et des pollinisateurs, qui sont interdépendantes. L'homogénéisation fonctionnelle détectée chez les adventices via l'étude de leurs traits foliaires reste donc à explorer du point de vue des traits floraux, afin de comprendre quelles ressources florales les adventices peuvent représenter pour les pollinisateurs et tous les insectes floricoles des agroécosystèmes. Pour cela, il est important de comprendre comment les plantes investissent à la fois dans leurs organes végétatifs et floraux, et s'il existe des compromis entre les différents traits floraux et leurs fonctions.

Ainsi, les traits peuvent être étudiés en tant que traits de réponse, au climat méditerranéen ou aux pratiques agricoles, mais également comme traits d'effets via leurs liens avec l'attractivité des insectes floricoles par exemple. On peut donc **questionner la structure fonctionnelle des communautés adventices afin de comprendre leur rôle dans le fonctionnement des agroécosystèmes**, notamment pérennes, où elles occupent une grande place en terme d'occupation de l'espace de la parcelle.

3 Les adventices : des ressources alimentaires disponibles dans les paysages agricoles

3.1 Les services écosystémiques rendus par les adventices dans les agroécosystèmes à base de pérennes

Les services écosystémiques se définissent comme “la contribution des écosystèmes au bien-être humain, qui découle de l’interaction des processus biotiques et abiotiques” (Haines-Young and Potschin, 2010). Le rapport du Millennium Ecosystem Assessment commandé par les Nations Unies en 2000 (Assessment, 2003) a contribué à appuyer sur les liens entre biodiversité et agriculture. Ce rapport distingue quatre catégories de services : les services d’approvisionnement, permettant de produire des ressources, les services de régulation permettant le fonctionnement de l’écosystème, les services socioculturels pour les apports non matériels de la biodiversité à l’humanité et enfin les services de support permettant les trois autres catégories de service. Cependant, on peut également considérer la biodiversité comme un service écosystémique en soi, compte-tenu de son rôle essentiel pour l’ensemble des autres services (Cardinale et al., 2012).

La biodiversité des adventices en milieu agricole peut fortement contribuer à rendre des services (Zhang et al., 2007; Blaix et al., 2018), notamment dans les agroécosystèmes à base de plantes pérennes où la végétation spontanée occupe une importante place au sein de la parcelle cultivée (Demestihis et al., 2017; Winter et al., 2018). Ces milieux ont une temporalité qui permet à la végétation spontanée d’être présente pendant une grande partie de l’année sans gêner la production, voire en facilitant certaines opérations culturales, comme l’augmentation de la portance des sols en hiver par exemple (Garcia et al., 2018). L’importante biodiversité potentiellement accueillie par ces milieux, ainsi que la gestion moins perturbatrice comparé aux systèmes annuels, en fait des modèles idéaux pour étudier les services fournis par les adventices. Ces services peuvent être la diminution de l’érosion du sol (Garcia et al., 2018; Gómez et al., 2011), problème majeur en viticulture et potentiel en oléiculture (García-Ruiz, 2010), la diminution de la présence des ravageurs en favorisant les espèces auxiliaires (Daane et al., 2018) ou encore favoriser la pollinisation ou la présence de ressources florales dans les agroécosystèmes (Demestihis et al., 2017; Rotchés-Ribalta et al., 2023). Des études ont également montré que le maintien d’un couvert végétal et une situation de production économiquement viable sont entièrement compatibles (Daane et al., 2018).

Cependant bien qu’il y ait maintenant un consensus scientifique sur l’effet positif du maintien d’un couvert végétal, semé ou spontané, sur les services écosystémiques, et d’un effet délétère du travail du sol et des herbicides (Paiola et al., 2020; Giffard et al., 2022), le lien direct entre présence de biodiversité et service réalisé nécessite encore de futures études pour consolider les résultats actuels et mettre en évidence ces relations. En effet,

il est loin d'être évident de relier directement la présence de biodiversité dans la parcelle et la réalisation d'un service écosystémique. Le cadre trait-fonction-service suppose que l'on peut étudier les traits d'effets des espèces en lien avec la fonction qu'ils affectent comme proxy d'un service écosystémique visé (Damour et al., 2018)(Figure 1.10). Par exemple, dans la thèse de M-C. Bopp (2023), les relations entre traits fonctionnels des adventices des vignes, présence de bactéries nitrifiantes et processus de décomposition ont été étudiés. Elle a pu montrer que la gestion des adventices modifiait les traits racinaires, qui eux-mêmes impactent la présence de bactéries nitrifiantes dans le sol, liée à la fonction de décomposition et donc au service de fonctionnement du sol. Ce cadre permet de comprendre la réponse des traits aux conditions environnementales et leurs effets sur les fonctions de l'écosystème, utilisées comme proxy du service visé, sans l'évaluer directement. **Dans cette thèse nous appliquons ce cadre conceptuel à deux services : la fourniture de ressources fourragères pour le pâturage d'animaux domestiques et florale pour le maintien des insectes floricoles à l'échelle du paysage.**

3.2 Les adventices comme ressources fourragères

Le pâturage des adventices par les animaux domestiques est une pratique agricole innovante dans le contexte de la production agricole conventionnelle, bien qu'elle soit en réalité ancienne. Elle est susceptible de rendre des services écosystémiques, d'entraîner une réduction de l'usage des herbicides et/ou du travail du sol ainsi qu'une baisse de la mécanisation dans la parcelle. Cependant, la valeur fourragère et la quantité de biomasse réellement fournie par les adventices des vignes et oliveraies n'ont encore jamais été évaluées. La plupart des études disponibles se sont concentrées sur l'acceptabilité de cette pratique selon les agriculteur·ice·s, via des enquêtes sur les bénéfices et risques qu'ils perçoivent, plutôt que sur l'effet constaté de cette pratique sur les services. Une étude menée en Nouvelle-Zélande par Niles et al. (2018) a montré que les viticulteur·ice·s percevaient plus de bénéfices que de difficultés à mettre en place cette pratique, et que cela leur permettait de réduire les passages d'herbicides et de tonte, entraînant une diminution des coûts. L'impact sur le temps de travail dépend fortement de la modalité de pâturage choisie : dans le cas où l'agriculteur·ice acquiert des animaux, c'est plutôt une augmentation du temps de travail qui est constatée, tandis qu'en association avec un.e éleveur.euse c'est l'inverse (Paut et al., 2021; Schoof et al., 2021). Les viticulteur·ice·s ont une image positive de cette pratique, en tirent des bénéfices économiques et perçoivent parfois même une amélioration de la qualité de leurs sols, suite à une baisse de l'érosion et à un effet bénéfique sur la fertilité (Ryschawy et al., 2021; Schoof et al., 2021). La

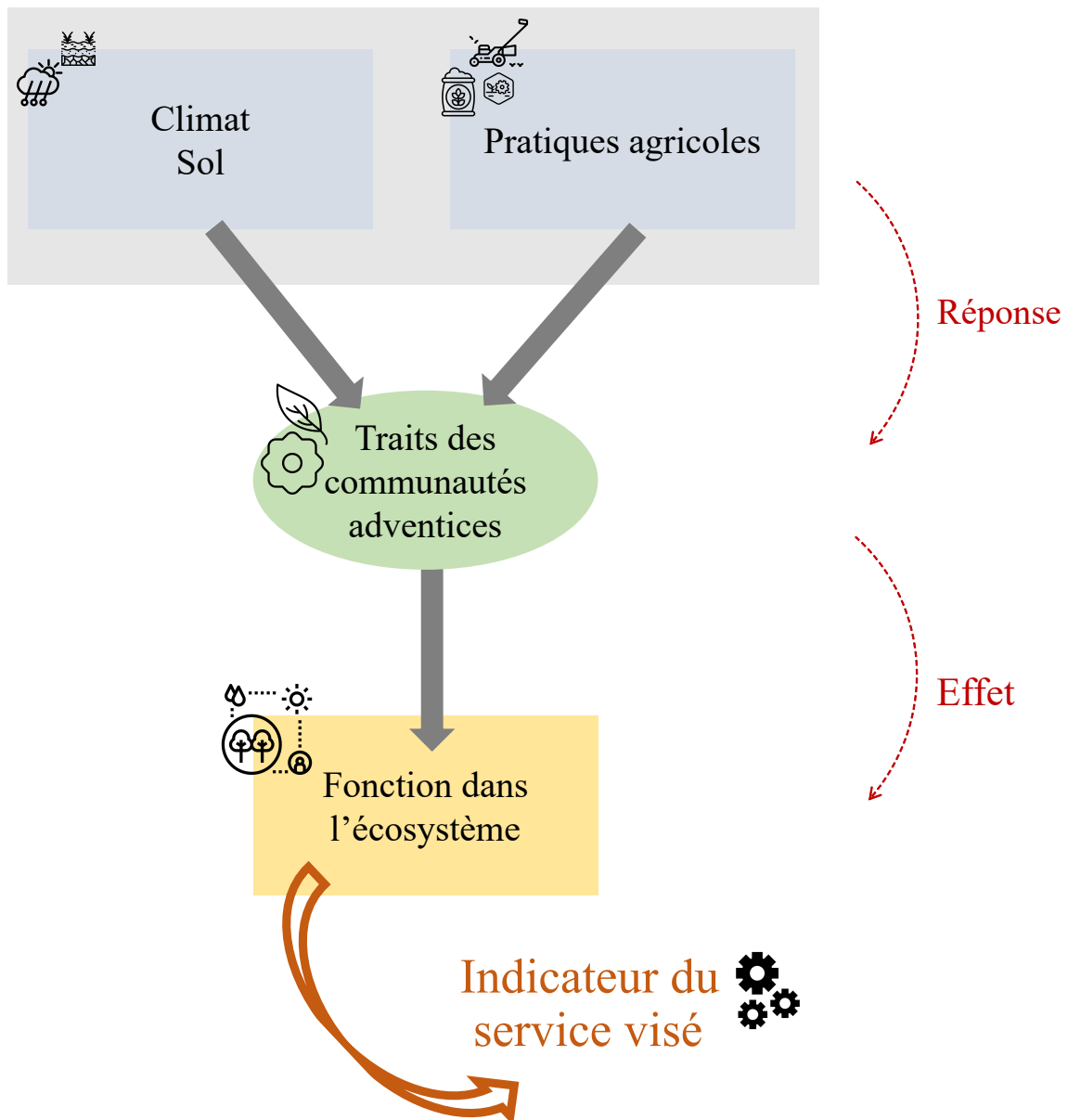


Figure 1.10 Schéma de cadre trait-fonction-service : les traits répondent aux conditions environnementales et modifient le fonctionnement de l'écosystème, que l'on peut utiliser comme proxy d'un service écosystémique (Damour et al., 2018).

réduction de l'usage des herbicides et du travail du sol, remplacés par le pâturage, est un fort avantage écologique apporté par cette pratique, de même que la réduction du risque de feu (Ryschawy et al., 2021). Le pâturage modifie à moyen terme la composition floristique et a donc possiblement un effet sur tous les services que la végétation peut rendre en milieu agricole.

Cette pratique présente, en revanche, de nombreux défis techniques, à commencer par la mise en lien entre les personnes concernées qui mobilise de nombreux acteurs.

L'arrivée des animaux dans la parcelle demande la mise en place, *a minima*, de clôtures qui prennent du temps à installer et la durée de pâturage des animaux doit être assez longue pour justifier la mise en place d'un tel dispositif. Il est nécessaire d'ajuster le nombre d'animaux et le temps de passage pour éviter un tassement du sol à cause du surpâturage. Enfin, le plus gros frein est la crainte de la consommation de la plante cultivée par les animaux. Pour cela, plusieurs méthodes sont mises en place comme l'apprentissage de l'aversion à la consommation de la plante par des méthodes chimiques (Fusté et al., 2014) ou des dispositifs informatisés de suivi des brebis (Gonçalves et al., 2021). Cependant, ce type de dispositif est coûteux et/ou peut engendrer des pollutions. D'autres méthodes sont étudiées, notamment l'augmentation de la hauteur du palissage en vignes, l'utilisation de races de brebis appropriées, de petite taille comme les Ouessant (Figure 1.11) ou encore la périodicité du pâturage, en dehors de la période de floraison et de fructification des cultures (Niles et al., 2018; Schoof et al., 2021). Également, d'autres animaux qui ont moins de risque d'endommager les cultures peuvent être utilisés, comme des poules ou des oies (Massaccesi et al., 2019; Paut et al., 2021).



Figure 1.11 Moutons de la race Ouessant pâturant dans une vigne palissée à 90cm de hauteur. Photo tirée de Schoof et al. (2021).

Aucune étude n'a encore quantifié l'ampleur actuelle de cette pratique en vignes et en vergers mais les nombreux articles, fiches techniques et projets menés par les chambres

d'agriculture ou le CERPAM sur ce sujet, comme BrebisLink ou VitiPasto, témoignent d'un intérêt réel et croissant pour la mise en place du pâturage dans les vignes ou les vergers. Plusieurs projets de recherche actuels se focalisent également sur cette pratique, qui a, en plus, un fort intérêt pour l'intégration agriculture-élevage à l'échelle du territoire. Désherber à l'aide de troupeaux était une pratique très commune jusqu'à la révolution industrielle de la deuxième moitié du 20^{ème} siècle et les préoccupations agroécologiques actuelles la remettent au goût du jour.

Il semble nécessaire d'évaluer les caractéristiques des adventices en tant que ressources fourragères, pour permettre et gérer la mise en place de cette pratique de plus en plus fréquente. Cette qualité fourragère de la végétation peut être évaluée à l'aide de plusieurs indicateurs, dont les principaux sont la digestibilité, définie comme la capacité d'un aliment à être digéré (Meyer, 2023). Cette propriété est positivement reliée aux matières azotées totales, qui sont les protéines brutes absorbées par le tube digestif, et négativement à sa teneur en fibres insolubles, provenant des parois cellulaires de l'aliment analysé, constituées de l'hémicellulose, la cellulose et la lignine (Meyer, 2023). Cette qualité fourragère répond aux filtres abiotiques, varie au cours de l'année et diminue au cours du cycle de vie des plantes : une plantule a une qualité fourragère supérieure à une plante au stade de floraison.

L'approche fonctionnelle est pertinente pour appréhender la qualité fourragère d'une communauté végétale et a été appliquée en prairies. Les traits fonctionnels des espèces composant la communauté déterminent à la fois sa qualité fourragère et la biomasse produite (Garnier and Navas, 2011). Les traits des espèces déterminant la qualité fourragère à l'échelle de la communauté sont notamment la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) mais aussi des tiges et des parties florales (Ansquer et al., 2009; Bumb et al., 2016), négativement liés à la qualité fourragère. Au contraire, la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur en azote des feuilles ou encore la quantité de thérophytes sont positivement liées à la digestibilité (Gardarin et al., 2014; Al Haj Khaled et al., 2006)(Figure 1.12). La SLA et la LDMC peuvent également influencer la production de biomasse (Chollet et al., 2014; Poorter and De Jong, 1999) même si cet effet n'est pas retrouvé dans toutes les études (Pontes et al., 2007). Les traits fonctionnels ont servi à la mise en place de typologie de prairies selon leur qualité fourragère, évaluée grâce à la LDMC des espèces de la communauté (Cruz et al., 2010), qui peut être utilisée pour évaluer la qualité fourragère des adventices des agroécosystèmes.

Un autre aspect important à prendre en compte pour évaluer la qualité fourragère et la possibilité de pâturage est la palatabilité et la toxicité des plantes. La palatabilité est souvent positivement corrélée avec la digestibilité, mais ce n'est pas le cas de la toxicité.

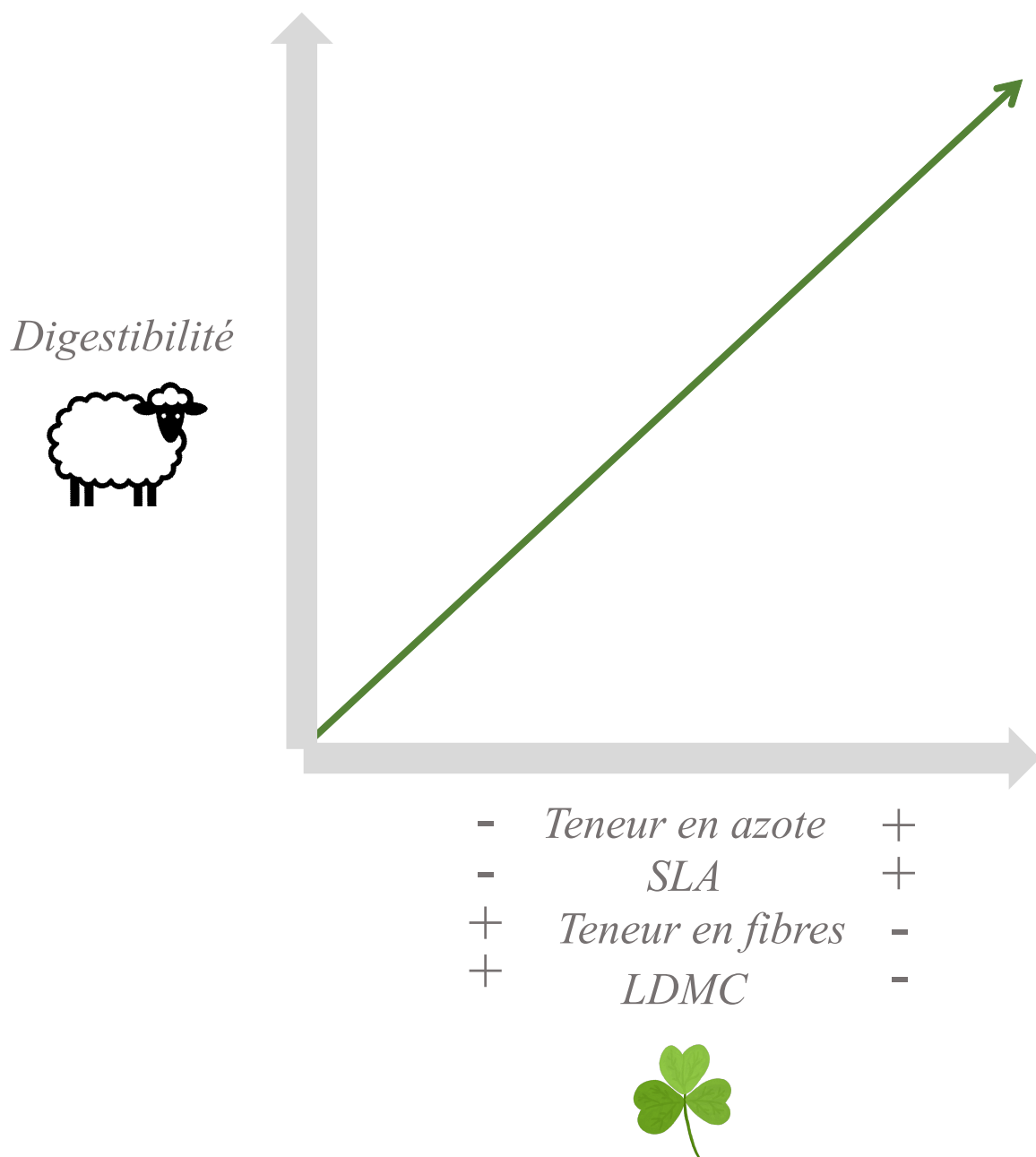


Figure 1.12 Relations théoriques entre la digestibilité et 4 traits fonctionnels. SLA : specific leaf area ou aire foliaire spécifique, LDMC : leaf dry matter content, teneur en matière sèche des feuilles.

Des espèces qui investissent dans des composés toxiques n’investissent pas forcément dans des défenses mécaniques, comme une teneur élevée en lignine. Ainsi, il est nécessaire de prendre en compte également la toxicité des espèces du couvert végétal afin d’évaluer son potentiel fourrager. Enfin, d’autres aspects comme la potentielle toxicité de plantes qui ont été traitées au cuivre est également à questionner dans l’optique de mettre en place un pâturage en inter-rang viticole ou en verger (Trouillard et al., 2021). **Ces**

ressources adventices peuvent donc représenter un potentiel de pâturage mais également, si le couvert est présent assez longtemps pour fleurir, des ressources florales non négligeable dans des paysages agricoles où la nourriture pour les pollinisateurs fait défaut (Baude et al., 2016).

3.3 Les adventices comme ressources florales

Le déclin de la richesse spécifique des adventices mais aussi la place majeure de plantes anémophiles dans les grandes cultures, qui représentent 44% de la SAU française en 2020 (Agreste, 2022), font des milieux agricoles des zones pauvres en ressource alimentaire pour les insectes floricoles (Baude et al., 2016). La pratique des bandes fleuries permet de fournir de la nourriture, des abris et des zones de ponte ou de nidification pour les insectes, afin de promouvoir des services comme la régulation des ravageurs ou la pollinisation des cultures. Cette méthode s'avère efficace : une récente méta-analyse a montré que le service de régulation des ravageurs est en moyenne 16% plus efficace dans les champs autour des bandes fleuries, mais que leur efficacité pour le service de pollinisation est plus variable et dépend notamment de la présence d'espèces pérennes (Albrecht et al., 2020). On trouve en général plus d'abondance et de diversité d'espèces d'insectes dans les bandes fleuries que dans les bordures de champs spontanées, même si cela dépend fortement des groupes d'espèces étudiés (Haaland et al., 2011), ainsi que de la gestion des parcelles avoisinantes (Pywell et al., 2007). Néanmoins, ces bandes fleuries peuvent être en partie composées d'espèces adventices telles que *Sonchus arvensis*, *Papaver rhoeas*, *Calendula arvensis* ou encore *Malva sylvestris* (Kowalska et al., 2022) : l'utilisation des espèces adventices pour rendre les services attendus de ces bandes fleuries semble donc pertinente. En effet, certaines des espèces les plus visitées par les abeilles sont des adventices communes, comme le bleuet (*Cyanus segetum*), la picride fausse-épervière (*Picris hieracioides*), les pissenlits (*Taraxacum spp*) ou le cirse commun (*Cirsium vulgare*) (Kuppler et al., 2023). Cependant, ces bandes fleuries sont parfois aussi composées d'espèces qui ne sont pas localement adaptées et donc difficiles à mettre en place. Favoriser la présence des espèces adventices déjà implantées est une autre solution pour promouvoir la biodiversité et les services en milieu agricole (Bretagnolle and Gaba, 2015), tout en réduisant les coûts de mise en place et le risque que les espèces semées ne s'implantent pas (Jiménez-Alfaro et al., 2020)(Figure 1.13). Balfour and Ratnieks (2022) ont même récemment démontré que quatre espèces adventices considérées comme néfastes par le United Kingdom Weed Act (1959) attireraient plus du double d'insectes floricoles, en diversité et en abondance, que des espèces conseillées pour favoriser les insectes floricoles dans le cadre des mesures agri-environnementales européennes comme les bandes fleuries. Les adventices jouent en effet

un rôle majeur dans la diète des insectes floricoles, particulièrement durant les périodes de famine où les cultures comme le tournesol ou le colza ne sont pas en période de floraison (Requier et al., 2015). En revanche, certaines espèces adventices très communes, comme *Medicago minima*, *Stellaria media* ou encore *Erodium cicutarium*, sont aussi très peu visitées par les abeilles (Kuppler et al., 2023). Ces espèces sont potentiellement visitées par d'autres insectes floricoles, comme les Diptères ou les Coléoptères, attirés par des caractéristiques florales différentes des Hyménoptères (B. Lanuza et al., 2023). Pour évaluer le potentiel des adventices à représenter des ressources florales importantes pour les insectes floricoles, il faut donc se pencher à la fois sur leurs traits floraux, méconnus comparés à ceux des espèces d'écosystèmes prairiaux, mais aussi aux effets de la gestion agricole sur ces ressources florales.

Bandes fleuries ou semis de couverts végétaux



- ✓ Espèces et composition sélectionnées précisément dans le but de rendre les services visés
- ✓ Espèces à possible valeur patrimoniale (messicoles)

- Coût de mise en place et d'entretien
- Risque d'échec à la mise en place
- Espèces pas forcément adaptées aux besoins des communautés locales

Enherbement spontané



- ✓ Espèces locales et adaptées à la fois aux conditions environnementales et aux communautés locales
- ✓ Pas de coût de mise en place

- Peu de maîtrise de la composition spécifique
- Espèces peuvent ne pas être adaptées aux services visés

Figure 1.13 Résumé des principaux avantages et inconvénients des bandes fleuries ou semis de couverts végétaux vs utilisation d'enherbement spontanée dans l'objectif de rendre des services écosystémiques en milieu agricole.

4 Questions de recherche de la thèse

La thèse a pour objectif d'évaluer le potentiel de ces deux ressources, fourragères et florales, jamais mesurées, représentées par les adventices des vignes et oliveraies méditerranéennes via une approche fonctionnelle, et de comprendre l'effet des pratiques agricoles et du pédoclimat sur les traits fonctionnels des adventices et sur les ressources florales et fourragères qu'elles représentent (Figure 1.14). Pour répondre à ces objectifs les questions principales de recherche qui structurent le manuscrit en trois parties sont les suivantes :

1. Quel est le potentiel des communautés adventices comme ressources fourragères et quels sont les impacts des pratiques agricoles et du pédoclimat sur ces ressources ?
2. Comment covarient les traits floraux et participent-ils aux stratégies écologiques des espèces adventices ?
3. Quel est le potentiel des communautés adventices comme ressources florales et quels sont les impacts des pratiques agricoles et du pédoclimat sur ces ressources ?

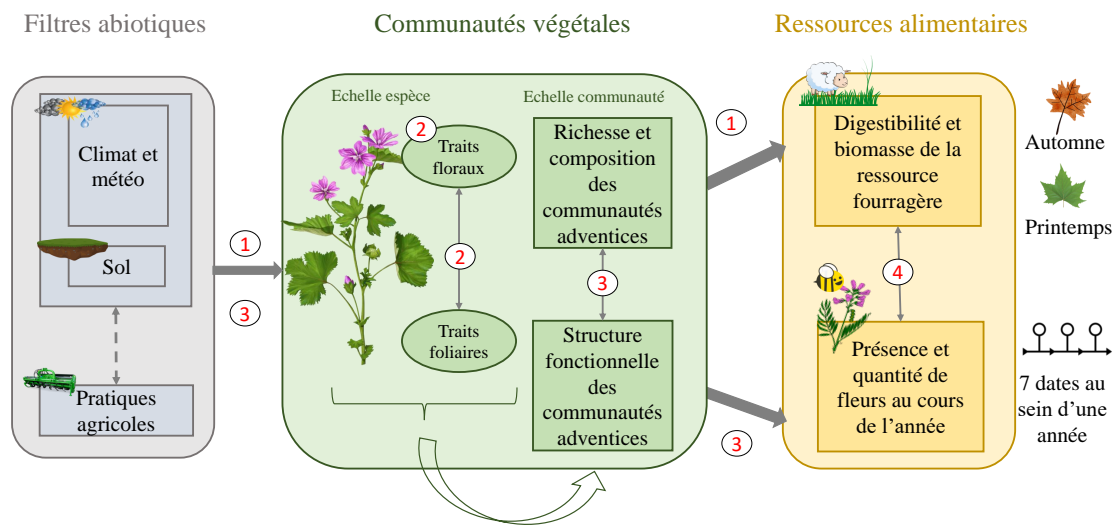


Figure 1.14 Schéma des hypothèses principales de la thèse. Les numéros correspondent aux questions de recherche et aux questions de recherche 1, 2 et 3.

5 Hypothèses de la thèse

Les hypothèses testées dans la thèse sont les suivantes :

1. Pour la première question de recherche : le potentiel des adventices comme ressources fourragères. Chapitre 1.

- Le potentiel fourrager, en termes de qualité et de quantité, est élevé pour les communautés adventices des vignes et oliveraies et est déterminé par la moyenne pondérée des traits dans la communauté : la teneur en azote et la surface foliaire spécifique augmentent le potentiel fourrager tandis que la teneur en matière sèche des feuilles le diminue.
- Le potentiel fourrager est affecté par les pratiques agricoles de gestion des adventices. On s'attend donc à ce que la digestibilité et les traits associés augmentent tandis que la biomasse adventice diminue avec l'intensité de la perturbation représentée par le travail du sol.
- Le potentiel fourrager est affecté par les conditions pédoclimatiques et la saison. On s'attend à ce qu'il soit plus élevé au printemps qu'en automne et dans les communautés situées sur les sols les plus riches et dans les zones les plus pluvieuses.

2. Pour la deuxième question de recherche : la caractérisation des traits floraux des adventices et leur contribution aux stratégies écologiques. Chapitre 2.

- Il existe un trade-off entre, d'un côté, la taille et le nectar et pollen fournis par une fleur, lié au coût de fabrication de la fleur, et d'un autre côté, le nombre de fleurs par individu. Ce trade-off est lié aux stratégies des fleurs et donc aux niveaux de perturbations subies et de ressources disponibles.
- Les espèces adventices sont majoritairement caractérisées par de petites fleurs avec peu de nectar et pollen, mais un nombre élevé de fleurs par individu.
- Les stratégies florales liées aux trade-offs entre traits floraux sont liées aux stratégies CSR calculées à l'aide des traits foliaires.

3. Pour la troisième question de recherche : le potentiel des adventices comme ressources florales. Chapitre 3.

- La richesse des espèces florales et la structure fonctionnelle des communautés adventices sont affectées à la fois par les pratiques agricoles et les variables

pédoclimatiques. Plus spécifiquement on s'attend à ce que la tonte, la fertilité du sol et les précipitations augmentent la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle tandis que l'irrigation et la fertilisation les diminueraient.

- La richesse spécifique et la diversité fonctionnelle augmentent la productivité et la présence de fleurs au cours de l'année grâce au partitionnement des niches phénologiques et à la relation positive entre diversité et productivité.
- La structure fonctionnelle des communautés adventices via leurs moyennes de traits floraux est liée à la productivité et la présence de fleurs au cours de l'année.

6 Démarche générale de la thèse

Pour répondre aux questions de recherche et tester les hypothèses de la thèse j'ai mobilisé trois dispositifs principaux :

1. Un réseau de 16 parcelles viticoles en production, sous-ensemble du réseau des thèses de Jacques Maillet, et de Marie-Charlotte Bopp, soutenues respectivement en 1979 et 2023 (Figure 1.15).
2. Un réseau de 16 parcelles oléicoles en production, mis en place grâce à la Coopérative oléicole du Gard et de l'Hérault (Figure 1.15).
3. Une expérimentation sous serres, en conditions contrôlées, consistant à cultiver 19 espèces des espèces adventices trouvées en fleurs les plus communes sur les deux réseaux au printemps 2021. (Figure 1.16).

Pour répondre à la première question de recherche de la thèse, les deux réseaux, viticole et oléicole, ont été mobilisés, afin de comprendre les liens entre facteurs environnementaux, traits et digestibilité. Les communautés adventices ont été échantillonnées au printemps et à l'automne 2021 pour en mesurer la digestibilité, ses composantes et cinq traits foliaires. Des variables édaphiques, climatiques et météorologiques ont été mesurées sur chaque parcelles. Les pratiques oléicoles ont été enregistrées par une enquête de pratiques de cinq semaines conduite par un groupe d'étudiant-e-s de l'Institut Agro Montpellier. Les pratiques viticoles ont été enregistrées par une enquête de pratiques menée par Marie-Charlotte Bopp au cours de sa thèse.

Pour répondre à la deuxième question de recherche de la thèse, l'expérimentation sous serres a été mise en place. Les traits floraux liés à l'attractivité des insectes, à la phénologie et aux coûts de construction des fleurs ont été mesurés et les relations entre ces traits et

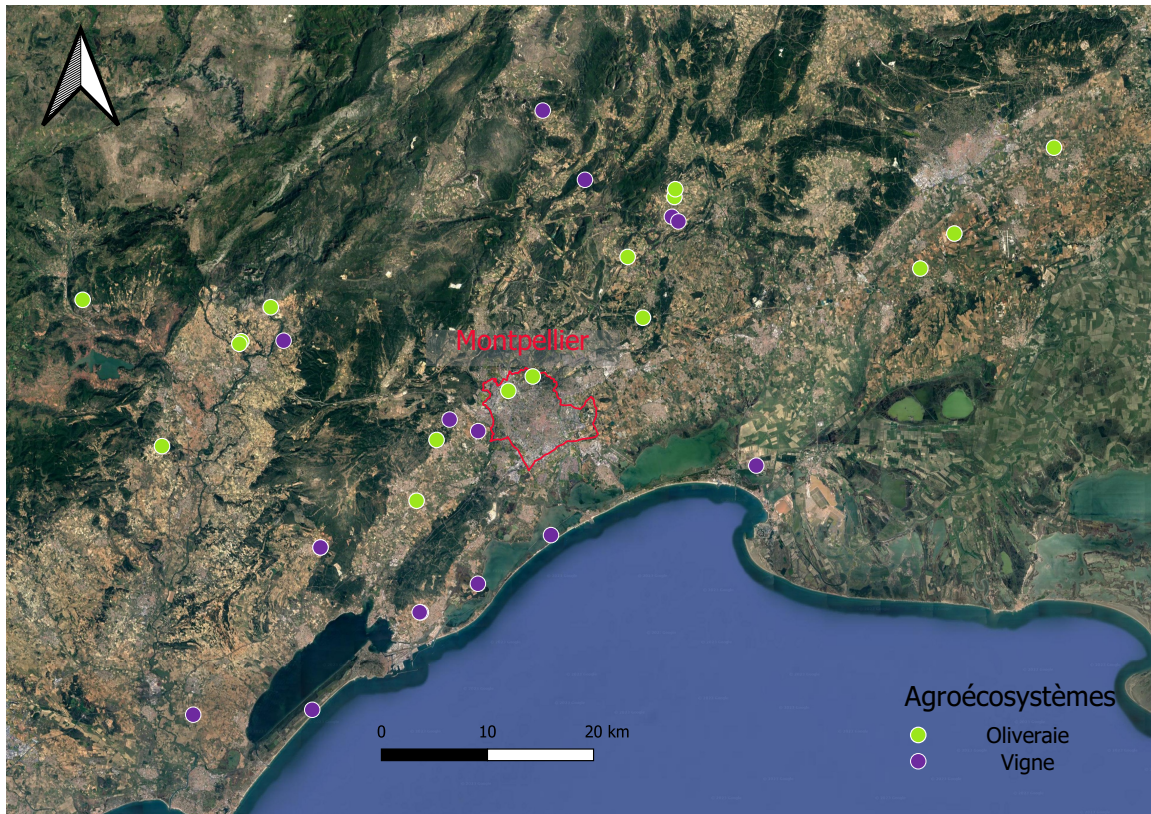


Figure 1.15 Réseau de 32 parcelles : 16 parcelles viticoles et 16 parcelle oléicoles, mobilisé dans la thèse.

avec les traits floraux ont été explorées afin de comprendre si les stratégies adventices déjà connues grâce à l'étude de leurs traits foliaires et au cadre CSR sont liées à leurs traits floraux.

Pour répondre à la troisième et dernière question de recherche de la thèse, le réseau oléicole a été mobilisé. Cinq placettes permanentes par parcelle ont été échantillonnées sept fois entre septembre 2021 et juin 2022 afin d'évaluer la présence de fleurs. Toutes les espèces en fleurs ont été enregistrées ainsi que leur abondance. Les données concernant les pratiques agricoles et les conditions environnementales déjà collectées dans le cadre de la première question de recherche ainsi que les données de traits floraux collectés dans le cadre de la deuxième question de recherche, ont été utilisées afin de comprendre les liens entre facteurs environnementaux, traits et présence et diversité de ressources florales au cours de l'année.

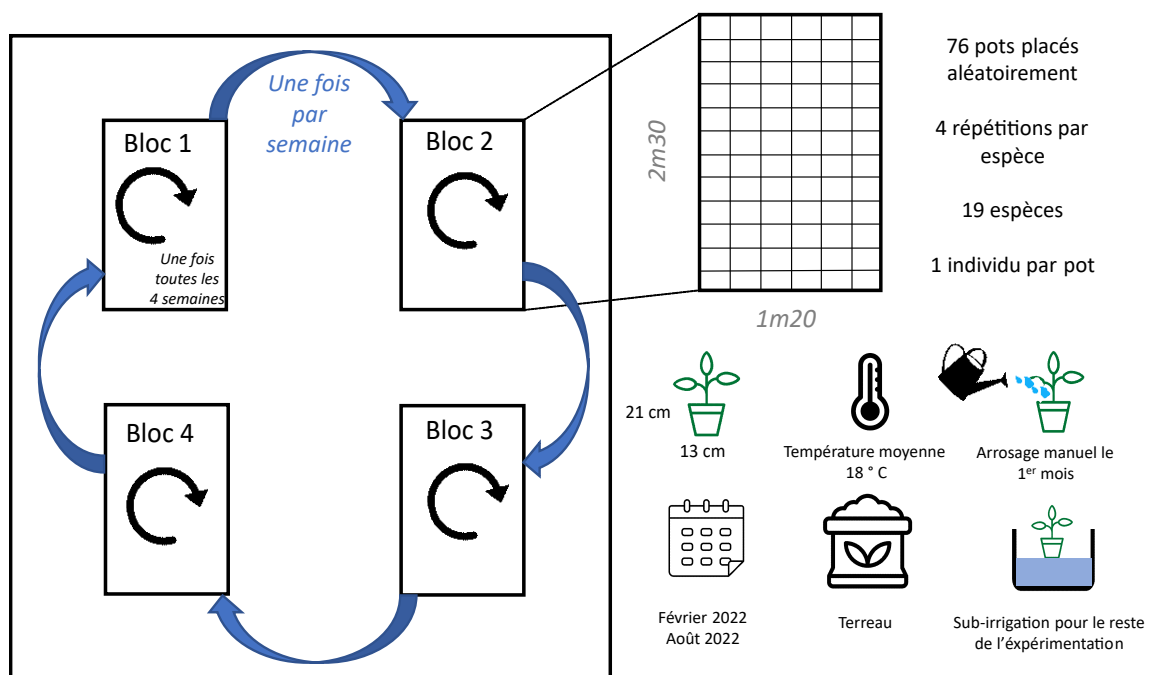


Figure 1.16 Design expérimental du projet FLORES, composé de 4 blocs et de 16 réplicats en tout. L'expérimentation qui a eu lieu de février à août 2022 consistait à cultiver 19 espèces adventices afin de décrire le phénotype floral adventice.

Chapitre 2

Promising weeds forage potential in perennial Mediterranean agroecosystems

Abstract

Biodiversity presence in perennial agroecosystems increases the provision of ecosystem services. Weeds are known to deliver supporting or regulating services but their potential to provide provisioning services is less studied. Our study aims to quantify the potential of weeds to provide forage resources for livestock in two Mediterranean perennial agroecosystems: olive groves and vineyards. We used a trait-based approach to investigate the abiotic determinants of weed quality and quantity variations at both the species and community levels. We surveyed spontaneous vegetation in 16 vineyards and 16 olive groves in the French Mediterranean region with contrasting pedoclimatic conditions and agricultural practices, during spring and fall 2021. Four leaf traits were measured: Leaf Dry Matter Content, Specific Leaf Area, Leaf Nitrogen Content and leaf C/N ratio and four forage potential indicators: dry matter digestibility (DMD), crude proteins (CP), neutral detergent fiber content (NDF) and aboveground biomass (AB). We found that DMD of perennial agroecosystems weeds is high ($689 \pm 116 \text{ g kg}^{-1}$), and can be compared to those of forage species. Using linear mixed models and path analysis, we found that, at the community scale, LDMC is negatively linked to weed forage quality and that disturbing agricultural practices like tillage, increase weed forage quality. However we did not find any effect of agricultural practices or pedoclimate on weeds leaf traits or on AB. Our results revealed the potential of weeds as highly digestible forage resources for livestock. The long-term aim is to promote the integration of livestock in agroecosystems

in order to reduce the use of herbicides and/or tillage.

Résumé du chapitre en français

Dans ce premier chapitre de résultats nous nous sommes intéressé-e-s au potentiel des adventices comme ressource fourragère pour les ruminants. L'objectif de ce chapitre est de **caractériser la qualité et la quantité de la ressource fourragère adventices dans les vignes et oliveraies méditerranéennes et l'effet des pratiques agricoles et des conditions pédoclimatiques sur ces potentiels via leurs effet sur la structure fonctionnelle des communautés**. Pour cela nous avons échantillonné la végétation adventice dans 16 parcelles viticoles et 16 parcelles oléicoles au printemps et à l'automne 2021, la quantité de biomasse adventice et les composantes de la digestibilité des communautés comme indicateurs de quantité et qualité de la ressource fourragère. Nous avons mesuré des traits fonctionnels foliaires sur les espèces les plus communes et avons caractérisé les conditions environnementales en mesurant des variables climatiques, édaphiques et en enquêtant sur les pratiques agricoles de gestion des adventices.

Les hypothèses sont les suivantes :

1. Le potentiel fourrager des adventices est élevée chez les adventices car ce sont des espèces rudérales soumises à de hauts niveaux de perturbation, et il est liée aux traits foliaires.
2. Le potentiel fourrager varie entre les agroécosystèmes, mais également au sein des agroécosystèmes car les pratiques agricoles modifient le potentiel fourrager des adventices et les traits associés. On suppose que les pratiques les plus perturbatrices augmentent la digestibilité et diminuent la biomasse adventice car elles sélectionnent des espèces aux stratégies rudérales et détruisent régulièrement la biomasse adventice.
3. La fertilité des sols et la disponibilité en eau augmentent le potentiel fourrager des adventices et les traits associés.
4. Le potentiel fourrager est plus élevé au printemps et répond fortement aux variables liées à la météo annuelle.

Les résultats (Figure 2.1) montrent que les communautés adventices des parcelles viticoles ont une digestibilité moyenne plus élevée que celles des parcelles oléicoles (737 ± 104 vs 644 ± 109 g kg⁻¹), et qu'elle est plus élevée au printemps qu'en automne, mais que les deux systèmes de culture présentent une digestibilité relativement élevée et satisfaisante dans l'optique d'y faire pâturer des troupeaux. De même, concernant les espèces adventices les plus communes, 39 ont une digestibilité supérieure à 800 g kg⁻¹ et 47 ont une digestibilité

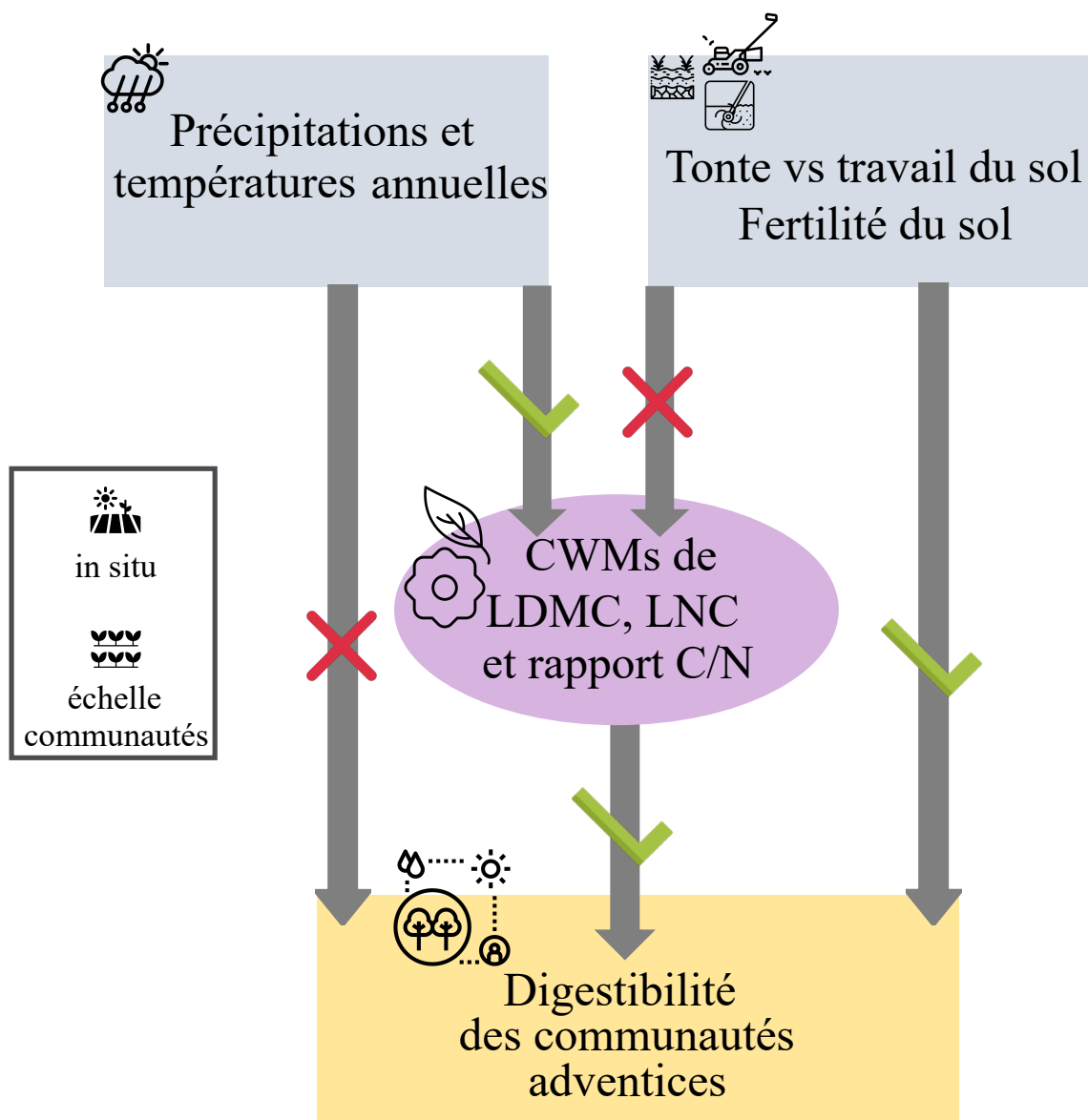


Figure 2.1 Résumé des résultats du chapitre 2 : les précipitations et les températures annuelles modifient la structure fonctionnelle des communautés, et a donc un effet indirect sur la digestibilité des adventices, car la structure fonctionnelle des communautés détermine la digestibilité des communautés adventices. En revanche les pratiques agricoles et la fertilité du sol ont un effet sur la digestibilité des adventices direct, qui n'est pas médié par la structure fonctionnelle des communautés. Ces résultats sont issus du chapitre 2 et ont été obtenus en échantillonnant les adventices dans 32 parcelles de vignes et oliveraies autour de Montpellier au printemps et à l'automne 2022, en utilisant des modèles mixtes et des analyses de pistes. *CWM* : *community weighted mean* ; *LDMC* : *leaf dry matter content* ; *LNC* : *leaf nitrogen content*.

entre 600 et 800 g kg⁻¹. Nous avons montré que les pratiques agricoles ont un fort effet sur ces potentiels : le travail du sol, qui représente une perturbation plus élevée, fait

augmenter la digestibilité, au contraire de la tonte qui ne détruit que les parties aériennes des plantes. Finalement, nous avons montré que, comme dans les communautés prairiales, les traits foliaires et la teneur en matière sèche et en azote des feuilles des adventices sont fortement liés à la qualité de la ressource fourragère. Les pratiques agricoles sont des leviers efficaces pour gérer les communautés adventices des vignes et oliveraies comme une ressource fourragère pour le pâturage par des troupeaux. Aucune relation n'a pu être mise en évidence concernant la biomasse adventice : elle ne diffère pas entre les deux types de cultures et n'est pas impactée par les pratiques agricoles ni par les variables pédoclimatiques. Seule la météo annuelle modifie la biomasse adventice, mais également la structure fonctionnelle des communautés adventices.

1 Introduction

Weeds were seen as a burden for a long time, but nowadays their potential to provide supporting or regulating ecosystem services (ES) is increasingly recognized (Zhang et al., 2007; Blaix et al., 2018). This potential is particularly relevant in perennial woody agroecosystems where the spontaneous vegetation provides resources and habitats for biodiversity (Simon et al., 2010). In these perennial agroecosystems, temporal soil management on both rows and inter-rows allows weeds presence at specific times without disturbing the agricultural production (Garcia et al., 2018). Vineyards and olive groves can potentially host diverse weeds communities to provide ES (Demestihis et al., 2017; Winter et al., 2018; Carpio et al., 2019; Paiola et al., 2020). Both crops are traditional and patrimonial agroecosystems in the Mediterranean region, representing almost 300 000 ha of vineyards and slightly more than 17 700 ha of olive groves in the cultivated areas in Mediterranean France (Agreste, 2022). Under the Mediterranean climate, it is crucial to manage weeds to limit competition for water during dry periods and preserve crop yields. During recent decades, inter-row weeds have been increasingly managed through tillage or mowing while herbicide application strongly decreases. However, these agricultural practices have an important impact on biodiversity and affect its ability to provide ES (Dale and Polasky, 2007; Syswerda and Robertson, 2014), partly because they modify the composition and structure of weed communities (Fried et al., 2012). Weeds are often associated with supporting or regulating ES, but in perennial agroecosystems, they can also be used for provisioning services; livestock fodder, for example. Moreover, sheep grazing in the inter-rows can be an alternative to herbicide, mowing (Niles et al., 2018), or tillage without affecting the yield (Lazcano et al., 2022).

Weed biomass quality and quantity define forage potential. Their nutritive value and palatability has rarely been evaluated in perennial woody agroecosystems and only at the species level (Marten and Andersen, 1975; Marten et al., 1987). Dry matter digestibility (DMD) is a key property to evaluate plant quality to feed ruminants because it estimates animal digestion (Bruinenberg et al., 2002). It is positively linked to the crude proteins (CP), the total amount of protein present and negatively to the neutral detergent fiber content (NDF) which is the total amount of fiber present. Dry matter digestibility is known to be related to different leaf traits. Studies about the relationships between traits, environment, and digestibility usually focused on spontaneous vegetation of the pastures or the hays (Abaye et al., 2009; Bunton et al., 2020), but never on weeds. The most documented relationship is the negative link between DMD, and/or its components (fiber content, crude proteins), and leaf dry matter content (LDMC). which was found both at the species (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Bumb et al., 2018;

Tasset et al., 2019) and community level (Andueza et al., 2010; Gardarin et al., 2014; Tasset et al., 2019). DMD is positively related to leaf nitrogen content (LNC) (Pontes et al., 2007; Bumb et al., 2016) and specific leaf area (SLA) (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Tasset et al., 2019). Leaf traits like LDMC or SLA are also significant predictors of biomass productivity of the vegetation (Pontes et al., 2007; Ansquer et al., 2009; Chollet et al., 2014).

Weeds represent a peculiar pool of species (Mahaut et al., 2020) that are favored in disturbed and fertilized environments, which are important ecological filters characterizing arable fields (Bourgeois et al., 2019). To cope with those filters, especially with high levels of disturbance in intensively-managed agroecosystems, weeds develop ruderal strategies (Grime, 1974) that are notably characterized by a fast life cycle (Wright et al., 2004). This strategy can be summarized by traits from the Leaf-Height-Seed (LHS) scheme. For instance, high SLA values suggest high biomass production, with fast growth, and early reproduction but smaller dispersing seeds (Westoby, 1998). Weeds were recently found to exhibit a homogeneous trait syndrome characterized by these ruderal strategies, especially with high SLA values (Bourgeois et al., 2019). This weed-trait syndrome identified by acquisitive and productive strategies could have an impact on forage quality because SLA is positively related to dry matter digestibility (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Tasset et al., 2019) and productivity: the main determinants of forage potential of the vegetation. Similarly, SLA is strongly linked to LDMC and LNC, which covariate with DMD (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Andueza et al., 2010; Gardarin et al., 2014; Bumb et al., 2016; Tasset et al., 2019). These results suggest that weeds represent a promising potential to provide qualitative grazing resources according to the intensity of soil management.

Yet, disturbing agricultural practices like mowing, and fertilization are known to increase the forage quality of plants (Duru, 1997; Gardarin et al., 2014; Bumb et al., 2016) and traits directly linked to forage quality in grasslands (Garnier et al., 2019). These relationships need to be investigated in perennial agroecosystems, where agricultural practices often represent types of disturbance (like tillage or frequent mowing) that differ from those usually found in grasslands. By cutting aboveground biomass, mowing keeps plants at the vegetative stage, when they are the most digestible (Pontes et al., 2007; Gardarin et al., 2014). Soil tillage is supposed to represent a higher disturbance for weeds than mowing (Gaba et al., 2014; Kazakou et al., 2016) because it destroys both above and belowground biomass. Tillage is known to select species with ruderal strategy (low LDMC and high LNC and SLA, according to Kazakou et al. (2016) and may therefore also increase forage quality (Gaba et al., 2014). However, the direct effect

of tillage on digestibility has not been investigated yet. Interestingly, olive groves and vineyards are not managed similarly: in France, vineyard inter-rows are frequently tilled, especially in Mediterranean region (Fernández-Mena et al., 2021), whereas olive groves are usually mown. Consequently, plant species composition and diversity differ between these agroecosystems, with usually lower taxonomic and functional diversity in vineyards than in olive groves. In vineyards, there are usually more generalist species associated with ruderal characteristics and disturbed environments (Cohen et al., 2015). These disturbances can modify weed leaf traits and positively influence their digestibility.

Lastly, pedoclimatic conditions and season are also known to have an impact on both leaf traits, quality and quantity of forage resources. Indeed, the digestibility of grassland species is known to be higher in wetter conditions than in dryer ones (Gardarin et al., 2014) and higher early in the season (Bumb et al., 2016). The biomass of grassland species also decreases when soil water content decreases (Chollet et al., 2014). However, these relationships remain unknown for weed species. Pedoclimatic conditions are also known to have an impact on leaf traits related to digestibility. As an example Garnier et al. (2019) showed that LNC decreases and that LDMC increases with severity of drought. Soil conditions are also known to modify leaf traits: plants that grow on low-fertility soils have leaves with low SLA and LNC and high LDMC (Jager et al., 2015). Based on these findings, we can hypothesize that pedoclimatic conditions and the season will modify the forage potential of weeds in perennial agroecosystems.

Our study aims at quantifying the potential of weeds to provide forage resources in perennial agroecosystems across seasons under different soil management practices and pedoclimatic conditions. Using a trait-based approach, we investigated the determinants of weed quality and quantity variations in olive groves and vineyards at both the species and community levels. We hypothesized that (1) forage quality would be high (high dry matter digestibility and crude proteins and low neutral detergent fiber content) and related to leaf traits (high SLA and LNC, low LDMC) for weeds in perennial agroecosystems which are some very disturbed plant communities composed of ruderal plant species; (2) forage potential indicators (dry matter digestibility, crude proteins, neutral detergent fiber content, aboveground biomass) and associated traits would vary both between and within agroecosystems due to different agricultural practices: we expected higher forage quality but lower biomass production in vineyards than in olive groves because disturbing practices like tillage would promote more digestible species with higher LNC and SLA and lower LDMC compared to less disturbing practices like mowing; (3) forage potential indicators (dry matter digestibility, crude proteins, neutral detergent fiber content, aboveground biomass) and associated traits would all be affected by pedoclimatic

conditions with low rainfall and low soil fertility decreasing forage quality by selecting less digestible species with lower SLA and LNC and higher LDMC. Finally (4) we expected the forage potential indicators (dry matter digestibility, crude proteins, neutral detergent fiber content, aboveground biomass) to be higher in spring than in fall and to be modified by short-term weather conditions: DMD and biomass would be higher under rainier conditions. To test these hypotheses, we assessed weed composition and diversity and evaluated their forage quality and biomass production in 16 vineyards and 16 olive groves with contrasting agricultural practices along a pedoclimatic gradient in the French Mediterranean region during the spring and fall of 2021. We measured leaf traits related to forage quality and digestibility and evaluated the forage potential of the monitored communities both at the species and the community levels.

2 Material and methods

2.1 Study sites

We selected 32 fields corresponding to two agroecosystems (16 olive groves and 16 vineyards) located in the French Mediterranean region, in an area of 60 km around Montpellier (Occitanie) (Figure 2.2). We chose the fields according to three criteria: (i) no herbicide use on the inter-row, (ii) contrasting pedoclimatic conditions, and (iii) different soil management practices (tillage or mowing).

To characterize agricultural practices in each field, we interviewed the farmers twice a year in 2020 and 2021, focusing on inter-row management where most weed plants grow. The questionnaire (composed of 61 questions for wine-growers and 45 questions for olive growers due to differences between both crops technical itineraries) was divided into two principal sections: (1) general information about the farmland and the studied fields, and (2) agricultural practices and soil management. We collected six variables related to agricultural practices: the average number of tillages per year, the average depth of tillage, the average number of mowing per year, the average return interval between two weed destructions, the average applied nitrogen quantity, and the average quantity of irrigation per year (mm) (Supp Tableau 2.6).

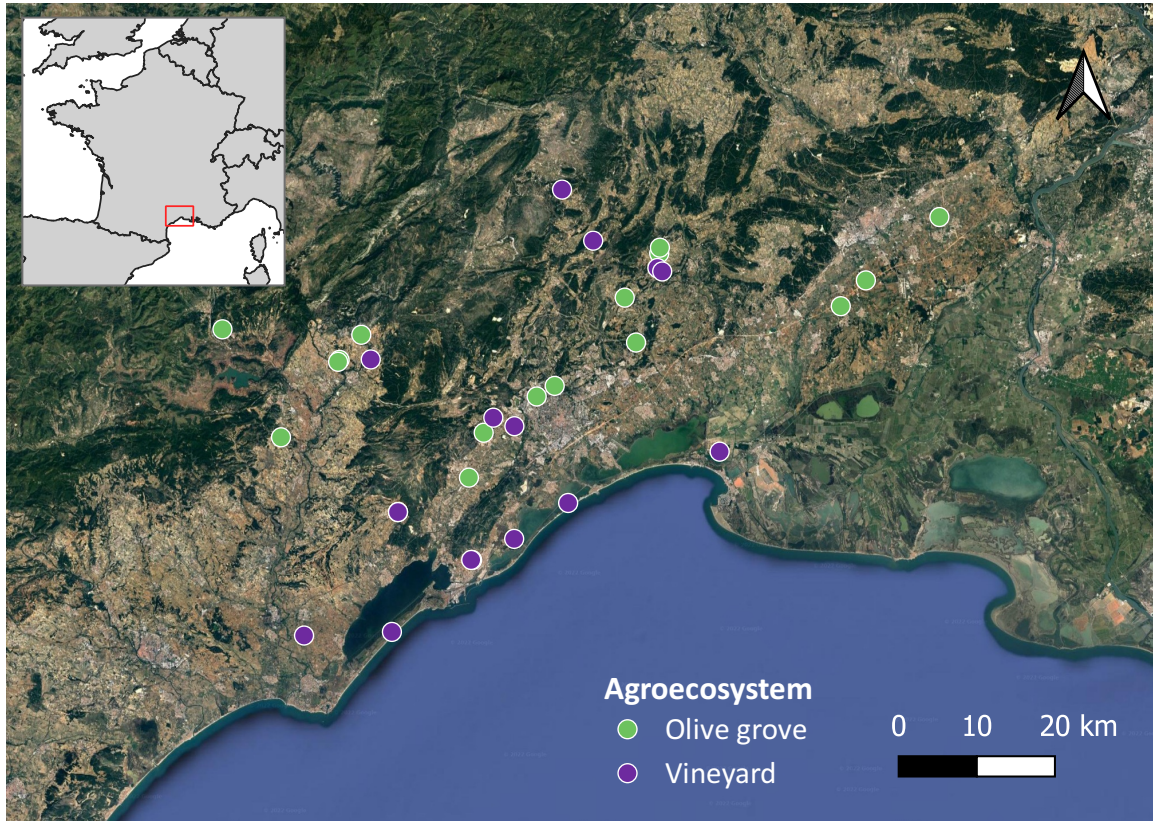


Figure 2.2 Map of the fields network (Google©, 2022). Green dots represent olive groves, violet dots represent vineyards. The fields network was situated in the French Mediterranean region of Occitanie.

2.2 Climatic conditions

Climatic conditions in each field were described using data from the nearest weather station to each field that collected data since 1980. In total, for the 32 fields, we used 12 weather stations because some fields were located in the same location or very close one another. The mean distance between a field and a station was 8.65 ± 4.2 km. The nearest station was located 0.5 km from the nearest field, and the farthest station was located 19.7 km. We collected monthly rainfall, maximum and minimum temperatures from 1980 to 2021. We used the function `biovars` from the `dismo` (Hijmans et al., 2017) package in the R software version 4.1.1 to calculate 6 climatic variables representing the local seasonal trends: mean annual temperature, annual rainfalls, rainfalls of the driest month, maximum temperature of the warmest month, annual temperature range and rainfalls seasonality (Supp Tableau 2.7).

We also created two variables describing weather conditions during the growing season of the weeds. These variables were the rainfall quantity (`Rgrowth`) and the mean temperature (`MTgrowth`) during the three months before sampling. The data were collected at

the same weather stations previously described.

2.3 Soil analysis

To characterize the soil texture and properties, we sampled five soil cores in five randomly-chosen inter-rows per field down to a depth of 20 cm. By pooling the five samples, we obtain one composite soil sample per field. The pH (NF ISO 10390), soil texture (NF X 31-107 method), nitrogen content, cation-exchange capacity (CEC), and total organic matter content (NF ISO 14235) were determined for each field sample ($n = 32$) following standard protocols by a soil analysis laboratory (Supp Tableau 2.8).

2.4 Botanical surveys

We conducted two seasonal botanical surveys in the inter-rows of each field, avoiding field margins, during spring (March-April) and fall (November-December) 2021. We used five randomly located 0.25 m² quadrats per field. We assessed the weeds by identifying each taxon to the species, or genus level when species identification was not possible. We estimated species abundance by visual assessment of cover percentage in each quadrat. We determined the species' phenological stage using the method of Yvoz et al. (2021a). We also recorded the bare-soil cover for each quadrat.

2.5 Leaf functional traits at the species level

Based on the botanical surveys, we selected 67 species in vineyards and 65 in olive groves, representing 80% of the plant abundance represented by the plant cover in each quadrat. Some species ($n = 34$) were found in both types of agroecosystem but were collected separately in vineyards and olive groves as they represent different populations. Species were sampled in 11 different olive groves and in 16 vineyards. For one given species all individuals were sampled in one single field. Five functional leaf traits were measured on 8 individuals per species in each type of agroecosystem according to the standard protocols described in Pérez-Harguindeguy et al. (2013): (1) leaf dry matter content (LDMC, mg g⁻¹) which is the oven-dry mass of a leaf, divided by its water-saturated fresh mass; (2) specific leaf area (SLA, m² kg⁻¹) which is the one-sided area of a fresh water-saturated leaf divided by its oven-dry mass, (3) leaf nitrogen content (LNC, mg g⁻¹), (4) leaf carbon content (LCC, mg g⁻¹) and (5) leaf C/N ratio (C/N ratio, mg g⁻¹) were measured pooling the 8 individuals leaves at the species level with elemental combustion analysis (NF ISO 10694) (Supp Tableau 2.9) with three repeated measures.

2.6 Plant biomass production and quality indicators at the species and community level

We collected, oven-dried (60°C, 48 h), weighed, and ground (knife mill with 1mm sieve) the plant aboveground biomass (AB) present in each quadrat separately. Dry matter in vitro digestibility (DMD, g kg⁻¹). Bosworth et al. (1980) indicated that under 500 g kg⁻¹ DMD is too low to fulfill all ruminant needs and that above 600 g kg⁻¹ DMD can be considered high. We also measured two chemical components, neutral detergent fiber (NDF, g kg⁻¹) and crude protein (CP, g kg⁻¹, Tableau 2.1). DMD, NDF and CP were determined at the community (n = 302) and at the species (n = 86) levels.

Analysis was performed using near-infrared reflectance spectroscopy (NIRS). NIRS is a non-destructive physical method to estimate chemical plant biomass composition.

Reflectance spectra were collected using a FOSS NIRSystem 6500 spectrometer (FOSS NIRSystems, Silver Spring, MD, USA) operating at 400–2500nm with a 2 nm step (i.e., 1050 data points). Spectra were taken on ground samples in ring cells equipped with quartz glass. Duplicate spectra measurements were performed (two different cup fillings) and averaged.

To perform prediction, calibrations already existing at CIRAD (French International Centre of Agricultural Research for Development, Montpellier, France) were used after being adapted to our samples. To do this, a subset of our samples was analysed with reference methods in the laboratory. NDF content was measured using the Van Soest method (Van Soest et al., 1991) and CP content was measured with Kjeldahl method. DMD was measured by an in vitro enzymatic method with pepsin and cellulase (Aufrère et al., 2007). Calibration was performed using modified partial least square regression with the WINISI software (Version 4, Infrasoft 185 International, Port Matilda, PA, USA).

Tableau 2.1 Variables measurement level scale, plant part that was measured, abbreviation of the trait or indicator used in the text, unit, mean and standard deviation and number of observations for each trait or indicator.

Type of variable	Scale	Plant part	Name of variable	Abbreviation	Unit	Mean and sd	n
Leaf traits	Species	Leaf	Community weighted mean of Leaf Dry Matter Content	CWM LDMC	mg g ⁻¹	184 (±49.5)	302
	Species	Leaf	Community weighted mean of Specific Leaf Area	CWM SLA	m ² kg ⁻¹	24.9 (±6.94)	302
	Species	Leaf	Community weighted mean of Leaf Nitrogen Content	CWM LNC	mg g ⁻¹	27.5 (±5.48)	302
	Species	Leaf	Community weighted mean of Carbon Content	CWM LCC	mg g ⁻¹	372 (±42.9)	302
	Species	Leaf	Community weighted mean of C/N ratio	CWM C/N ratio	mg g ⁻¹	133 (±29.3)	302
Forage quality indicators	Community	All aboveground parts	Dry matter digestibility	DMD	g kg ⁻¹	689 (±116)	302
	Community	All aboveground parts	Neutral detergent fiber	NDF	g kg ⁻¹	394 (±101)	302
	Community	All aboveground parts	Crude proteins	CP	g kg ⁻¹	156 (±50)	302
	Community	All aboveground parts	Aboveground biomass	AB	g m ²	60.2 (±46.7)	302

2.7 Community structure indices

Community Weighted Means (CWM) were calculated at the quadrat level for the five leaf traits cited above (Tableau 2.1) and for each community ($n = 302$). CWM is the average value of a given trait in a community and is calculated as the average trait value trait_i of each species i weighted by its abundance π_i (Garnier et al., 2004). In our case the sampled quadrat was the community and the abundance of each species its green cover.

2.8 Data analysis

All statistical analyses were performed using the R software version 4.1.1 (Team, 2022) and the R packages Tidyverse (Wickham et al., 2019), lme4 (Bates et al., 2015), FactoMineR (Lê et al., 2008), MuMIn (Barton, 2009), car (Fox et al., 2012) and piecewiseSEM (Lefcheck, 2016).

First, we conducted a Principal Component Analysis (PCA) with the six climatic variables and the six soil variables to analyze the co-variations between pedoclimatic variables. Similarly, we conducted a second PCA with the six variables related to agricultural practices. The coordinates of the fields on the first two axes of both PCAs were used as composite variables indicating the position of each field along two ‘pedoclimatic gradients’ (PC1pedoclim, PC2pedoclim) and two ‘agricultural gradients’ (PC1agri, PC2agri) as explanatory environmental and agronomic variables in the further analyses. We tested the effects of agroecosystem type (vineyards vs. olive groves) on the explanatory variables from both PCAs using Student’s T-tests. We tested the relationship between pedoclimatic conditions and agricultural practices using Pearson’s correlation.

We tested the relationships between AB, DMD, NDF and CP by pooling all the quadrats from the same field and season using Pearson’s correlations. We tested the effects of agroecosystem type (vineyards vs. olive groves) and season (spring vs. fall) on field-averaged forage potential indicators (AB, DMD, NDF and CP) and on CWMs of leaf traits using Student’s T-tests. We ran a series of linear mixed-effects models to test the influence of the six abiotic descriptors (PC1pedoclim, PC2pedoclim, PC1agri, PC2agri, Rgrowth, MTgrowth) on (1) forage quality and quantity (DMD, NDF, CP, AB), (2) the CWM of LDMC, SLA, LNC, LCC and C/N ratio, and (3) the influence of the CWM of LDMC, SLA, LNC, LCC and C/N ratio on the forage quality and quantity. The field was added to all models as a random effect. Before model selection and evaluation, we tested the collinearity of the fixed effects in the model using the variance inflation factors with the vif function. VIF values of 10 or higher are usually interpreted as revealing severe multicollinearity issues (Hair, 2009). For the pedoclimate and agricultural practices

variables VIF of PC1pedoclim, PC2pedoclim, PC1agri, PC2agri, Rgrowth, MTgrowth were < 5 , so we kept all the explanatory variables in the tested models. For the CWM of the five leaf traits, the VIF of the CWM of LCN, LCC and C/N ratio were >10 so we removed the CWM of LCC. When we removed LCC all VIFs were < 2 . We kept the CWM of LDMC, SLA, LCN, and C/N ratio in the tested models. We then used the function ‘dredge’, which performs a stepwise comparison between full, reduced and ‘null’ models built from the combination of all, several, or only one fixed effect. We selected the model with the lowest second-order Akaike Information Criterion value (AICc values) corrected for small sample sizes (Burnham and Anderson, 2004). The cut-off to select a model was set at $\Delta \text{AICc} < 2$ (Burnham and Anderson, 2004). When more than one model had the lowest AICc we kept the most parsimonious one, i.e. the simplest one. Finally, we evaluated the best-selected models using likelihood ratio tests and calculated the marginal and conditional R^2 following Nakagawa and Schielzeth (2013).

Structural equation modeling was used to understand the relationships between leaf traits, agricultural practices, pedoclimatic and weather variables on digestibility and above-ground biomass. A combination of linear models is used to quantify the relative effect of different variables on digestibility and biomass with the field added as a random effect. We tested covariations between the pedoclimatic and agricultural practice variables, between the CWM of leaf traits and between both weather variables. We tested the significance of estimated regression path coefficients associated with each causal relationship between variables. Standardized regression path coefficients are conventionally considered to strongly influence the variable when they are above 0.8, moderately between 0.2 and 0.8, and little below 0.2 (Shipley, 2009).

3 Results

3.1 Pedoclimatic and agricultural practice gradients

The first two axes of the ‘pedoclimatic gradient’ PCA explained 59.9% of the total variance among the 32 study fields (Supp Tableau 2.6A). The first axis (PC1pedoclim 36.4%) discriminated between the fields with high annual temperature ranges, high maximal temperatures and heavy rainfall from the fields with high annual mean temperatures and lower rainfalls. PC1pedoclim opposed the ‘continental’ fields with positive values to ‘coastal’ fields with negative values. The second axis (PC2pedoclim, 23.9%) discriminated the fields with high soil organic nitrogen content, soil organic matter, cation-exchange capacity, and presence of clay from the fields with high sand content (Tableau 2.2). PC2pedoclim opposed the ‘fertile’ fields with positive values to ‘low-resource’ fields with

negative values (Tableau 2.2). The coordinates of the fields on the first two axes of the pedoclimatic PCA were extracted to create environmental explanatory variables found in Tableau 2.2. PC1pedoclim ($P < 0.0001$) and PC2pedoclim ($P < 0.0001$) significantly differed between agroecosystems, they were higher in olive groves than in vineyards.

The first two axes of the ‘agricultural practices gradient’ PCA explained 67.7% of the total variance among the 32 study fields (Supp Tableau 2.6B). The first axis (PC1agri, 43.1%) discriminated between the fields with high tillage and the mown ones. PC1agri opposed the ‘tilled’ fields with positive values, mostly vineyards, to the ‘mown’ fields with negative values, mostly olive groves. The second axis (PC2agri, 24.5%) was negatively correlated with the duration between two weed destruction dates (-0.67) and positively correlated with irrigation amount and mowing frequency. PC2agri mainly reflected the heterogeneity of agricultural practices within the olive groves: opposing ‘irrigated and regularly mown’ fields with positive values to ‘rarely mown’ fields with negative values. The coordinates of the fields on the first two axes of the agricultural practices PCA were extracted to create agricultural practice explanatory variables (Tableau 2.2). PC1agri ($P < 0.0001$) significantly differed between agroecosystems: it was higher in vineyards than in olive groves. PC2agri did not differ between agroecosystems.

PC2pedoclim and PC1agri were negatively correlated ($R : -0.55$, $P = 0.0008$): fields located on more fertile soils were managed by mowing more than by tillage. There were no other correlations between PC1pedoclim, PC2pedoclim, PC1agri and PC2agri.

Tableau 2.2 Two first principal components from both pedoclimatic and agricultural practices PCAs with the two most contributive variables and their correlation with each component and the interpretation of each component. The coordinates of each field on each principal component were used as explanatory variables called $PC1_{pedoclim}$, $PC2_{pedoclim}$, $PC1_{agri}$ and $PC2_{agri}$.

Principal component	Variables	Correlation	Interpretation
First pedoclimatic PCA axis ($PC1_{pedoclim}$) 36.4% of inertia	Annual temperature range	0.9	Opposes the 'continental' fields with positive values to 'coastal' fields with negative values
	Rainfalls of the driest month	0.86	
Second pedoclimatic PCA ($PC2_{pedoclim}$) 23.9% of inertia	Soil nitrogen content	0.74	Opposes the 'fertile' fields with positive values to 'low-resource' fields with negative values
	Total organic matter content	0.69	
First agricultural PCA axis ($PC1_{agri}$) 43.1% of inertia	Average number of tillages per year	0.97	Opposes the 'tilled' fields with positive values, mostly vienyards, to 'mown' fields with negative values, mostly olive groves
	Mean tillage depth	0.95	
Second agricultural PCA ($PC2_{agri}$) 24.5% of inertia	Mean quantity of irrigation per year	0.78	Opposes the 'irrigated and regularly mown' fields with positive values to 'rarely mown' fields with negative values. Mainly reflects the heterogeneity of agricultural practices within the olive grove network
	Average number of mowing per year	0.68	

3.2 Weed communities: species composition and their digestibility

During the two sessions (Spring 2021, Fall 2021) we identified 178 weed species overall (vineyards and olive groves), and the five most abundant were *Medicago minima* (Fabaceae), *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), *Bromus madritensis* (Poaceae), *Diplotaxis eruroides* (Brassicaceae) and *Geranium molle* (Geraniaceae) (Supp Tableau 2.10). In vineyards, the five most abundant species were *Diplotaxis eruroides* (Brassicaceae), *Helminthotheca echiioides* (Asteraceae), *Veronica persica* (Plantaginaceae), *Erodium cicutarium* (Geraniaceae) and *Malva sylvestris* (Malvaceae). In olive groves, the five most abundant species were *Medicago minima* (Fabaceae), *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), *Bromus* spp (including *B. madritensis*, *B. hordeaceus*, *B. sterilis*) (Poaceae), *Geranium molle* (Geraniaceae) and *Vulpia ciliata* (Poaceae). 30 species were only found in vineyards and 60 species only in olive groves so there were 88 species found both in olive groves and vineyards. 51 species were only found in spring and 35 only in fall so there were 92 species found both in spring and fall.

The five species with the lowest DMD were three *Poaceae* (*Bothriochloa barbinodis*: 537 g kg⁻¹, *Vulpia ciliata*: 615 g kg⁻¹, *Cynodon dactylon*: 628 g kg⁻¹) and two *Cyperaceae* (*Cyperus rotundus*: 538 g kg⁻¹, *Carex* sp: 609 g kg⁻¹) (Figure 2.3). The five species with the highest DMD were *Chenopodium album* (953 g kg⁻¹, *Amaranthaceae*), *Calendula arvensis* (936 g kg⁻¹, *Asteraceae*), *Urtica urens* (919 g kg⁻¹, *Urticaceae*), *Diplotaxis eruroides* (886 g kg⁻¹, *Brassicaceae*) and *Galium aparine* (870 g kg⁻¹, *Rubiaceae*) (Figure 2.3).

1.64% of the species cover was occupied by species with lower digestibility than 600 g kg⁻¹ whereas 89.6% of the species cover was occupied by species with higher digestibility than 600 g kg⁻¹. There were 8.77% of the species cover for which the DMD was not measured at the species level (Figure 2.3).

Tableau 2.3 Influence of agroecosystem and season on the mean and standard deviation of the four forage potential indicators. Values represent the T value from Student's T test.

		Dry matter digestibility g kg ⁻¹		Neutral detergent fiber g kg ⁻¹		Crude proteins g kg ⁻¹		Aboveground biomass g m ²	
		Mean (sd)	T	Mean (sd)	T	Mean (sd)	T	Mean (sd)	T
Agroecosystem	Vineyards n = 144	737 (±104)	-7.55***	346 (±85.3)	8.75***	168 (±54.2)	-4.01***	56.3 (±38.5)	1.4kg ^{ns}
	Olive groves n = 158	644 (±109)		437 (±95.3)		145 (±43.7)		63.8 (±52.9)	
Season	Spring n = 152	705 (±98)	-2.58*	376 (±90.4)	3.02**	140 (±41.8)	5.88***	79.8 (±51.2)	-8.11***
	Fall n = 150	671 (±130)		411 (±109)		173 (±52.9)		40.3 (±30.9)	

Dry matter digestibility (g kg⁻¹)

953				
> 500	> 600	> 800		
Species with digestibility < 600 (n = 2) 1.5% of total cover	Species with digestibility between 600 and 800 (n = 47) 57% of the total cover		Species with digestibility > 800 (n = 39) 33.3% of the total cover	
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	<i>Carex sp</i>	<i>Rumex crispus</i>	<i>Setaria verticillata</i>	<i>Torilis nodosa</i>
	<i>Vulpia ciliata</i>	<i>Hordeum murinum</i>	<i>Crepis vesicaria</i>	<i>Hirschfeldia incana</i>
	<i>Cynodon dactylon</i>	<i>Galium parisiense</i>	<i>Lactuca serriola</i>	<i>Torilis arvensis</i>
<i>Cyperus rotundus</i>	<i>Sorghum halepense</i>	<i>Vicia sativa</i>	<i>Erigeron sumatrensis</i>	<i>Taraxacum officinale</i>
	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Tordylium apulum</i>
	<i>Bromopsis erecta</i>	<i>Geranium rotundifolium</i>	<i>Euphorbia serrata</i>	<i>Stellaria media</i>
	<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>Poterium sanguisorba</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>	<i>Malva sylvestris</i>
	<i>Bothriochloa ischaemum</i>	<i>Vicia hybrida</i>	<i>Medicago arabica</i>	<i>Tyrimnus leucographus</i>
	<i>Bromus sterilis</i>	<i>Erodium ciconium</i>	<i>Crepis pulchra</i>	<i>Crepis sancta</i>
	<i>Bromus madritensis</i>	<i>Lamium amplexicaule</i>	<i>Medicago rigidula</i>	<i>Hypochaeris radicata</i>
	<i>Echium vulgare</i>	<i>Medicago minima</i>	<i>Silene latifolia</i>	<i>Urospermum dalechampii</i>
	<i>Avena sterilis</i>	<i>Rumex pulcher</i>	<i>Scabiosa atropurpurea</i>	<i>Hordeum vulgare</i>
	<i>Lolium rigidum</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Leontodon sp</i>	<i>Solanum sp</i>
	<i>Rostraria cristata</i>	<i>Bituminaria bituminosa</i>	<i>Convolvulus arvensis</i>	<i>Sonchus oleraceus</i>
	<i>Euphorbia prostrata</i>	<i>Anacyclus radiatus</i>	<i>Helminthotheca echioides</i>	<i>Galium aparine</i>
	<i>Poa annua</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Senecio vulgaris</i>	<i>Diptaxis erucoides</i>
	<i>Rubia peregrina</i>	<i>Erodium malacoides</i>	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Urtica urens</i>
	<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Clinopodium nepeta</i>	<i>Medicago polymorpha</i>	<i>Calendula arvensis</i>
	<i>Setaria viridis</i>	<i>Erigeron canadensis</i>	<i>Sherardia arvensis</i>	<i>Chenopodium album</i>
	<i>Erodium cicutarium</i>	<i>Foeniculum vulgare</i>	<i>Picris hieracioides</i>	
	<i>Setaria viridis</i>	<i>Carduus pycnocephalus</i>		
	<i>Veronica persica</i>	<i>Crepis foetida</i>		

Figure 2.3 Dry matter digestibility (g kg⁻¹) of each measured species ordered according to the dry matter digestibility value measured at the leaf scale. Within each group, species are ordered by their digestibility value. When a specie was measured both in vineyard and olive grove the DMD values were pooled.

3.3 Digestibility, neutral detergent fiber content, crude protein and aboveground biomass at the community level and their covariations across the agroecosystem and the season

At the community level, DMD (mean: 689 ± 116 g kg⁻¹), NDF (mean: 394 ± 101 g kg⁻¹) and CP (mean: 156 ± 50 g kg⁻¹) were significantly affected by both the agroecosystem and the season, except for AB (mean: 60.2 ± 46.7 g m²) which did not differ between olive groves and vineyards (Tableau 2.3). Communities found in olive groves had significantly higher NDF and lower DMD and CP compared to vineyards. Communities collected during fall had significantly higher NDF and CP and lower DMD and AB than those collected in spring (Tableau 2.3).

We found that DMD was negatively related to NDF ($R = -0.85$, $P < 0.0001$, Figure 2.4A) and positively to CP ($R = 0.59$, $P < 0.0001$) (Figure 2.4B). NDF was negatively related to CP (-0.42 , $P = 0.0006$, Figure 2.4C). AB and CP were negatively related (-0.33 , $P = 0.008$, Figure 2.4D). No significant relationship was found between AB and DMD ($P = 0.94$) nor with NDF ($P = 0.79$).

3.4 Variability of traits according to season and agroecosystem at the community level

We found inconsistent effects of the season and the agroecosystem on CWM of leaf traits: the only leaf trait that was significantly affected by both the agroecosystem and the season was CWM LCC: it was significantly higher in olive groves ($P = 0.03$) than in vineyards and in spring ($P = 0.002$) than during fall. CWM LNC ($P = 0.0002$) was not affected by the agroecosystem but was significantly higher in fall than during spring. CWM SLA was not affected by the season but was significantly higher in olive groves ($P < 0.0001$) than in vineyards. No effect of the agroecosystem or season was found on the CWM LDMC and the CWM C/N ratio.

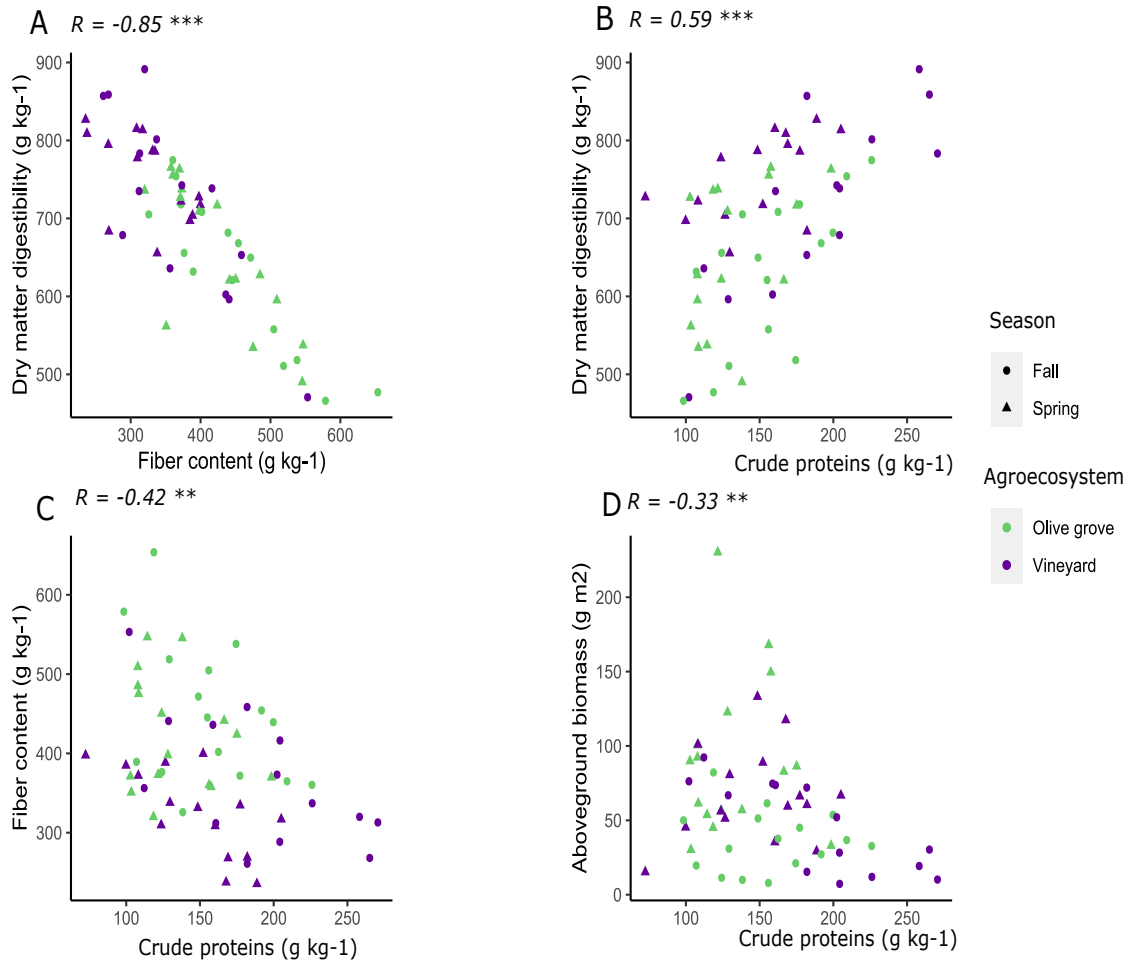


Figure 2.4 Relationships and Pearson's correlations coefficients between forage quality indicators measured at the community level and averaged at the plot level. One dot represents one agricultural field at one sampling season. Round dots represent fall sampling, triangle dots represent spring sampling. Green dots represent olive groves, violet dots represent vineyards. a. Dry matter digestibility and fiber content. b. Dry matter digestibility and crude proteins. c. Fiber content and crude proteins. d. Total biomass and crude proteins. Notes: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Tableau 2.4 Estimate and standard error effect of the abiotic descriptors created with PCAs on the forage potential indicators tested with linear mixed-effect models. The field was chosen as a random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. P-values (p) come from the type II ANOVA's Chi Squared.

	Dry matter digestibility g kg ⁻¹			Neutral detergent fiber g kg ⁻¹			Crude proteins g kg ⁻¹			Aboveground biomass g kg ²		
	Estimate (SE)	R ² m	p	Estimate (SE)	R ² m	p	Estimate (SE)	R ² m	p	Estimate (SE)	R ² m	p
PC1 _{agri}	23 (±13.4)	0.35	0.011	-35 (±6.2)	0.37	< 0.001	8.28 (±3.5)	0.23	0.02	-	-	ns
PC1 _{pedoclim}	-	-	ns	-13.1 (±4.5)	0.37	0.003	5.02 (±2.6)	0.23	0.05	-	-	ns
PC2 _{pedoclim}	-21 (±8.1)	0.35	0.003	-	-	ns	-	-	ns	-	-	ns
R _{growth}	-0.17 (±0.03)	0.35	< 0.001	0.17 (±0.03)	0.37	< 0.001	-0.17 (±0.04)	0.23	< 0.001	0.16 (±0.03)	0.25	< 0.001
MT _{growth}	-	-	ns	-	-	ns	10.1 (±1.4)	0.23	< 0.001	-11.4 (±1.22)	0.25	< 0.001

The CWM SLA was negatively correlated with the PC1agri (estimate = -1.52, $P = 0.007$) : tilled communities had higher CWM SLA than mown communities. The CWM C/N ratio was negatively correlated with the PC2agri (estimate = -5.59, $P = 0.03$): communities that were less regularly mown and irrigated had a higher CWM C/N ratio than those more regularly mown and irrigated. None of the other axes affected CWM SLA or CWM C/N ratio. None of the agricultural practices nor pedoclimatic axes were correlated with CWM of the three other leaf traits (LDMC, LNC, LCC). The best models selected to explain the CWM of the three other leaf traits were always the null models, keeping only the random effect of the field.

3.5 Abiotic variables and CWM of leaf traits modified digestibility and structural components

Concerning environmental variables, we found that DMD was positively linked to PC1agri opposing tilled vs. no-tilled/mown fields (estimate = 23.1, $P = 0.01$): plant communities in tilled fields had higher DMD than mown ones (??). DMD was also negatively linked to PC2pedo opposing fertile vs. low resource soils (estimate = -23.6, $P = 0.003$): communities from more fertile fields had significantly lower DMD than communities from low-resource soils, and to Rgrowth (estimate = -0.17, $P < 0.001$): communities grown under rainier conditions had lower DMD than communities grown under less rainy conditions (Tableau 2.4). Similarly, NDF was negatively linked to PC1agri (estimate = -36.5, $P < 0.0001$): mown communities had higher NDF than tilled ones. NDF and to the PC1pedoclim opposing “continental” to “coastal” fields (estimate = -11.8, $P = 0.01$): coastal fields had higher NDF than continental ones (Tableau 2.4). NDF was also positively linked to Rgrowth (estimate = 0.17, $P < 0.001$): communities that grown under rainier conditions had higher NDF than communities that grown under drier conditions. In contrast, CP was positively linked to PC1agri (estimate = 9.75, $P = 0.009$): tilled communities had higher CP than mown ones and to MTgrowth (estimate = 10.1, $P < 0.001$): communities that grown under higher mean temperatures had higher CP content than those grown under lower temperatures (Tableau 2.4). CP was also negatively linked to Rgrowth (estimate = -0.17, $P < 0.001$). PC2agri was never linked to DMD or any of its structural components. DMD and CP were not linked to PC1pedoclim and the digestibility structural components (NDF and CP) were not linked to PC2pedoclim. Finally, none of the agricultural practices nor pedoclimatic PCs affected AB : only the weather conditions during growing season affected AB. Rgrowth was positively linked to AB (estimate = 0.16, $P < 0.001$) whereas MTgrowth was negatively linked to AB (estimate = 11.4, $P < 0.001$): weeds aboveground biomass (AB) was higher under rainy

and less warm conditions

Tableau 2.5 Estimate and standard error of the relationships between leaf traits and the forage potential indicators tested with linear mixed-effect models. The field was chosen as a random effect. Marginal R² (R²m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. P-values (p) come from the type II ANOVA's Chi Squared.

	Dry matter digestibility g kg ⁻¹			Neutral detergent fiber g kg ⁻¹			Crude proteins g kg ⁻¹			Aboveground biomass g kg ²		
	Estimate (SE)	R ² m	p	Estimate (SE)	R ² m	p	Estimate (SE)	R ² m	p	Estimate (SE)	R ² m	p
CWM LDMC	-0.52 (±0.16)	0.16	0.002	0.83 (±0.1)	0.18	< 0.001	-	-	ns	-	-	ns
CWM LNC	2.12 (±1.02)	0.16	0.038	-	-	ns	3.14 (±0.49)	0.27	< 0.001	-1.44 (±0.52)	0.03	0.01
CWM C/N ratio	-0.67 (±0.26)	0.16	0.009	-	-	ns	-0.45 (±0.09)	0.27	< 0.001	-	-	ns

Concerning leaf traits, we found that DMD was negatively related with CWM LDMC (estimate = -0.51, $P = 0.002$, Figure 2.5A) and CWM C/N ratio (estimate = -0.67, $P = 0.009$, Figure 2.5B) and positively with CWM LNC (estimate = 2.13, $P = 0.04$, Figure 2.5C, Tableau 2.5). NDF was positively related with CWM LDMC (estimate = 0.85, $P < 0.0001$, Tableau 2.5). A positive relationship was also established between CP and CWM LNC (estimate = 3.15, $P < 0.0001$) and negatively with CWM C/N ratio (estimate = -0.45, $P < 0.0001$, Tableau 2.5). CWM LNC was also negatively related to AB (estimate = -1.42, $P = 0.006$, Tableau 2.5). Finally, CWM SLA was not related to digestibility, any of its structural components nor to AB.

Path analysis confirmed our previous results and showed that agricultural practices and pedoclimatic conditions directly had an impact on DMD but did not modify leaf traits (Figure 2.6): PC1agri increased DMD ($P = 0.009$), and PC2pedoclim decreased DMD ($P = 0.01$). However the path analysis did not find any direct effect of weather variables Rgrowth and MTgrowth on DMD. It also showed that CWM LDMC ($P = 0.004$) and CWM C/N ratio ($P = 0.02$) decreased DMD whereas LNC increased DMD ($P = 0.002$, Figure 2.6). Only the weather variables MTgrowth and Rgrowth had an impact on AB ($P < 0.0001$) and CWM of leaf traits (Figure 2.6). We found no effect of CWM of leaf traits or agricultural practices and pedoclimate variables on AB (Figure 2.6). Finally, we found strong covariations between CWM C/N ratio and CWM LDMC ($P < 0.0001$), between CWM C/N ratio and CWM LNC ($P < 0.0001$), between PC1agri and PC2pedoclim ($P < 0.0001$, Figure 2.6) and between Rgrowth and MTgrowth ($P < 0.0001$). We found no covariation between DMD and AB. To summarize, we found low but significant effects of CWM LDMC, CWM LNC and CWM C/N ratio on DMD and a moderate significant short-term weather effect on CWM LNC, CWM LDMC, and AB. We also found moderate but significant effects of PC1agri and PC2pedoclim, on DMD. Finally, the strongest effect observed, still considered moderate (0.77, $p < 0.0001$, Figure 2.6), is the negative effect of MTgrowth on AB (Figure 2.6).

4 Discussion

4.1 Olive grove and vineyard weeds had a potential to provide forage resources for livestock

This study evaluates whether weeds have a potential to provide quality forage for livestock. Our results indicate a promising potential for forage resources for sheep (Figure 2.3, Tableau 2.3). Studied species and communities have a high in vitro digestibility ($> 600 \text{ g kg}^{-1}$) with a mean digestibility of around 769 g kg^{-1} at the leaf species level and

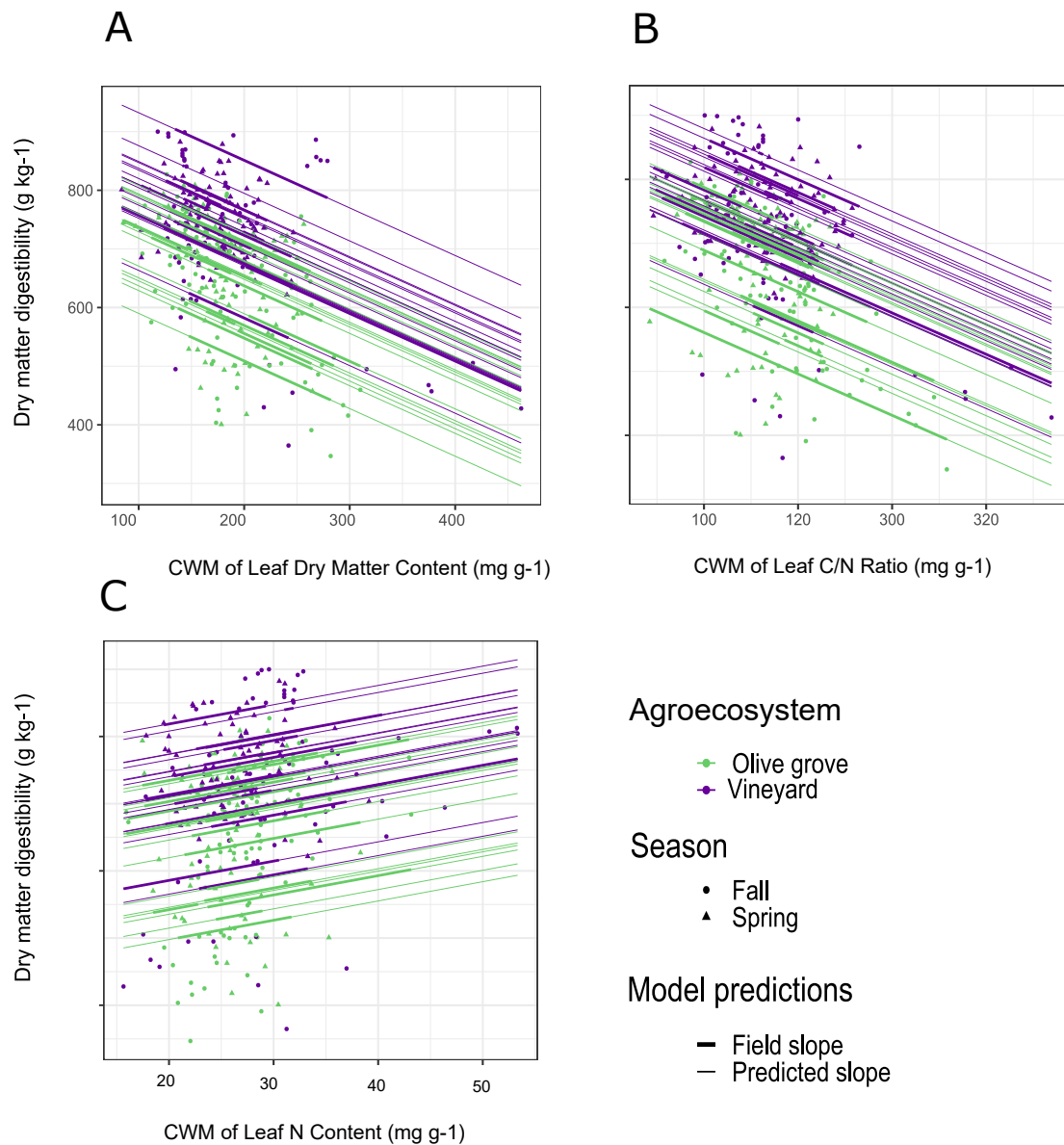
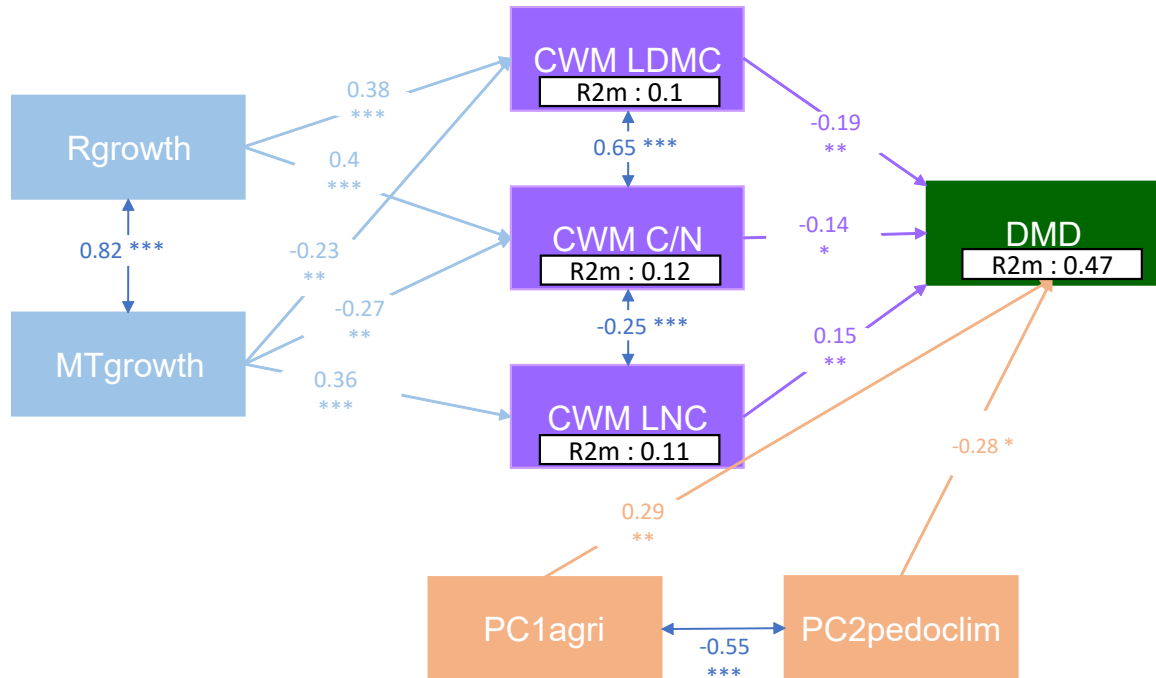


Figure 2.5 Relationships and slopes from the linear mixed models between dry matter digestibility of the community and a. community weighted mean of leaf dry matter content (LDMC), b. community weighted mean of leaf C/N ratio, c. community weighted mean of leaf nitrogen content (LNC). One dot represents one sampled community. Round dots represent fall sampling, triangle dots represent spring sampling. Green dots represent olive groves, violet dots represent vineyards. Bold lines represent the slope of the observed relationship and the normal line represents the predictions of the model with the field chosen as a random effect on the intercept.

689 g kg⁻¹ (± 116) at the community level. These DMD values are suitable for ruminants ((Bosworth et al., 1980), (Figure 2.3). According to the indicator of Cruz et al. (2010), which proposes four categories of plant forage quality based on their leaf traits values (LDMC), the majority of species (71.6%) and communities (87%, supp Tableau 2.1) of

A.



B.

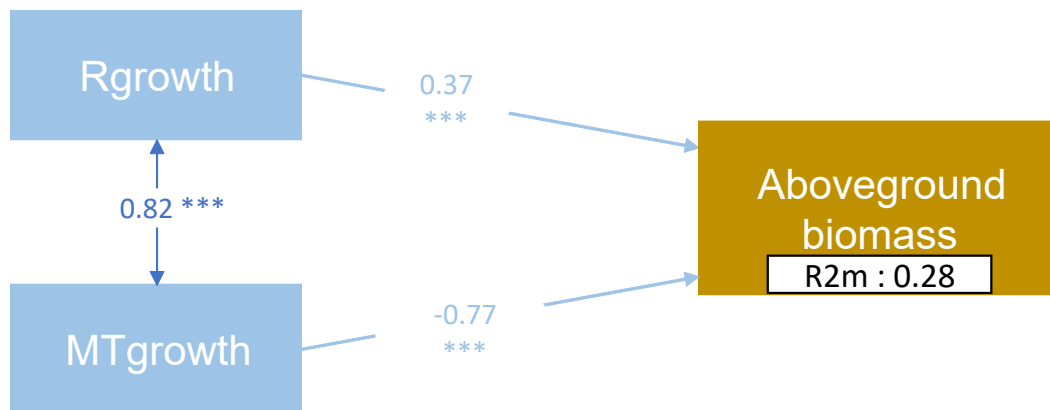


Figure 2.6 Structural equation modeling on A. the dry matter digestibility and B. the aboveground biomass of all the sampled communities. Path coefficients between variables are standardized regression coefficients. The field was chosen as a random effect. Rgrowth, MTgrowth, PC2pedoclim and PC1agri are exogenous variables: no causal arrow point on them. Double-headed arrows show relationships of covariation but without any assumed causality. The displayed coefficients are from the significant relationships.

our study fitted in the most digestible category (group A).

When compared to natural or sown grassland species, the studied weed species had either equal (Bumb et al., 2016) or lower ranges of digestibility (Al Haj Khaled et al., 2006). However, the studied weed communities had a lower forage quality overall than sown grasslands composed of selected forage species. Only four of the studied species had higher or similar DMD than two of the most widespread sown forages species: *Lolium multiflorum* (mean DMD : 892 g kg⁻¹) or *Medicago sativa* (mean DMD : 880 g kg⁻¹, (Agabriel, 2007)) which cover 330 000 ha of grasslands in France (Luzerne France, 2022). Although some of the most digestible species in our study: *Chenopodium album* (953 g kg⁻¹), *Diplotaxis erucooides* (886 g kg⁻¹), and *Galium aparine* (870 g kg⁻¹)(Figure 2.3), respectively the first, the fourth and the fifth most digestible, are usually of important concern as they are considered to be harmful weeds in annual cropping systems (herbicide-resistant, competitive, allelopathic) and are therefore suppressed by weed management instead of being used as forage (Defelice, 2002; Qasem, 2007).

However, this high digestibility of weed species needs to be qualified by two points. First, some highly digestible species (Figure 2.3) are actually toxic or irritating: *Bituminaria bituminosa*, *Euphorbia serrata*, *Ranunculus bulbosus* and *Senecio vulgaris*. If these species were too abundant they could decrease the interest of livestock grazing in the fields. Another very digestible and abundant species, *Diplotaxis erucooides*, even if it can be eaten in small quantity by livestock (Carpino et al., 2003; Pérez et al., 2009) is toxic when it is excessively eaten (KAZI TANI, 2014). Secondly, except when the species are toxic, palatability is usually known to be positively related to digestibility (Baumont, 1996; YAQOOB and JAVED, 2008). However, three sampled species with high digestibility are actually not palatable for livestock: *Tyrimnus leucographus*, *Helminthotheca echioides* and *Urtica urens*. It can be due to the fact that *T. leucographus* was measured at the plantling stage when the fiber content is still low, and to the presence of hairs and trichomes on *H. echioides* and *U. urens*, that are not recorder by digestibility measurement. Other highly digestible species also simply taste bad for livestock and are seldom eaten like *Galium aparine*. It seems then important to measure other forage quality indicator than digestibility on the weeds to accurately evaluate their forage potential.

Contrary to quality, weed biomass production was low. Weeds in olive groves and vineyards produced 0.6 t ha⁻¹ on average (Tableau 2.1). This was considerably lower than the mean biomass production of the french permanent grasslands in 2020 of 4.4 t.ha⁻¹ (Agreste, 2022). However, some of these low values should be interpreted with caution since when the sampling was realized, some weed community had already been mown or tilled (n = 60/305) by the farmers. Most of these plots were located in vineyards

($n = 40/60$) where weeds were more often destroyed than in olive groves. Consequently, the potential biomass production may have been under-estimated. If this early tillage was replaced by sheep grazing the animals would find qualitative weed biomass to graze. Moreover, in early spring most of the annual weeds are still young, which implies that their DMD is higher than when they reached their biomass peak. This temporality is a major explanation of the high DMD of the spring weed communities.

The forage potential was higher in spring than in fall, resulting from seasonal dynamics of both weed biomass quantity (AB) and quality (dry matter digestibility, crude proteins and neutral detergent fiber content) (Tableau 2.3). The lower forage potential in fall relates to a seasonal decrease in weed forage quality over the year (Abaye et al., 2009; Bumb et al., 2016) due to the drier climatic conditions during summer and before the fall rainfalls. Nevertheless, biomass production in fall can be an additional forage resource during a period of usually low vegetative productivity.

4.2 Community scale weed forage potential was related to leaf traits

Our second hypothesis was that the relationships between biomass quality, quantity and leaf traits would be consistent in perennial agroecosystems as demonstrated in grasslands, even if both ecosystems function very differently (Bumb et al., 2016). Specifically, we found that forage quality increased with increasing LNC and more significantly with decreasing LDMC and C/N at both the species and community levels. Our results extend the genericity of trait-digestibility relationships previously demonstrated in other ecosystems to weeds, despite their unique functional trait syndrome characterized by more ruderal strategies (Bourgeois et al., 2019)(Tableau 2.5,Figure 2.5,Figure 2.6). Bumb et al. (2016) demonstrated that the increase of LDMC and C/N ratio decreases digestibility, whereas an increase in LNC promotes nutritional quality and increases digestibility. However, we did not find any relationship between SLA and forage quality, even if this relationship is well documented in the literature (Pontes et al., 2007; Tasset et al., 2019).

Unexpectedly, we found no relationship between weed leaf traits and biomass even if, in previous studies, LDMC was found to be negatively related to biomass production in grasslands (Pontes et al., 2007). Similarly, SLA has been repeatedly identified as a significant determinant of biomass production in grasslands (de Bello et al., 2010; Garnier et al., 2019). The low variation in biomass between the studied fields may explain this absence of relationship between traits and biomass. Another explanation may be due to the differences of plants communities between grasslands and weeds, which are characterized by ruderal species. However, to further understand trait-biomass

relationships in such a particular context, it might also be relevant to measure traits of the stems, in addition to leaves (Bumb et al., 2016), since they represent an important part of plant biomass and can drive the biomass of the whole community more than leaf traits.

4.3 Increased weed forage potential due to disturbance in specific agroecosystems

Reflecting differences in weed species composition, weed community forage quality differed between agroecosystems. The three forage quality indicators (dry matter digestibility, crude proteins and neutral detergent fiber content) revealed higher forage quality in vineyards than in olive groves (Tableau 2.3). This difference can be explained by differing species composition between the agroecosystems: contrary to olive groves, the frequent tillage of vineyards selected for more digestible species. Our results demonstrated a difference between the five more abundant species in each agroecosystem (Supp Tableau 2.10). Two of the most abundant species of olive groves were *Poaceae* with low digestibility values: *Vulpia ciliata* (mean DMD: 615 g kg⁻¹) and *Bromus spp* (mean DMD: 655 g kg⁻¹). More digestible species with higher DMD values were more abundant in vineyards, for example, the olive grove to vineyard comparison shows *Chenopodium album* one to three occurrences, *Diploaxis erucoides* two to sixty-one occurrences and *Urtica urens* one to seventeen occurrences. Only *Calendula arvensis* was equally present in both systems with nine and seven occurrences in olive groves and vineyards respectively. *Diploaxis erucoides* (mean DMD: 886 g kg⁻¹), the most abundant (61 occurrences) and dominant (10% of species cover) species in vineyards, was also one of the most digestible species found in the present study and compared to sown species, but this species can be toxic if it is ingested excessively by livestock (KAZI TANI, 2014).

Agricultural practices were the primary cause of weed forage quality (DMD, NDF, CP) differences between agroecosystems. As expected, in the more disturbed agroecosystems like vineyards, the forage quality was higher, but there was no effect of the agricultural practices nor of the agroecosystem on biomass production. We found consistent positive effects of tillage on the forage quality (DMD, NDF, CP). These findings confirm those observed in grassland environments where higher levels of disturbance caused higher digestibility (Duru, 1997; Gardarin et al., 2014; Bumb et al., 2016). However, vineyards presented a significantly higher potential regarding the quality of the forage potential (mean DMD: 737 g kg⁻¹) than olive groves (mean DMD: 644 g kg⁻¹, Tableau 2.3), which was explained by differences in agricultural practices. The PC1agri showed that digestibility was higher when the soil was tilled rather than mown and increased with the

frequency and depth of tillage (Tableau 2.4, Figure 2.6). In previous studies, the increase in digestibility with the number of mowings/grazing was explained by the effect of the defoliation that keeps the vegetation at the vegetative stage and stimulates fast regrowth with less investment in the structural tissue (Pontes et al., 2007; Gardarin et al., 2014) but also selects fast life-cycle species. We assumed that tillage selected for more ruderal and thus more digestible species at the community level. Because tillage uproots plants, it is associated to a higher level of disturbance than mowing, which likely selected for species with more ruderal strategies. However, in grassland studies, the type of disturbance was different (gradient of mowing and/or sheep grazing intensity and frequency) than in vineyards and none of the previous studies had studied the effect of tillage on digestibility. These ruderal species generally have acquisitive and fast-growing strategies (Grime, 1974; Wright et al., 2004) associated with traits that also promote high digestibility. Surprisingly our results did not show any direct effect of agricultural practices on the CWM of any leaf trait unlike previous studies where agricultural practices modified leaf traits like SLA or LDMC (Gaba et al., 2014; Kazakou et al., 2016; Bopp et al., 2022a). This could be due to the narrow range of variations of the CWMs of the leaf traits preventing the detection of any covariation with the environmental variables.

Contrary to our expectations, weed biomass was not explained by agricultural practices. We expected that agricultural practices would reduce weed biomass, especially tillage, because they specifically aim at reducing plant cover. This lack of effect of disturbance due to agricultural practices on weed biomass production could be due to the frequent biomass destruction in all fields (mean number of mowings: 1.8, mean number of tillage: 3.6), which maintained a low level of weed biomass everywhere, not representative of species biomass production potential.

4.4 Weed forage potential was not affected by climatic conditions but varied with soil fertility

Despite a significant rainfall gradient among the surveyed fields, weed forage quality did not vary with climate. As suggested by Gardarin et al. (2014), we expected that forage quality would be lower under more arid conditions in response to more abundant stress-tolerant species with a high LDMC in weed communities. Soil fertility had a negative effect on DMD of weed communities (Tableau 2.4, Figure 2.6). This relationship was not verified for crude proteins and neutral detergent fiber content or aboveground biomass. This result contradicts previous studies, in grasslands, where fertile soils positively affected leaf traits like SLA or LNC or decreased LDMC, and increased digestibility (Duru et al., 2007; Ordoñez et al., 2009; Jager et al., 2015). The negative relationship between fertility

and digestibility found in our study can be due to the covariation between PC1agri (tillage VS mowing axis: Tableau 2.2) and PC2pedoclim (fertile vs not fertile soils: Tableau 2.2): tillage increases DMD but also decreases the organic matter in the soil. Consequently, the effect of tillage overrides the effect of soil fertility.

The absence of a relationship between long term pedoclimatic variables or agricultural practices variables and leaf traits made the role of leaf traits difficult to interpret in mediating the response of digestibility to environmental conditions. However, the limited range of both gradients (pedoclimate, agricultural practices) can explain the weak response of leaf traits across the field network (Figure 2.2,supp Tableau 2.7). Another possibility could be that these traits were not very responding to the chosen explanatory variables but responded only to short-term conditions: Bopp et al. (2022a) already showed that vineyard weeds CWM respond more to seasonality than to management practices. Indeed, only short-term weather variables significantly modified leaf CWMs. Higher mean temperatures and more rainfalls during growing season significantly increased CWMs of LDMC and leaf C/N ratio and increased CWM of LNC, indirectly modifying dry matter digestibility of weed communities. This effect is surprising: rainfalls, usually known to decrease LDMC and to increase LNC (Gardarin et al., 2014; Garnier et al., 2019), in our case indirectly favor traits driving lower digestibility. Like for soil fertility these dynamics are unusual and would need specific studies to be well understood. Maybe the dynamics driving species composition in ruderal communities are different from those known in grasslands because of the instability of weed communities dominated by annuals species that can be completely removed several times a year. Short-term weather conditions were also the only variables that modified biomass production. This effect was not mediated by CWM of leaf traits like in the case of dry matter digestibility: weather conditions had a direct effect on aboveground biomass of weeds. Low mean temperature and higher rainfalls had a positive effect on weed biomass: these dynamics are in line with what was already known for grassland communities (Chollet et al., 2014).

4.5 Perspectives for perennial cropping systems management

We showed that weeds could represent a qualitative source of forage in vineyards and olive groves. Management practices with high disturbing effects like tillage increased forage quality but limited the biomass production below its peak by constantly removing the weeds. In our study we also found that tillage deeply favors *Diploaxis erucooides* abundance, a highly digestible species whose excessive consumption is toxic for livestock. Fields where *Diploaxis erucooides* is dominant cannot be grazed as a principal food resource because this plant needs to stay a minor part of the consumed ration. Moreover,

previous studies demonstrated that tillage reduces biodiversity in perennial agroecosystems, especially of wild bees and arthropods (Kratschmer et al., 2018; Carpio et al., 2019), soil biodiversity (Sánchez-Moreno et al., 2015) or plant richness and abundance (Fried et al., 2019; Carpio et al., 2020). In contrast, cover crops or spontaneous vegetation often increase the biodiversity in the fields (Gómez et al., 2018; Cohen et al., 2015) and, consequently the provision of ES (Daane et al., 2018). Even if tillage significantly increased weed digestibility, forage quality in non-tilled fields is high according to both Bosworth et al. (1980) and Cruz et al. (2010): it is possible to achieve high forage quality and biodiversity-friendly farming practices simultaneously in highly disturbed ecosystems such as vineyards and olive groves.

In vineyards and olive groves weed quantity is low but weeds biomass production is not the principal objective of the studied agroecosystems, and it would not be possible to produce a high quantity of weed biomass while preserving crop yields. However agricultural practices can be modified to avoid tillage or mowing before the sheep graze. It is also possible to manage the number of sheep or time spent grazing to adapt to the available biomass and to other targeted ES (Zhang et al., 2007). Additionally, weed biomass represents a complementary resource to grasslands and is not the principal sheep food source. Finally, even if the biomass is low at the field level, a lot of olive groves (17 700 ha) and overall vineyards (300 000 ha) are present in the French Mediterranean region (Agreste, 2022), representing a very important potential. Removing weeds by sheep grazing is also a biodiversity-friendly agricultural practice that does not affect the yield and helps to reduce time spent on mechanical or chemical weeding (Niles et al., 2018; Lazcano et al., 2022).

Our study suggests to change the temporality of management practices in olive groves and vineyards. Nowadays, most farmers destroy plant cover in spring to avoid competition for water with weeds (Kazakou et al., 2016)(France Olive website, April 2022): this was the case of all of the wine-growers and 75% of olive growers in the study. Consequently, we suggest that the higher forage potential in spring is also interesting for sheep farmers because it is early in the year, before the first weed destruction operations. It is a period where forage resources can still be rare in semi-natural or natural environments and where weeds have grown thanks to the fall and winter rainfalls and where their digestibility is high. It would be a win-win association to remove the weeds by sheep grazing in spring. Fall grazing can also be considered as an interesting option because it precedes (olive) or follows (grapevine) the harvest, and a lot of producers will also destroy the soil cover at this time of the year: 63% of the surveyed wine-growers and 33% of the olive growers destroyed the weed biomass during fall. However, it might not be as interesting as in

spring for sheep farmers because of the lower weed quantity.

Finally, integrating sheep in vineyards and olive groves may represent economic benefits for producers by reducing herbicide costs or tillage and mowing time and fertilize the field (Niles et al., 2018; Schoof et al., 2021). It also increases ecological benefits by reducing agricultural practices that could negatively impact the biodiversity of agroecosystems. More broadly, this farming practice contributes to better integration of crop and livestock systems in Mediterranean agriculture. In this perspective, our study provides a sound basis for the consideration of the forage potential of weeds found in vineyards and olive groves, two emblematic Mediterranean agroecosystems.

Supplementary materials

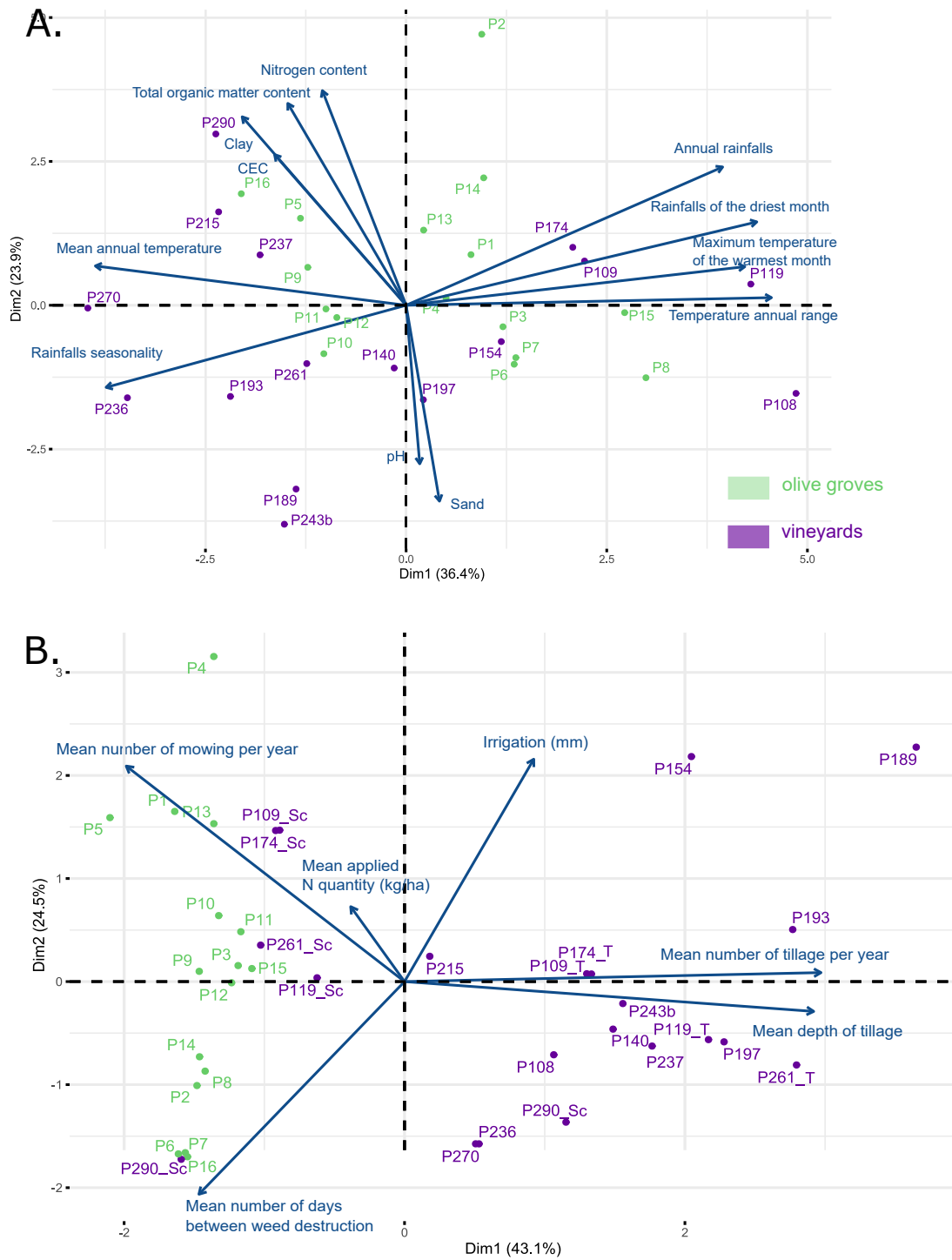


Figure 2.7 Biplot of the PCA of A. Pedoclimatic conditions and B. Agricultural practices.

Tableau 2.6 Mean, median, standard deviation, minimum and maximum of the six agricultural practices variables from the 32 fields.

Agricultural practices variables	Unit	Mean	Median	sd	Min	Max
Mean number of tillage per year	count	1.61	0	2.09	0	7
Mean depth of tillage	cm	7.58	0	9.28	0	27
Mean number of mowing per year	count	1.35	1	1.23	0	5
Mean return interval between two destructions of weed biomass	days	129	75	111	15	365
Mean applied nitrogen quantity	kg ha	189	32.5	447	0	2425
Mean quantity of irrigation per year	mm	35.2	0	67.3	0	275

Species	Total cover	Species cover	Occurrences
Bare soil	43.024	NA	NA
<i>Medicago minima</i>	4.506	7.908	78
<i>Plantago lanceolata</i>	2.205	3.870	65
<i>Bromus madritensis</i>	2.145	3.764	55
<i>Diploaxis erucooides</i>	2.129	3.736	63
<i>Geranium molle</i>	2.048	3.594	98
<i>Crepis sancta</i>	1.976	3.467	128
<i>Veronica persica</i>	1.784	3.132	99
<i>Stellaria media</i>	1.736	3.047	90
<i>Helminthotheca echioides</i>	1.733	3.042	26
<i>Bromus erectus</i>	1.618	2.839	10
<i>Malva sylvestris</i>	1.580	2.773	47
<i>Vulpia ciliata</i>	1.511	2.651	50
<i>Bromus sp</i>	1.500	2.632	86
<i>Erodium cicutarium</i>	1.492	2.619	51
<i>Medicago polymorpha</i>	1.363	2.392	58
<i>Lolium rigidum</i>	1.341	2.354	66
<i>Bromus sterilis</i>	1.323	2.322	22
<i>Dactylis glomerata</i>	1.152	2.022	24

Species	Total cover	Species cover	Occurrences
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	1.032	1.811	43
<i>Hordeum murinum</i>	0.842	1.479	45
<i>Geranium rotundifolium</i>	0.818	1.436	77
<i>Poa annua</i>	0.765	1.342	58
<i>Medicago arabica</i>	0.758	1.331	37
<i>Sherardia arvensis</i>	0.718	1.260	67
<i>Cynodon dactylon</i>	0.716	1.256	30
<i>Rumex pulcher</i>	0.715	1.255	31
<i>Anacyclus radiatus</i>	0.599	1.051	10
<i>Cyperus rotundus</i>	0.557	0.978	5
<i>Bellis perennis</i>	0.557	0.978	16
<i>Hordeum vulgare</i>	0.492	0.864	15
<i>Carduus pycnocephalus</i>	0.490	0.861	34
<i>Torilis nodosa</i>	0.474	0.831	16
<i>Urtica urens</i>	0.461	0.808	18
<i>Convolvulus arvensis</i>	0.446	0.782	62
<i>Sonchus oleraceus</i>	0.429	0.754	59
<i>Echium vulgare</i>	0.391	0.686	7
<i>Carex sp</i>	0.383	0.672	9
<i>Torilis sp</i>	0.379	0.666	32
<i>Avena sterilis</i>	0.370	0.650	35
<i>Crepis foetida</i>	0.368	0.646	26
<i>Conyza sumatrensis</i>	0.366	0.643	24
<i>Lolium sp</i>	0.363	0.638	12
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	0.323	0.567	14
<i>Vicia hybrida</i>	0.318	0.558	17
<i>Cerastium glomeratum</i>	0.316	0.554	52
<i>Crepis vesicaria</i>	0.310	0.544	15
<i>Lamium amplexicaule</i>	0.280	0.491	25
<i>Taraxacum sp</i>	0.259	0.455	15
<i>Ranunculus bulbosus</i>	0.255	0.448	18
<i>Sanguisorba minor</i>	0.254	0.445	27
<i>Picris hieracioides</i>	0.253	0.444	13
<i>Clinopodium nepeta</i>	0.250	0.439	13
<i>Bituminaria bituminosa</i>	0.222	0.389	11
<i>Erodium ciconium</i>	0.217	0.380	17

Species	Total cover	Species cover	Occurrences
<i>Bromus hordeaceus</i>	0.206	0.361	13
<i>Calendula arvensis</i>	0.202	0.355	16
<i>Euphorbia prostrata</i>	0.201	0.353	11
<i>Veronica hederifolia</i>	0.195	0.343	20
<i>Medicago lupulina</i>	0.190	0.333	8
<i>Medicago sp</i>	0.175	0.307	15
<i>Hypochaeris radicata</i>	0.168	0.296	17
<i>Tyrimnus leucographus</i>	0.168	0.294	10
<i>Senecio vulgaris</i>	0.167	0.292	33
<i>Lepidium draba</i>	0.166	0.292	12
<i>Erodium malacoides</i>	0.161	0.282	9
<i>Medicago rigidula</i>	0.153	0.268	9
<i>Galium aparine</i>	0.149	0.262	10
<i>Daucus carota</i>	0.148	0.260	15
<i>Vicia sp</i>	0.147	0.258	30
<i>Medicago orbicularis</i>	0.146	0.257	11
<i>Vicia sativa</i>	0.142	0.250	13
<i>Veronica polita</i>	0.136	0.239	6
<i>Trifolium lappaceum</i>	0.130	0.229	6
<i>Scorpiurus subvillosus</i>	0.126	0.220	10
<i>Silene latifolia</i>	0.123	0.216	3
<i>Geranium dissectum</i>	0.121	0.213	15
<i>Andryala integrifolia</i>	0.120	0.210	9
<i>Crepis bursifolia</i>	0.109	0.191	5
<i>Leontodon sp</i>	0.109	0.190	4
<i>Sonchus asper</i>	0.102	0.178	9
<i>Galium parisiense</i>	0.101	0.177	8
<i>Muscari neglectum</i>	0.098	0.172	23
<i>Cardamine hirsuta</i>	0.091	0.159	27
<i>Mibora minima</i>	0.088	0.155	5
<i>Veronica arvensis</i>	0.088	0.154	23
<i>Euphorbia helioscopia</i>	0.085	0.150	18
<i>Foeniculum vulgare</i>	0.082	0.144	7
<i>Tordylium apulum</i>	0.081	0.142	4
<i>Cerastium semidecandrum</i>	0.079	0.138	5
<i>Lactuca serriola</i>	0.076	0.133	7

Species	Total cover	Species cover	Occurrences
<i>Rumex crispus</i>	0.073	0.127	4
<i>Aegilops geniculata</i>	0.072	0.126	5
<i>Urospermum dalechampii</i>	0.070	0.123	4
<i>Cirsium arvense</i>	0.070	0.123	12
<i>Taraxacum officinale</i>	0.068	0.120	5
<i>Fumaria officinalis</i>	0.063	0.111	11
<i>Rubia peregrina</i>	0.058	0.102	3
<i>Verbascum sinuatum</i>	0.056	0.098	2

Tableau 2.10 Total cover (including bare soil), total species cover (removing bare soil) and occurrences of the 100 most abundant species.

Tableau 2.7 Mean, standard deviation, minimum and maximum of the six climatic variables from the 12 weather stations, from 1980 to 2020.

Climatic variables	Unit	Mean	sd	Min	Max
Mean annual temperature	°C	15.2	0.6	13.7	15.9
Annual rainfalls	mm	660	129	515	952
Rainfalls of the driest month	mm	5.66	1.95	3.42	9.48
Max temperature of the warmest month	°C	36.3	1.2	34.3	38.1
Temperature annual range	°C	41.2	2.6	36.3	45.4
Rainfall seasonality	mm	90.5	3.43	85.1	95.7

Tableau 2.8 Mean, standard deviation, minimum and maximum of the six soil variables from the 32 fields.

Soil variables	Unit	Mean	sd	Min	Max
pH	pH	8.09	0.52	6.65	8.7
Clay	%	20.2	8.84	4.50	40.1
Sand	%	40.6	16.5	18	90.7
Nitrogen content	g kg ⁻¹	1.28	0.57	0.61	2.99
Cation-exchange capacity	cmol+ kg ⁻¹	13.1	6.31	5.11	36
Total organic matter content	%	2.34	1.02	0.76	5.1

Tableau 2.9 Number of species, mean, minimum and maximum of the five leaf traits.

Leaf trait	Unit	Mean	Min	Max	Number of species Vineyards	Olive groves
Leaf Dry Matter Content	mg g ⁻¹	190	58.1	514	67	65
Specific Leaf Area	m ² kg ⁻¹	27	8.04	62.9	67	65
Leaf Nitrogen Content	mg g ⁻¹	31.4	13.3	55.9	67	59
Leaf Carbon Content	mg g ⁻¹	401	282	453	67	59
Leaf C/N ratio		140	62.2	311	67	59

Species	Dry matter digestibility
<i>Chenopodium album</i>	953
<i>Calendula arvensis</i>	936
<i>Urtica urens</i>	919
<i>Diplotaxis eruroides</i>	886
<i>Galium aparine</i>	870
<i>Sonchus oleraceus</i>	866
<i>Solanum sp</i>	858
<i>Hordeum vulgare</i>	856
<i>Urospermum dalechampii</i>	847
<i>Hypochaeris radicata</i>	845
<i>Crepis sancta</i>	841
<i>Tyrimnus leucographus</i>	839
<i>Malva sylvestris</i>	839
<i>Stellaria media</i>	838
<i>Tordylium apulum</i>	837
<i>Taraxacum officinale</i>	837
<i>Taraxacum sp</i>	837
<i>Torilis arvensis</i>	837
<i>Aristolochia clematitis</i>	834
<i>Hirschfeldia incana</i>	834
<i>Torilis nodosa</i>	834
<i>Torilis sp</i>	834
<i>Picris hieracioides</i>	833
<i>Sherardia arvensis</i>	832

Species	Dry matter digestibility
<i>Medicago polymorpha</i>	830
<i>Cirsium arvense</i>	830
<i>Senecio vulgaris</i>	829
<i>Helminthotheca echioides</i>	829
<i>Convolvulus arvensis</i>	828
<i>Leontodon sp</i>	822
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	821
<i>Silene latifolia</i>	819
<i>Medicago rigidula</i>	817
<i>Crepis pulchra</i>	816
<i>Medicago arabica</i>	815
<i>Euphorbia serrata</i>	813
<i>Ranunculus bulbosus</i>	813
<i>Daucus carota</i>	811
<i>Crepis sp</i>	809
<i>Conyza sumatrensis</i>	802
<i>Lactuca serriola</i>	802
<i>Crepis vesicaria</i>	801
<i>Setaria verticillata</i>	800
<i>Crepis foetida</i>	799
<i>Medicago sp</i>	795
<i>Carduus pycnocephalus</i>	793
<i>Foeniculum vulgare</i>	790
<i>Conyza canadensis</i>	789
<i>Clinopodium nepeta</i>	780
<i>Erodium malacoides</i>	780
<i>Geranium molle</i>	780
<i>Anacyclus radiatus</i>	779
<i>Bituminaria bituminosa</i>	778
<i>Medicago lupulina</i>	777
<i>Rumex pulcher</i>	775
<i>Medicago minima</i>	775
<i>Lamium amplexicaule</i>	773
<i>Erodium ciconium</i>	773
<i>Vicia hybrida</i>	771
<i>Sanguisorba minor</i>	768

Species	Dry matter digestibility
<i>Geranium rotundifolium</i>	762
<i>Plantago lanceolata</i>	757
<i>Vicia sp</i>	756
<i>Galium parisiense</i>	752
<i>Hordeum murinum</i>	747
<i>Rumex crispus</i>	743
<i>Veronica persica</i>	741
<i>Chondrilla juncea</i>	736
<i>Setaria viridis</i>	736
<i>Erodium cicutarium</i>	730
<i>Rubia peregrina</i>	726
<i>Poa annua</i>	716
<i>Euphorbia prostrata</i>	713
<i>Poa sp</i>	705
<i>Rostraria cristata</i>	697
<i>Lolium sp</i>	694
<i>Poa infirma</i>	694
<i>Lolium rigidum</i>	670
<i>Avena sterilis</i>	661
<i>Echium vulgare</i>	661
<i>Bromus madritensis</i>	655
<i>Bromus sp</i>	655
<i>Bromus sterilis</i>	655
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	653
<i>Bromus erectus</i>	645
<i>Bromus hordeaceus</i>	645
<i>Avena sp</i>	643
<i>Dactylis glomerata</i>	643
<i>Sorghum halepense</i>	628
<i>Cynodon dactylon</i>	628
<i>Vulpia ciliata</i>	615
<i>Carex sp</i>	609
<i>Elytrigia sp</i>	560
<i>Cyperus rotundus</i>	538
<i>Bothriochloa barbinodis</i>	538

Species	Dry matter digestibility
---------	--------------------------

Tableau 2.11 Dry matter digestibility at the leaf species level of all the measured species. When a species was measured both in olive groves and vineyards we indicated the mean of both values.

Chapitre 3

Flowers of ruderal species are numerous but small, short and low-rewarding

Abstract

Weed species are ecological models that recently received considerable attention due to their particular strategies linked to their ruderal-competitive traits. They are known to have the potential to provide additional floral resources for insects in flower-poor agroecosystems. However, their floral traits are much more scarcely studied than those of plants found in other habitats, such as grasslands. The aim of this study was to describe the floral phenotype of weeds and to determine to what extent their floral traits match their ecological strategies as described based on leaf traits. We cultivated 19 forb weeds from perennial agroecosystems, previously identified in Mediterranean fields, in a greenhouse for seven months and collected data on 12 floral and 5 leaf traits. We tested whether these traits covaried and exhibited an ecological strategy at the phenotype scale. We found that in matters of flower production, weed species face a trade-off: either numerous small, low-stature flowers with small quantities of pollen and nectar, or few, large, higher-held flowers with more pollen and nectar. The floral traits were found to reflect Grime's CSR strategies: the weed species producing fewer but costlier flowers belonged to C-strategy species, whereas those producing more but less costly flowers belonged to species dominated by an R strategy. These findings indicate that the potential of weeds as floral resources for insects is related to their ecological strategies, which are known to be affected by agricultural practices that filter species composition. This implies that, as for the provision of other ecosystem services, weed communities can be managed to select species with floral traits matching the requirements of flower-visiting insects like pollinators or parasitoid wasps.

Résumé du chapitre en français

L'objectif du deuxième chapitre de résultats est de **décrire le phénotype floral des adventices afin de comprendre comment les traits floraux des adventices covariant et s'ils contribuent aux stratégies écologiques**. Comprendre le lien entre les stratégies écologiques déjà décrites et les traits floraux permettrait de faciliter la gestion des adventices dans l'optique de fournir des ressources florales. Pour cela nous avons sélectionné 19 espèces adventices parmi les plus communément retrouvées au stade fleuri durant les échantillonnages du printemps 2021 et les avons cultivées sous serre, en conditions contrôlées, de février à août 2022. Nous avons mesuré 12 traits floraux liés à la morphologie, les ressources et la phénologie, cinq traits foliaires et avons calculé les stratégies écologiques CSR de ces espèces. Nous avons ensuite analysé comment ces traits et stratégies covariant. Les hypothèses de ce chapitre sont que :

1. les traits floraux covariant selon un trade-off entre le nombre de fleurs et leurs coûts, approchés par les traits floraux liés à la taille et les ressources.
2. les stratégies florales et foliaires covariant, indiquant que les stratégies écologiques peuvent être intégrées à l'échelle du phénotype, incluant différents organes.

Nous avons montré (Figure 3.1) que les traits floraux des adventices varient selon deux stratégies : certaines espèces investissent dans des fleurs de grande taille, hautes et produisant beaucoup de ressources mais qui sont peu nombreuses par individu tandis que d'autres espèces créent de nombreuses fleurs de petites tailles et peu récompensantes pour les insectes. Parmi les 19 espèces étudiées Cependant tous les traits liés aux coûts des fleurs ne covariant pas avec le nombre de fleurs par individu. Ces stratégies florales sont liées aux stratégies écologiques CSR décrites par Grime, même si peu de traits floraux covariant avec les traits foliaires. En effet, les espèces produisant peu de fleurs coûteuses sont des espèces aux stratégies écologiques majoritairement compétitives tandis que celles produisant de nombreuses petites fleurs ont des stratégies écologiques majoritairement rudérales.

Cela permet de conclure que les traits floraux nécessitent d'être pris en compte lorsque l'on étudie les stratégies écologiques des plantes via leur phénotype car elles sont liées aux stratégies écologiques des communautés adventices, elles-mêmes liées à la possibilité de rendre des services écosystémiques.

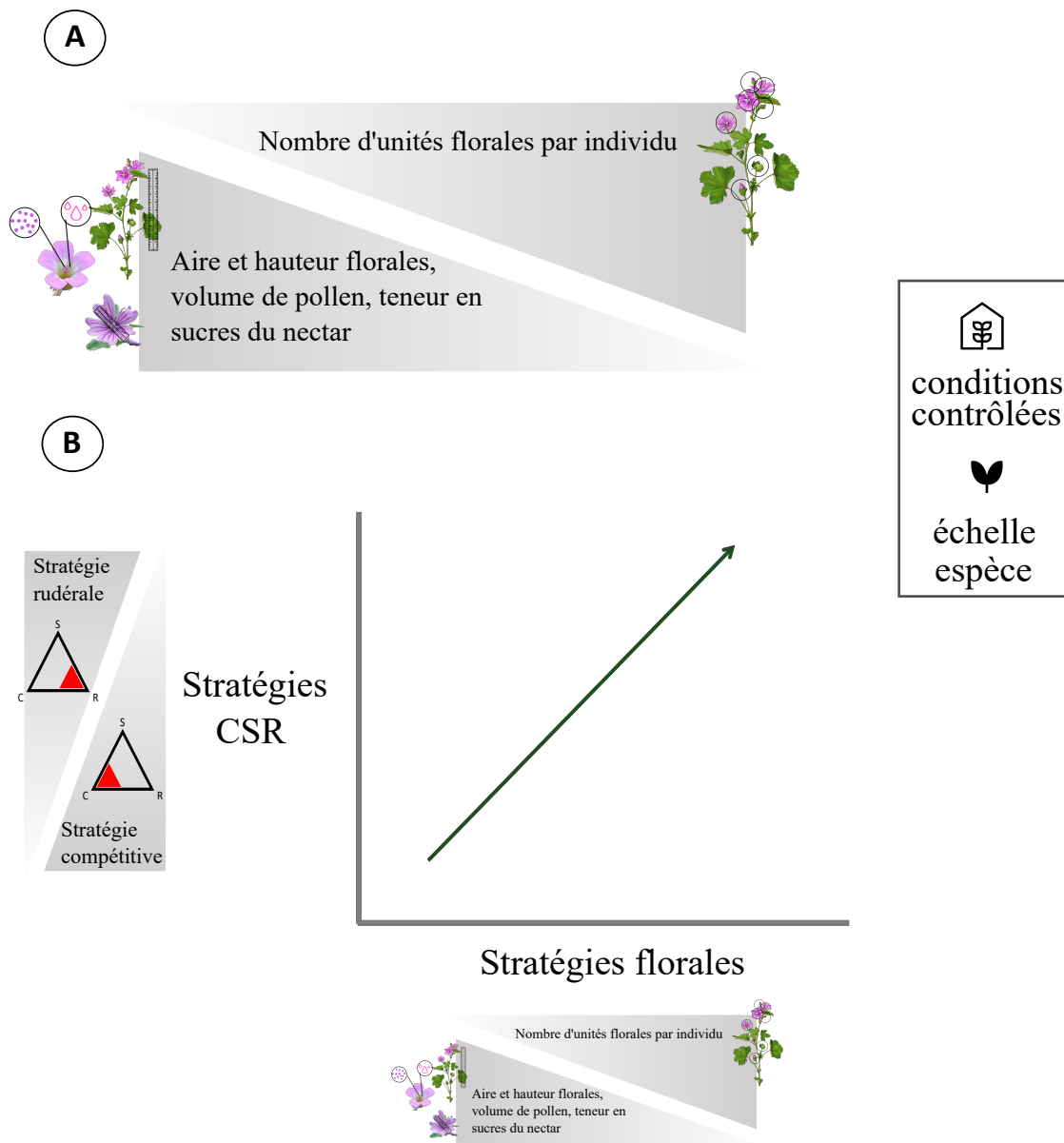


Figure 3.1 Résumé des résultats du chapitre 3 : en A. le trade-off fonctionnel qualité/quantité des fleurs, entre d'un côté les espèces produisant des fleurs coûteuses, avec une aire florale et une hauteur reproductive élevées, du nectar plus riche en sucres et un volume de pollen plus élevé *vs* les espèces avec des fleurs peu coûteuses mais produisant de nombreuses fleurs et B. la covariation entre cette stratégie florale et les stratégies écologiques CSR de Grime, montrant que les espèces avec des stratégies compétitives produisent peu de fleurs coûteuses tandis que les espèces avec des stratégies rudérales produisent beaucoup de fleurs peu coûteuses. Ces résultats ont été obtenus grâce à une expérimentation sous serre en conditions contrôlées menée sur 19 espèces adventices entre février et août 2022 grâce à des analyses de corrélation et une analyse en composantes principales.

1 Introduction

Floral traits are morphological, phenological, or physiological characteristics underlying the diversity of floral phenotypes and pollination types (Violle et al., 2007; E-Vojtkó et al., 2022). They reflect the carbon costs of producing and maintaining flowers and floral resources (i.e. nectar and pollen) over time (B. Lanuza et al., 2023). Floral traits also define more or less attractive displays for flower-visiting insects, which are key for plant-insect interactions and pollination success. Unlike leaf traits that determine plant growth and survival through resource acquisition and conservation, floral traits affect the likelihood of reproduction, another component of plant fitness, through pollinator attraction and seed production for animal-pollinated plants (Roddy et al., 2021). Pollinator attraction is known to strongly relate to visual cues and resource availability, determined by multiple traits such as flower height, surface area, colour, number, or flowering phenology (Fornoff et al., 2017; Hegland and Totland, 2005; Junker and Parachnowitsch, 2015; Rowe et al., 2020; Caruso et al., 2019) and is essential to achieve reproduction in insect-pollinated plants. Yet, integrative approaches to floral phenotypes are needed to understand how these visual cues and resource availability traits relate to their physiological construction costs (B. Lanuza et al., 2023). Studies on floral traits usually focus on insect-plant interactions and the identification of key floral traits for insect attraction (Hegland and Totland, 2005), and less frequently consider covariation among floral traits to describe plant strategies. In addition, and despite the importance of floral traits for plant reproduction, studies focusing on floral traits, unlike those on leaf traits, tend to cover a limited number of plant taxa (Roddy et al., 2021), and disproportionately from grassland ecosystems.

Furthermore, contrary to leaf traits, there is no accepted general frame representing plant floral strategies. As a consequence, floral traits have hardly been studied in relation to plant strategies (E-Vojtkó et al., 2020). The global spectrum of plant forms and functions describes the main plant strategies based on two major axes of trait covariation, one related to a trade-off between resource acquisition and conservation and the other one to plant size, neither taking into consideration flower costs and flower size (Díaz et al., 2016). The axes of covariation and fundamental trade-offs between floral traits remain unexplored, except for certain evolutionary compromises such as the negative relationship between flower size and number (Sargent et al., 2007; Worley and Barrett, 2000). This trade-off derives from the fact that plants cannot freely allocate their limited resources to both flower size and flower number. Ortiz et al. (2021) recently showed that certain visual cues floral traits, e.g. floral area, are associated with the quantity of pollen and nectar produced by the plant on 98 species of Mediterranean shrubland and woodland.

B. Lanuza et al. (2023) recently explored the spectrum of reproductive traits in 1500 flowering plants worldwide, within a global set of plant-pollinator networks and identified two major covariations axes on floral traits. The first axis distinguished species that produced many and small flowers to those producing few, big and rewarding (nectar, pollen) flowers and the second one distinguished species from low to high autonomous selfing. In their study, floral resources were assessed by using the number of pollen grains and the quantity of nectar. However, the volume of pollen, pollen protein content, nectar accessibility or nectar sugar content have not been studied despite their major role in plant costs and pollinator attractivity (Fornoff et al., 2017; Gallagher and Campbell, 2017; Hatt et al., 2019; Parachnowitsch et al., 2019).

To reach a deeper understanding of the relationships and trade-offs between multiple floral traits, Roddy et al. (2021) recently proposed the development of a Flower Economics Spectrum (FES). The FES incorporates the multiple pathways by which floral traits can be shaped by multiple filters acting on flower functions. Its authors were inspired by the economics spectra previously proposed for the leaf (Díaz et al., 2016; Wright et al., 2004) and the roots (Roumet et al., 2016; Weemstra et al., 2016). In its current definition, the FES includes three major floral traits: (1) flower size, defined as the two-dimensional projected surface of the petals; (2) floral mass area (FMA), defined as the dry mass of the petals divided by their surface; and (3) flower longevity, defined as the number of days a flower remains functionally active. Floral mass area and flower longevity, known to relate to the carbon and water costs of floral structure production and maintenance (Roddy et al., 2016), covary positively in an orchid genus (Zhang et al., 2017), but this relationship was not investigated in many taxa and still needs to be tested. In addition, the FES traits have not yet been linked to other floral construction traits such as pollen nutrient or nectar sugar content, nor to visual cues or resource availability traits known to attract pollinators such as flower height, flower area and the total number of flowers on a plant.

Addressing the question of covariations among these floral construction traits, which we call Floral Mass Area (FMA), flower size, flower longevity, pollen volume, pollen nutrient content, and nectar sugar content, could help to identify fundamental trade-offs in the flower economics spectrum. To identify the payback between a plant's investment in the construction of a flower and its attractiveness to pollinators, we explored covariations between two categories of traits: construction traits on the one hand and visual cues and resource availability floral traits, i.e. floral area and height, number of flowers, flowering onset and flowering duration, on the other hand. 'Construction costs floral traits' refer to the FES traits described above plus floral resource traits, i.e. nectar sugar content

and pollen volume. These traits are linked to the costs, for the plant, of constructing floral organs. The ‘floral visual cues and resource availability traits’ refer to how insects perceive the flowers and to their availability for insects. These visual cues and resource availability traits have been repeatedly found to have a positive impact on attractiveness to insects: total number of floral units, reproductive height, floral area, flowering onset and flowering duration (Caruso et al., 2019; Fornoff et al., 2017; Hegland and Totland, 2005; Hernández-Villa et al., 2020; Junker and Parachnowitsch, 2015; Lundin et al., 2019; Rowe et al., 2020; Tuell et al., 2008).

In cultivated landscapes, weeds, i.e. plants occurring spontaneously in agroecosystems, represent a significant part of the flowering species and may be a precious source of food resources for insects (Balfour and Ratnieks, 2022; Bretagnolle and Gaba, 2015; Kratschmer et al., 2021). However, their potential for attracting flower visitors and providing resources compared with species from other, better studied, ecosystems such as grasslands, has not been fully assessed. From a functional point of view, weeds represent a distinctive pool of species. Recent studies suggest the existence of a “weed trait syndrome” combining leaf traits and phenological traits that are typical of ruderal strategies (sensu Grime CSR classification, 1974), selected mainly by the high level of disturbance caused by agricultural practices (Mahaut et al., 2020). For instance, weeds tend to have faster life cycles (e.g. earlier flowering date, low longevity) and more acquisitive strategies (e.g. higher specific leaf area) than non-weed species (Bourgeois et al., 2019), allowing them to cope with disturbance. Some weeds also adopt competitive strategies, investing in the interception of resources (water, light), especially in not-so-disturbed agroecosystems such as perennial crops (e.g. olive groves, vineyards), where the main management practice consists to mowing instead of tilling (Fried et al., 2022). However, it is not known whether this weed syndrome is also reflected in floral traits other than phenology, as floral traits of weeds have scarcely been studied (Hernández-Villa et al., 2020) compared with those of grassland species (Goulnik et al., 2020; Hegland and Totland, 2005). Despite their importance, weed floral traits have not yet been studied in the framework of the global spectrum of plant forms and functions as defined by Díaz et al. (2016), specifically whether they covary with leaf traits and contribute to plant strategies. It is generally hypothesised that leaf and floral traits are decoupled in insect-pollinated species but it is not always proved by experimental studies (Armbruster et al., 1999). (E-Vojtkó et al., 2022) actually recently showed that, in two important European plant datasets, leaf traits and floral traits are mostly distributed along two independent axes of the plant spectrum, except for floral size that positively scaled with leaf area and plant size. Other studies suggest that leaf traits and floral traits could be related, in particular the size of leaves and floral organs (B. Lanuza et al., 2023; Feng et al., 2021; Lambrecht and Dawson, 2007). This

could suggest that floral size also contributes to the first axis of variation of plant form and function, along with leaf area and seed mass. However, these relationships remain little studied, and across a small number of taxa only, calling for a more comprehensive investigation encompassing more species and ecosystems.

The aims of this study were (1) to describe the floral phenotype of weeds and to compare it with that of species dominating grasslands; (2) to test whether the flower economics spectrum (FES) applies to weeds and whether this FES is related to pollinator attraction through floral visual cues and resource availability traits, in other words, whether costly flowers are also attractive to pollinators, and (3) to find out whether weed floral and CSR strategies covary by testing the relationships between floral and leaf traits and checking whether they exhibit an ecological strategy at the phenotype scale. To address these objectives, we designed a greenhouse experiment to measure and compare under controlled conditions 17 floral and leaf traits of 19 species of entomophilous early-flowering weeds abundant in French Mediterranean olive groves and vineyards. In the present study, we focused exclusively on entomophilous weeds whose floral traits have been selected by pollinators, and therefore our conclusions cannot be extrapolated to other weeds such as *Poaceae*. Our hypotheses were that (1) weed floral phenotype is defined by smaller and less costly flowers than the floral phenotype of grassland species because the disturbance faced by weeds prevents them from investing in costly flowers; (2) construction traits on the one hand, and visual cues and resource availability traits, on the other hand, covary, with a trade-off between the number of flowers and the construction costs (i.e. Floral Mass Area, flower longevity, flower size, pollen volume, pollen nutrient content, nectar sugar content, floral area, reproductive height) of each flower, and finally (3) leaf and floral strategies covary, and CSR strategies can be integrated across the different organs, in other words, ruderal species display both more acquisitive and less costly leaf traits (e.g. high SLA, low LDMC) and floral traits (e.g. low FMA, small reproductive height and flower size, numerous flowers).

2 Materials and methods

2.1 Plant material

Nineteen weed species (Tableau 3.1) were cultivated in a greenhouse from February to August 2022. The species were chosen according to recent surveys carried out in 32 vineyards and olive groves in the countryside surrounding Montpellier, in southern France (Genty et al., 2023a). The most abundant forb species found at the flowering stage during spring 2021 in the tilled or mown inter-rows were selected for the greenhouse

Tableau 3.1 List of the 19 weed species of the experiment (botanical family, floral unit type, following Baldock et al. (2015) and number of replicates (n)).

Family	Species	Floral unit type	n
Apiaceae	<i>Torilis arvensis</i>	Secondary umbel	13
Apiaceae	<i>Torilis nodosa</i>	Secondary umbel	11
Asteraceae	<i>Carduus pycnocephalus</i>	Single capitulum	16
Asteraceae	<i>Picris hieracioides</i>	Single capitulum	10
Asteraceae	<i>Senecio vulgaris</i>	Single capitulum	16
Brassicaceae	<i>Diplotaxis eruroides</i>	Single flower	16
Caryophyllaceae	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	Single flower	16
Caryophyllaceae	<i>Cerastium glomeratum</i>	Single flower	16
Fabaceae	<i>Medicago arabica</i>	Single raceme	16
Fabaceae	<i>Medicago minima</i>	Single raceme	16
Fabaceae	<i>Trifolium campestre</i>	Single raceme	10
Geraniaceae	<i>Geranium dissectum</i>	Single flower	16
Geraniaceae	<i>Geranium rotundifolium</i>	Single flower	16
Malvaceae	<i>Malva sylvestris</i>	Single flower	16
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>	Spike	16
Plantaginaceae	<i>Veronica persica</i>	Single flower	16
Ranunculaceae	<i>Ranunculus bulbosus</i>	Single flower	9
Rosaceae	<i>Sanguisorba minor</i>	Spike	13
Rubiaceae	<i>Sherardia arvensis</i>	Single flower	12

experiment. The best-represented families were *Asteraceae* and *Fabaceae*, with 3 species each, and *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Geraniaceae* and *Plantaginaceae*, with 2 species each (Tableau 3.1). Four species were perennials: *Malva sylvestris*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus bulbosus* and *Sanguisorba minor*. The fifteen others were annual species. The seeds used came from French seed companies specialising in wild plants (Semence nature and Phytosem).

2.2 Experimental design

The experiment was designed with 16 individual plants (replicates) per species randomly distributed in four adjacent blocks (76 plants/ block), for a total of 304 expected plants (Figure 3.2). However, certain individuals failed to germinate or flower during the experiment and consequently the final number of replicates varied somewhat across the species (Tableau 3.1). The blocks were moved around weekly inside the greenhouse for

randomisation and rotated every four weeks to minimise light exposure biases. Each plant was grown in its own 3 L pot (depth : 21 cm, width :13 cm, length : 13 cm), in sterilised soil composed of 75% of clay-loamy soil (2.11 g kg⁻¹ N, 0.07 g kg⁻¹ P, 1.36 g kg⁻¹ K) and 25% of *Sphagnum* peat moss. The plants were watered manually during the first month to induce germination and emergence, and by sub-irrigation during the remainder of the experiment to ensure homogenised watering. The greenhouse was not heated to maintain temperatures close to outside temperatures (mean daily temperature 18°C). No flower-visiting insect could enter the greenhouse.

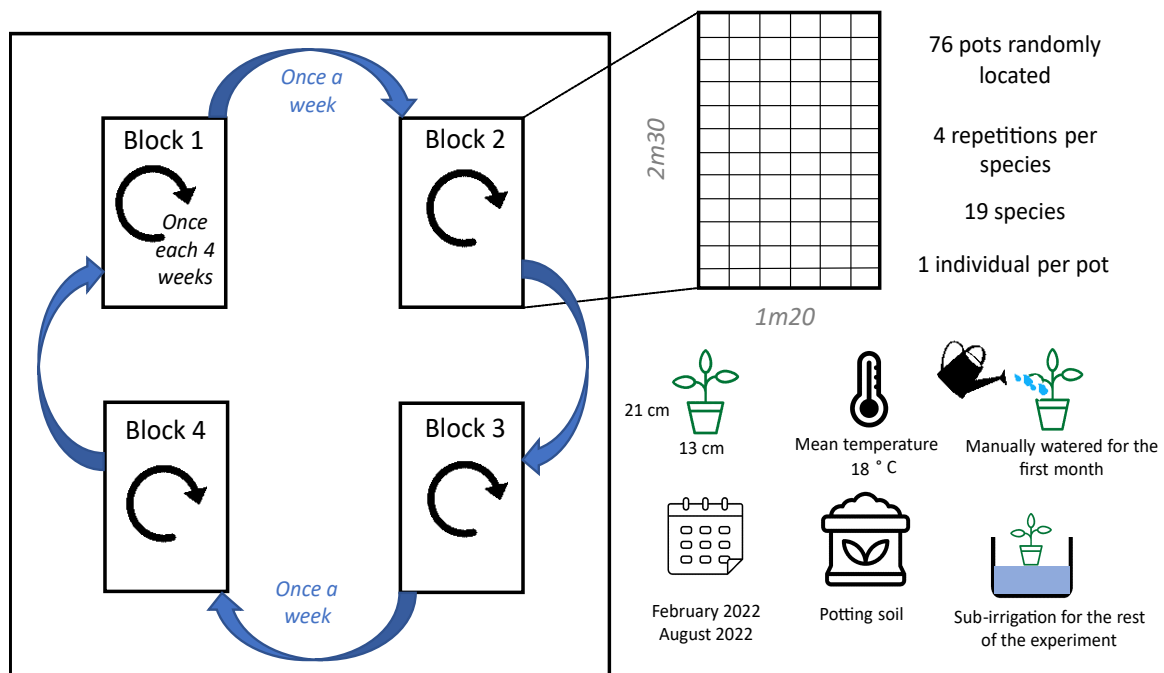


Figure 3.2 Experimental design and abiotic conditions of the experiment.

2.3 Construction-related traits

We selected seven construction-related floral traits, including the three traits of the Flower Economics Spectrum (FES) according to the standardised protocols (Roddy et al., 2021): flower size, FMA, flower longevity, pollen volume, pollen nitrogen content, pollen C/N ratio, and nectar sugar content. These traits are considered to be related to the construction and maintenance costs of a flower. Flower size (FS cm²) was measured as the area of scanned fresh dissected and flattened petals of the flower. This trait relates to the petal tissues produced by the plant, it relates to the carbon investment to be produced. Floral mass area (FMA g m⁻²) was determined as the oven-dried weight of the dissected petals divided by flower size. Flower longevity was the number of days a floral unit remained open and functionally active. Both FMA and flower longevity are linked

to costs in water to maintain the flower turgescence and in carbon to the construction of the flower tissues (Zhang et al., 2017).

Pollen volume (mm³) was calculated as the mean volume of one pollen grain in mm³ multiplied by the number of pollen grains in a floral unit. The number and mean size (mm³) of pollen grains (n = 10) in a floral unit were measured according to the protocols of Baude and Michelot-Antalik (pers. com.) with a Fuchs-Rosenthal C-Chip haemocytometer and with the ImageJ software (version 1.53m). We extracted the pollen immediately after the initial anthesis by collecting the stamens and storing them in 99% alcohol at 2°C in a refrigerator before analysis. Pollen nitrogen content and C/N ratio were measured on the same pollen samples as above using elemental combustion analysis (NF ISO 10694; Carlo Erba Instruments model E1 1108). Samples from nine species were below the detection threshold to measure C and N content (0.5 mg) and were therefore pooled, either at the block scale by pooling the four repetitions of one block (*Geranium dissectum*, *Geranium rotundifolium*, *Medicago arabica*, *R. bulbosus* and *S. minor*) or at the species scale by pooling all the repetitions of the species, to obtain a reliable measurement (*Sherardia arvensis*, *Torilis arvensis*, *Trifolium campestre* and *Veronica persica*). The pollen traits relate directly to investment in male fitness but are also considered as a food reward for insects that feed on this resource. We measured the nectar sugar content (µg µl⁻¹) with High-Performance Liquid Chromatography (HPLC Dionex, amperometric detection, NaOH150mM eluent, isocratic mode, 1mL/min flow). The nectar was sampled with microcapillary tubes to obtain a sample of 10 µl of nectar per plant, which was the minimum volume needed for the analysis. This volume was obtained after sampling 2 to 26 floral units depending on the species. The nectar was directly extracted from the floral unit when possible (which was the case in *D. erucooides* and *M. sylvestris* only) and was diluted with distilled water for 2 minutes when the volume available was very low. Nectar samples were frozen in liquid nitrogen at -20°C before analysis. The nectar sugar content is a direct investment in the attraction of insects and is a costly reward to produce that mediates the interactions between plants and insects and can be positively linked to plant reproductive success (Parachnowitsch et al., 2019). The presence of glucose, fructose and saccharose and their concentration were measured. The three types of sugars were pooled to obtain the total nectar sugar content.

Each trait was measured on each individual plant of all 19 species except FMA, pollen nitrogen content and C/N ratio (16 species). FMA was not measured on *S. minor* because this species lacks petals. FMA is also missing for *Torilis nodosa* and *Arenaria serpyllifolia* because petal weight was below the detection threshold of the scales (10⁻⁰⁵ g). Similarly, pollen nitrogen content and C/N ratio were not measured on *A. serpyllifolia*, *Cerastium*

glomeratum and *T. nodosa* because pollen weight was beneath the detection threshold of the scales (10^{-5} g). Pollen volume was measured on 17 species: it was not measured on *T. nodosa* and *T. arvensis* because fragments of stamens were mixed with the pollen grains, making them impossible to count precisely (Tableau 3.2).

2.4 Visual cues and resource availability floral traits

We measured five traits pertaining to visual cues and resource availability, known to be linked to the capacity of a floral unit to be seen and to attract pollinators (Fornoff et al., 2017; Lázaro et al., 2013; Ricou et al., 2014; Rowe et al., 2020). We counted the total number of floral units by plant, i.e. all the floral units discernible at peak bloom, whether as bud, flower, fruit or wilted flower. The number of floral units is linked to the floral display, known to attract pollinators in the landscape (Hegland and Totland, 2005). We measured the plant reproductive height (cm) as the height of the highest open floral unit at peak bloom, which is also linked to the insect capacity to detect the flower and to its visitation rate (Lázaro et al., 2013; Rowe et al., 2020). We measured the floral area (cm^2) as the overall area (approximated to a circle or rectangle shape depending on the floral unit) of the highest open floral unit at peak bloom (Fornoff et al., 2017). The floral area has been repeatedly found to be linked with insect visitation (Lundin et al., 2019; Rowe et al., 2020; Tuell et al., 2008). Finally, to assess the temporal availability of these flowers, we recorded the onset of flowering as the number of days and the accumulated degree days ($^{\circ}\text{C}$) between germination and the anthesis of the first flower. Similarly, we determined the flowering duration as the number of days and the accumulated degree days ($^{\circ}\text{C}$) between the opening of the first flower and the closing of the last flower on each plant. The degree days were calculated as the sum of the daily mean air temperatures above 0°C . For the phenological traits, each individual plant was checked daily. The phenology determines the period and the timing at which the flowers are available to be visited by insects and to deliver them food resources.

All the traits, except the total number of floral units and the phenological traits, were measured at the floral unit level, which was defined depending on the botanical family as a single flower, a spike, an umbel, a capitulum or a raceme (Baldock et al., 2015) (Tableau 3.1). All the traits, their categories, mean and range of attributes are listed in Tableau 3.2.

2.5 Leaf traits

Five leaf traits were measured on all individual plants to explore possible correlations with floral traits: leaf area, leaf mass per area (LMA), leaf nitrogen content (LNC), leaf C/N ratio and leaf life span (LLS). Leaf area, homologous to flower size, was the scanned surface in cm² of a fresh leaf after 24 hours of rehydration in distilled water (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Leaf area is linked to the plant size, including seed size and plant height (Díaz et al., 2016). LMA, homologous to floral mass area, was the oven-dried leaf mass divided by the leaf area in g m⁻² (Poorter et al., 2009). It is linked to conservative plant strategies, with slower growth and a lower photosynthetic rate. LNC and the leaf C/N ratio, homologous to the pollen N content and the pollen C/N ratio, were measured by elemental combustion analysis (NF ISO 10694). LNC is linked to acquisitive strategies while the leaf C/N ratio is linked to conservative strategies. LLS, homologous to flower longevity, is the number of days the leaf was functionally active (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). The most recently emerged leaf was marked and checked daily until the emergence day of the tracked leaf, for which emergence day was recorded, that was marked and checked daily until its senescence. Longer-lived leaves tend to have higher dry matter content, higher LMA and lower LNC and are linked to conservative plant strategies.

To describe the dominant strategy of the species according to Grime, we used Pierce et al. (2017) method for calculating CSR plant strategies for each individual plant. This method calculates Grime's dominant strategy of species using three leaf traits that were measured during the experiment: leaf dry matter content (%), which is the oven-dried mass of a leaf divided by its water-saturated fresh mass and is linked to conservative strategies (Díaz et al., 2016), specific leaf area (mm² mg⁻¹), which is the one-sided area of a fresh water-saturated leaf divided by its oven-dried mass (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) and the inverse of LMA, linked to fast life cycles and acquisitive strategies through efficient photosynthesis (Díaz et al., 2016), and leaf area (mm²).

2.6 Floral traits of grassland species

In order to compare our weeds with grassland species, we used the data (floral area, pollen volume, reproductive height, and nectar sugar content) collected by Goulnik et al. (2020) on 51 grassland species in 16 semi-natural mesophilic mown grasslands of northern France according to protocols similar to those described in section 2.2 (Goulnik et al., 2020). Nectar sugar concentration was measured using a refractometer (0–50 Brix and 45–80 Brix, Eclipse, Bellingham and Stanley, Tunbridge Wells, UK), instead of HPLC, using the formula $S = 10dvC$ with d as the density of a sucrose solution at concentration

Tableau 3.2 List of the category, unit, mean, standard deviation (sd), range and number of species (n) for each trait considered

Category	Trait	Unit	Mean (sd)	Range	n
Construction-related floral traits	Flower size	cm ²	3.15 (± 3.85)	0.05 - 11	18
	Flower longevity	days	6.5 (± 4.04)	1.56 - 14.8	19
	Floral Mass Area	g m ⁻²	28 (± 38.6)	5.55 - 161	16
	Pollen volume	cm ³	5.25 (± 12.6)	0.03 - 52.6	17
	Pollen nitrogen content	g kg ⁻¹	7.04 (± 2.11)	3.27 - 11	16
	Pollen carbon content	g kg ⁻¹	44.3 (± 2.4)	40-48.8	17
	Nectar sugar content	µg µl ⁻¹	127 (± 403)	0.09 - 1646	18
Visual cues-related floral traits	Total number of floral units	-	307 (± 399)	3.7 - 1462	19
	Reproductive height	cm	44.9 (± 40.7)	9.79 - 166	19
	Flower area	cm ²	2.03 (± 3.11)	0.03 - 12.1	19
	Flowering duration	Sum of temperatures	897 (± 300)	469 - 1672	19
	Flowering onset	Sum of temperatures between germinating and flowering	1460 (± 385)	774 - 2086	19
Leaf traits	Leaf area	cm ²	17.7 (± 21.6)	0.27 - 91.5	19
	Leaf Life Span	days	55.9 (± 12.8)	25.9 - 72.4	19
	Leaf Mass Area	g m ⁻²	28.3 (± 5.3)	21.4 - 40	19
	Leaf Nitrogen Content	g kg ⁻¹	4.75 (± 1)	2.06 - 6.2	19
	Leaf C/N ratio	-	10.2 (± 3.54)	6.05 - 20.2	19

C and v the volume of nectar produced by one flower (Baude et al., 2016). The formula for the density d was: $d = 0.0037921C + 0.0000178C^2 + 0.998860$ (Corbet et al., 2001).

2.7 Statistical analyses

All the statistical analyses were performed using R version 4.2.1 (Team, 2022). We manipulated the data with the tidyverse package and created the figures with the ggplot2 package (Wickham et al., 2019). We tested for phylogenetic signals in each trait variation using the Abouheif-Moran test from the adephylo package (Jombart et al., 2010, 2017), which is based on Moran's I statistics with a matrix of phylogenetic proximity (Abouheif, 1999; Pavoine et al., 2008). The phylogenetic trees were obtained with V.PhyloMaker2 (Jin and Qian, 2019, 2022) with the mega trees from Zanne et al. (2014). We used Kruskal-Wallis test and post-hoc paired Wilcoxon tests to test the differences in trait values between species.

Trait values not normally distributed and with over-dispersed data were log-transformed for the analysis. The log-transformed traits were the following: flower size, flower longevity, FMA, pollen volume, nectar sugar content, total number of floral units, reproductive height, floral area, and leaf area.

We used t-tests to compare the mean trait values of weed and grassland species for the floral area, reproductive height, pollen volume and nectar sugar content.

We used Spearman's correlation tests to detect correlations among mean floral and

leaf trait values. We used Spearman's tests because traits were not linearly related to each other, and we corrected p-values with the False Discovery Rate (FDR) corrections (Verhoeven et al., 2005) using the `psych` package (Revelle, 2017). FDR corrections aim at controlling the proportion of significant results that are in fact type I errors, but they are less conservative than Bonferroni corrections when multiple tests are carried out on the same variables (Verhoeven et al., 2005). We used a PCA that included all floral traits to represent the multiple floral traits covariations using the package `FactoMineR` (Lê et al., 2008). We used the package `missMDA` (Josse and Husson, 2016) for managing missing values.

To explore possible covariations between leaf and floral strategies in our weeds, we extracted the species coordinates from the first two dimensions of the floral traits PCA and tested their correlations with their % of C and R strategy according to Pierce et al. (2017) method for calculating Grime's strategies using their leaf area, leaf dry matter content and specific leaf area.

3 Results

3.1 Weed floral traits variation

For six traits (flower size, FMA, pollen volume, nectar sugar content, total number of floral units and floral area), values were highly dispersed between species, with a standard deviation greater than the mean (Tableau 3.2). Flower size varied from 0.05 cm² in *A. serpyllifolia* to 11 cm² in *Picris hieracioides*. FMA varied from 5.55 g.m⁻² in *G. dissectum* to 161 g.m⁻² in *Carduus pycnocephalus*. Flower longevity ranged from 1.57 days in *C. glomeratum* to 14.8 days in *P. lanceolata*. Floral area ranged between 0.03 cm² in *A. serpyllifolia* and 12.1 cm² in *M. sylvestris*. Pollen volume ranged from 0.02 mm³ in *Medicago minima* to 52.5 mm³ in *M. sylvestris*. Finally, the total number of floral units per plant ranged from 3.69 in *S. minor* to 1462 in *C. glomeratum*.

Abouheif-Moran's tests showed that phylogeny affected none of the measured traits ($p > 0.05$ for all traits). We therefore exclude phylogeny as an explicative factor in the following analyses.

The species effect was significant in all the measured traits ($p < 0.001$ for all traits) meaning that all the traits differed between the 19 species. The species clumped into at least four significantly different groups in matters of leaf C/N ratio, and up to eleven groups for total floral units number and leaf area.

3.2 Covariations within and between construction traits and visual cues and resource availability traits

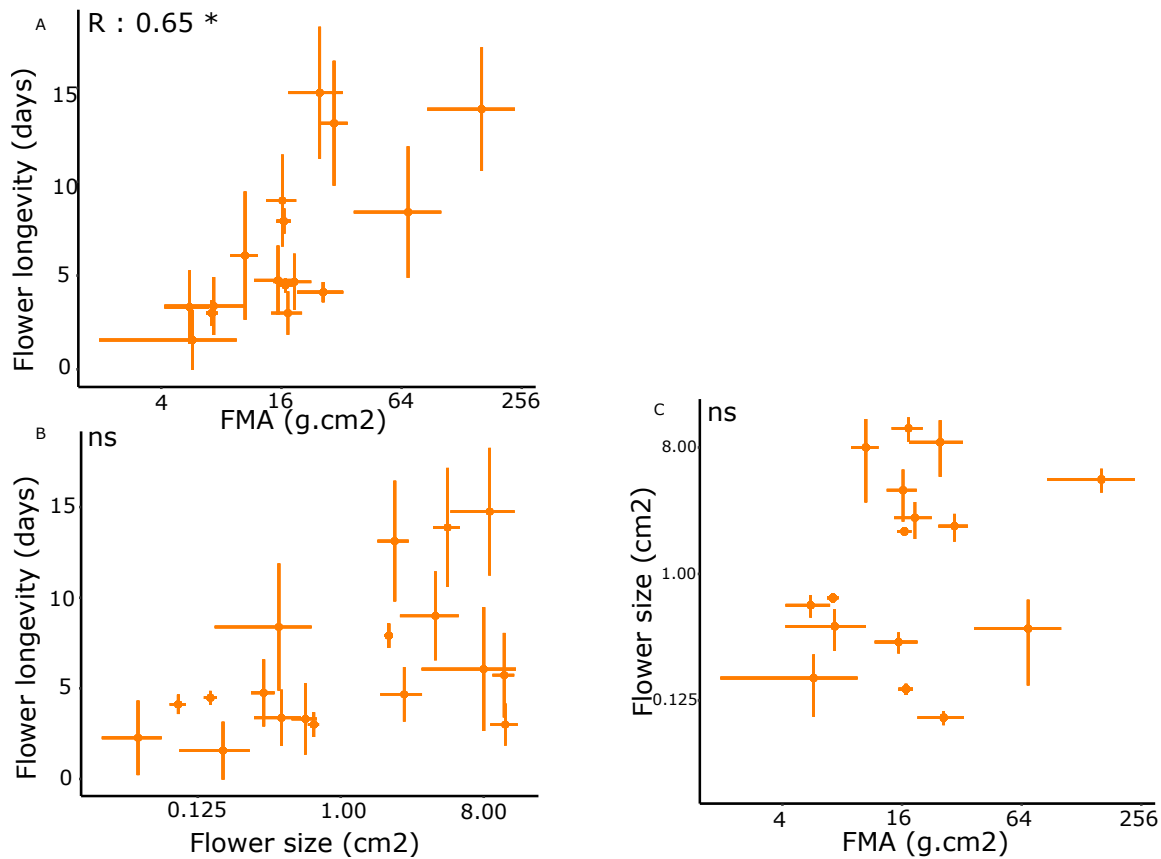


Figure 3.3 Plot of correlations between the three floral traits of the Flower Economics Spectrum proposed by Roddy et al. (2021). A. Flower longevity and Floral Mass Area (Spearman's $r = 0.65$, $p = 0.026$). B. Flower longevity and flower size (Spearman's $r = 0.48$, $p = 0.145$). C. Flower size and FMA (Spearman's $r = 0.21$, $p = 0.622$). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Among construction-related traits, we found positive correlations between floral mass area (FMA) and flower longevity ($r = 0.65$, $p = 0.026$; Figure 3.3), flower size and pollen volume ($r = 0.85$, $p < 0.001$) and more marginally between nectar sugar content and pollen volume ($r = 0.60$, $p = 0.051$). No other significant correlation was found among construction-related traits; in particular, the relationships between FMA and flower size, and flower size and flower longevity were not significant (Figure 3.3).

Among visual cues and resource availability traits, we found negative correlations between floral area and the total number of floral units ($r = -0.61$, $p = 0.02$, supp Figure 3.8), and between the total number of floral units and flowering onset ($r = -0.55$, $p = 0.035$), and a positive correlation between reproductive height and floral area

($r = 0.55$, $p = 0.035$, supp Figure 3.8).

Regarding the relationships between construction traits on the one hand and visual cues and resource availability traits on the other hand, our results revealed very strong positive correlations between reproductive height and pollen volume ($r = 0.81$, $p = 0.001$), reproductive height and flower size ($r = 0.74$, $p = 0.004$), floral area and flower size ($r = 0.82$, $p = 0.001$) and floral area and pollen volume ($r = 0.76$, $p = 0.004$) (Figure 3.9).

The floral traits PCA explains 56.7% of the total variance for the first two principal axes (Figure 3.4). The first component (PC1) explained 37.8% of the total variance and was determined by high pollen volume (correlation with the axis: $r = 0.91$), floral area ($r = 0.84$), flower size ($r = 0.79$), reproductive height ($r = 0.77$), nectar sugar content ($r = 0.57$), flower longevity ($r = 0.57$) and total number of floral units (negatively, $r = -0.61$). The second component (PC2) explained 18.9% of the total variance and was positively associated with pollen nitrogen concentration ($r = 0.76$) and negatively with pollen C/N ratio ($r = -0.77$) (Tableau 3.3). Among the five leaf traits added as illustrative variables, only leaf area was positively correlated to PC1 (0.71). The other leaf traits were poorly represented in the PC1-PC2 plan. The species with the highest score on PC1 was *M. sylvestris* and the species with the lowest score was *A. serpyllifolia*. The species with the highest score on PC2 was *Senecio vulgaris* and the species with the lowest score was *M. sylvestris*. *M. sylvestris* was the species that contributed most to PC1 and PC2 but when the analysis was run without this species the same variables contributed similarly to the first and second dimensions.

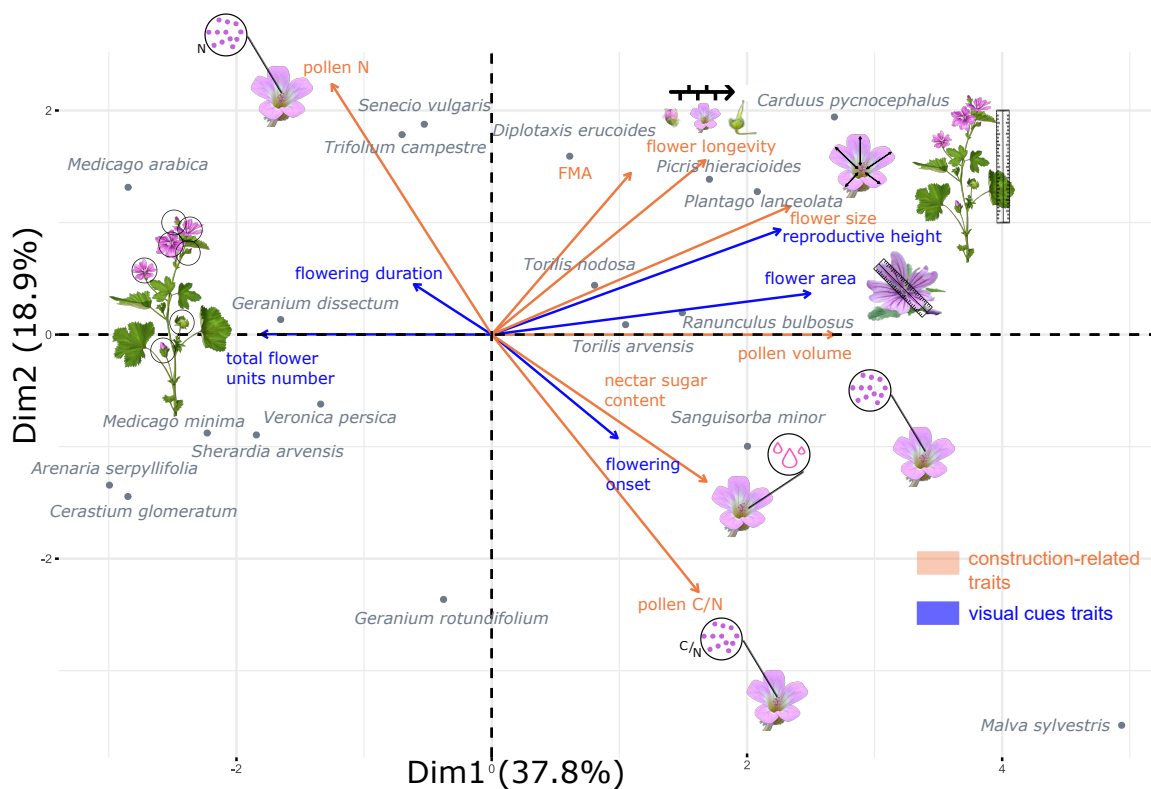


Figure 3.4 Principal component analysis run on all the floral traits. Construction-related traits are represented by orange arrows and visual cues and resource availability traits are represented by blue arrows. Individuals are the mean trait values for each species. The first dimension (37.8%) opposes species with high values for flower size, floral area, reproductive height and pollen volume to species bearing a high number of floral units. The second dimension (18.9%) opposes species with high pollen nitrogen content to species with high C/N ratio.

Tableau 3.3 The first two principal axes (principal components) of the floral traits PCA, indicating their most contributive variables, their correlation with each axis, and their interpretation.

Principal axis	Variables	Correlation with the axis	Interpretation
First floral PCA axis 37.8% of variance	Pollen volume	0.91	This axis distinguishes species that produce few flowers but larger, taller, with a longer life span, greater pollen volume and nectar sugar content, to species that produce many flowers, which are smaller, lower-held, shorter-lived and with fewer resources for pollinators
	Flower area	0.84	
	Flower size	0.79	
	Reproductive height	0.77	
	Nectar sugar content	0.57	
	Flower longevity	0.57	
	Total number of floral units	-0.61	
Second floral PCA axis 18.9% of variance	Pollen nitrogen content	0.76	This axis distinguishes species with a higher pollen nitrogen content to species with a lower pollen nitrogen content and a higher C/N pollen ratio
	Pollen C/N ratio	-0.77	

3.3 Covariations between floral traits and leaf traits

Leaf area was the most dispersed leaf trait, ranging from 0.23 to 91.5 cm² (Tableau 3.2). *S. arvensis* had the smallest leaf area and *C. pycnocephalus* was the largest. *S. arvensis* was also the species with the highest C/N ratio (20) and the lowest LNC (2.1 g kg⁻²) (Tableau 3.2). *S. vulgaris* had the lowest LMA (21.4 g m⁻²) and *T. nodosa* had the highest (40 g m⁻²). Finally, *T. campestre* had the shortest leaf life span (25.9 days) while *C. glomeratum* had the longest (72.4 days) (Tableau 3.2).

We found a strong positive correlation between flower size and leaf area ($r = 0.74$, $p = 0.0004$) and more marginally between FMA and LMA ($r = 0.47$, $p = 0.0636$) (Supp Figure 3.10). No correlation was found between pollen nitrogen content and LNC, between pollen C/N ratio and leaf C/N ratio, nor between flower longevity and LLS. Finally, leaf area was also positively related to pollen volume ($r = 0.88$, $p < 0.001$) and to reproductive height ($r = 0.87$, $p < 0.001$). No other leaf trait correlated with other floral traits.

Using Pierce et al. (2017) method, we found that 12 species were ruderal (R) -strategy dominant, one was competitive (C) strategy dominant and 7 were both R and C strategy dominant (Figure 3.5, Tableau 3.4). The floral PC1 axis, i.e. linked to great flower size, flower area, reproductive height, pollen volume and low total number of floral units, was negatively correlated with the % of R strategy ($r = -0.75$, $p < 0.001$) and positively to the % of C strategy ($r = 0.7$, $p = 0.001$). The floral PC2, i.e. associated with pollen nutrient content, correlated with none of Grime's strategies (Figure 3.6).

3.4 Comparisons between weed and grassland floral traits

Weed species had a smaller floral area (2.03 ± 3.11 cm² vs 6.25 ± 9.41 cm², $p = 0.006$) and a lower nectar sugar concentration (122 ± 403 µg µl⁻¹ vs 412 ± 339 µg µl⁻¹, $p = 0.014$) than grassland species (Figure 3.7). However, there was no difference in reproductive height (weeds: 44.9 ± 40.7 cm vs grasslands: 37.8 ± 14.89 cm, $p = 0.468$) and pollen volume (weeds: 5.25 ± 12.6 mm³ vs grasslands: 3.13 ± 2.49 mm³, $p = 0.565$) between weeds and grassland species. The coefficient of variation of the floral area was comparable in weeds (1.66) and in grassland species (1.67) but was greater in weed species regarding both reproductive height (weeds: 0.94, grasslands: 0.4) and nectar sugar content (weeds: 3.53, grasslands: 0.86). On the other hand, the coefficient of variation of pollen volume was higher in grassland species (3.67) than in weed species (2.61).

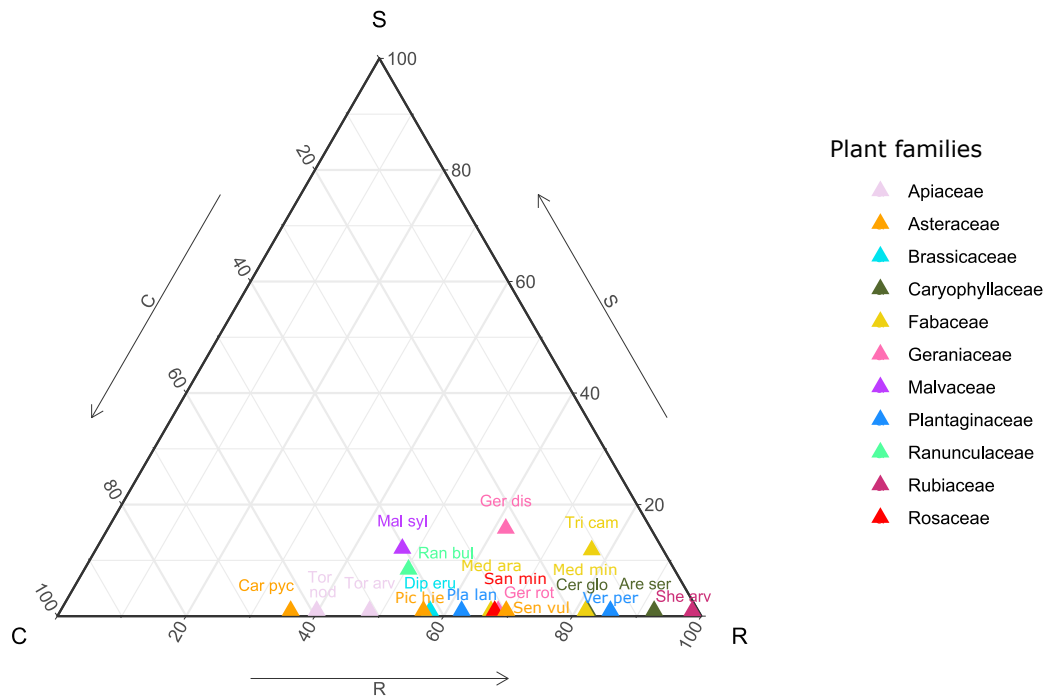


Figure 3.5 CSR values of the 19 weed species obtained on the basis of their LDMC, SLA and leaf area values according to the algorithm of Pierce et al. (2017). 12 species follow a mainly ruderal (R) strategy, one a mainly competitive (C) strategy, and 7 a mixed R and C strategy.

4 Discussion

4.1 Trade-off between number and cost of produced flowers

Our main finding was that four traits were strongly positively correlated all together: two visual cues traits, i.e. reproductive height and floral area, and two construction traits, i.e. pollen volume and flower size (Supp Figure 3.9). This finding suggests that, as hypothesised, expensive flowers tend to be also more visible and more attractive to pollinators. However, we did not find any relationship linking visual cues and resource availability traits with pollen nutrient content, nectar sugar content, FMA or flower longevity. This gives further support to the hypothesis that flower size and pollen volume are two construction traits on which pollinator selection has the greatest impacts (B. Lanuza et al., 2023), whereas other construction traits respond more to abiotic constraints (Teixido et al., 2016). Two phenological traits were also measured: flowering duration was found to be independent of the other floral traits whereas flowering onset was

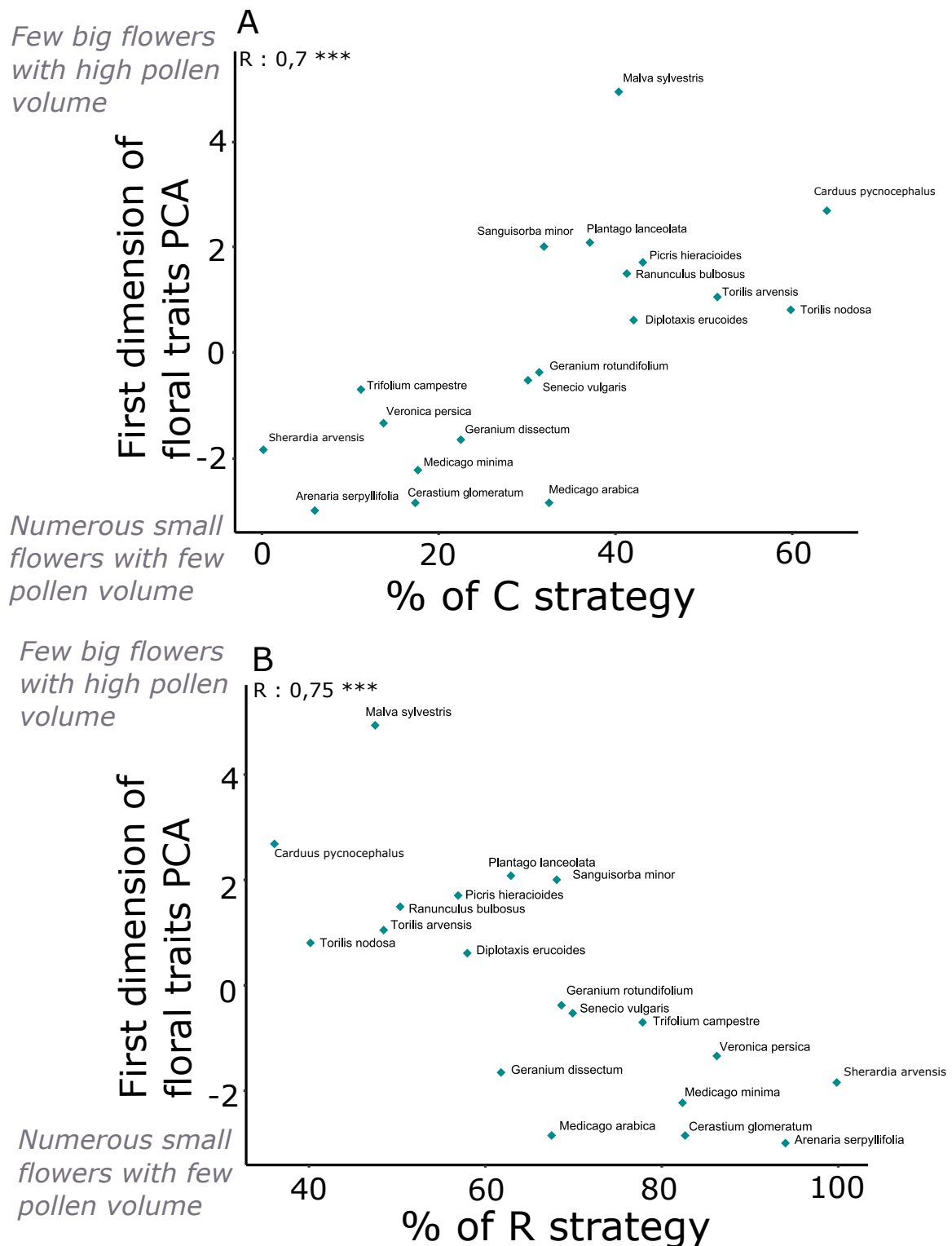


Figure 3.6 Plot of correlations between each species' coordinate along the first axis of the PCA and each of the C and R percentages of its strategy. A. % of C strategy and values of first floral PCA axis (Pearson's $r = 0.7$, $p = 0.001$). B. % of R strategy and values of first floral PCA axis (Pearson's $r = 0.75$, $p < 0.001$).

not. Weed species that flower early tend to produce more floral units, composed of flowers with smaller floral areas than the others. This confirms the findings of previous studies suggesting the existence of a trade-off between flower area and flower number (Sargent et al., 2007; Worley and Barrett, 2000). Flower size as described by Roddy et al. (2021) seems an interesting and easily-measurable proxy for both floral construction costs and attractiveness to pollinators, even when, as is the case here, it is not directly linked to nectar, which is an important food resource. This trait could be used at the community scale to gauge weed floral resources available to pollinators in agroecosystems. To do so, it seems important to harmonise with standardised protocols the way floral traits are measured (Michelot-Antalik et al., in prep).

To gain a deeper understanding of these bivariate relationships and find whether an integrated floral strategy exists in weed species, we explored all weed floral traits with multivariate analysis. PC1 described floral strategies by opposing, on the one hand, weed species with numerous floral units but with each flower small, held close to the ground and poor in rewards (such as *A. serpyllifolia* or *M. arabica*), and, on the other hand, weed species producing fewer but larger, higher and more rewarding flowers (such as *M. sylvestris* or *C. pycnocephalus*). This result using flower area in cm² is completely consistent with the study of (B. Lanuza et al., 2023) with a larger number of species, although flower size was approximated with inflorescence or flower length in cm in their study. Both floral strategies, i.e. producing a lot of small flowers vs few large flowers, can be relevant for attracting pollinators because even though flowers with high values for floral traits are known to attract pollinators (Caruso et al., 2019), blossom surface area, strongly linked to the number of floral units, is also a major trait for pollinator attraction, including in weed species (Hernández-Villa et al., 2020; Kratschmer et al., 2019). We assume that species with different scores on PC1 attract different communities of pollinators as we know that high-held flowers can be more attractive to large pollinators than smaller ones (Rowe et al., 2020). Indeed, (B. Lanuza et al., 2023) found that species with high scores on their PC1, also linked to size vs number of flowers, were mainly visited by bees and Lepidoptera whereas species with low scores were mostly visited by Coleoptera, Diptera and non-bee Hymenoptera. However, it is important to note that our study and the one by (B. Lanuza et al., 2023) did not consider several important flower traits, such as flower scent, reflectance and even nectar volume, which could have led us to slightly different results given their major role in pollinator attraction (Junker et al., 2015; Kantsa et al., 2017).

The second axis of the PCA only integrated pollen nutrient content and was completely independent from all other morphological, phenological and visual cues traits. The nutri-

ent allocation to pollen could be more specifically linked to other fitness characteristics, such as the energy allocated to the future seeds (Campbell and Halama, 1993), which could explain why this dimension is independent from the other floral traits considered here. We nonetheless found this result surprising because pollen is a very important protein resource for pollinators (Pernal and Currie, 2001) and we had expected it to correlate with other floral traits.

Phenological traits (flowering duration, flowering onset) contributed to neither of the two axes. This indicates that, in our weed flowers, temporal availability, which is a key element of pollinator attraction (Larson and Funk, 2016), was related neither to floral construction nor to morphological visual cues. These phenological traits were the only floral traits (Bourgeois et al., 2019) integrated into their weed syndrome, but they do not seem to be related to the main dimensions describing weed floral strategies. It is possible the relationship may have gone undetected in our experiment due to the long duration of flowering observed in the greenhouse, with mild temperatures and watering.

4.2 Weed floral phenotype

We hypothesised that weed flowers would be smaller, held at a lower height, and with a lower pollen volume and nectar sugar content than grassland flowers as they are adapted to highly disturbed environments that prevent them from investing in costly flowers. However, our results partly confirmed this hypothesis: weed flowers studied here were smaller (mean difference: 4 cm) and had lower nectar sugar content than grassland species. Weeds and grassland species held their flowers at the same height and produced the same quantity of pollen (Figure 3.3). Given that these four traits are known to be linked to pollinator attraction (Fornoff et al., 2017; Hegland and Totland, 2005; Lázaro et al., 2013; Lundin et al., 2019; Rowe et al., 2020; Tuell et al., 2008), this could indicate that the weed communities from the studied olive groves and vineyards are less attractive than these grassland communities to pollinators and other flower-visiting insects. Differences in flower size and height may also reflect that weed species experience less intense competition for pollinators than grassland species because agricultural landscapes are usually poorer in flowering species and floral resources (Baude et al., 2016). However, some weed species studied here, like *P. lanceolata* or *R. bulbosus*, are also present in grassland agroecosystems and this could explain why we don't find differences for all traits. We also found that weeds expressed a broad phenotypic variability in almost all floral traits, indicating that they form a heterogeneous community regarding available floral resources. For example, regarding reproductive height and nectar sugar content, the coefficient of variation found in weeds was respectively two- (0.94 vs 0.40) and four- (3.50 vs 0.86) fold that of grassland

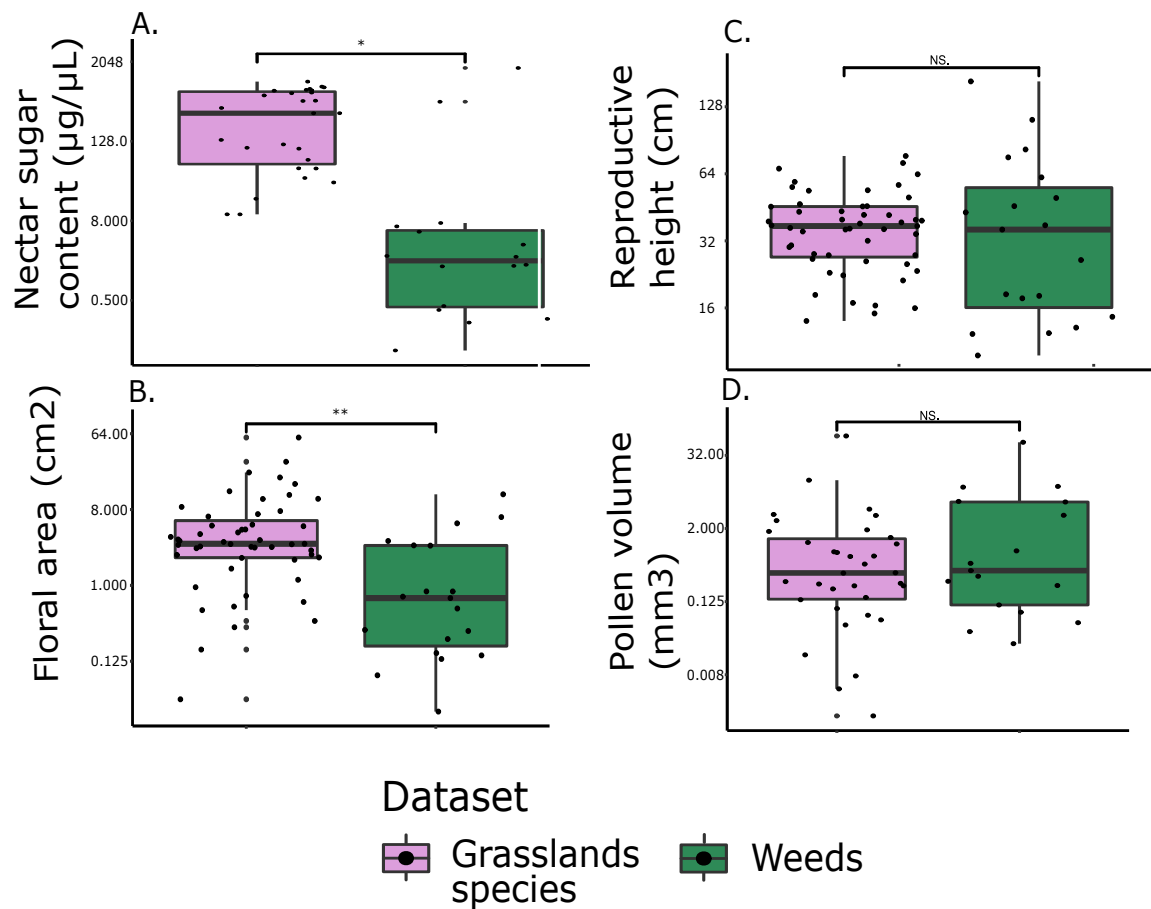


Figure 3.7 Comparisons between the floral traits of weeds ($n = 19$) and grassland species ($n = 52$). A. Nectar sugar content ($p = 0.014$). B. Floral area ($p = 0.006$). C. Reproductive height (ns). D. Pollen volume (ns). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

species. These discrepancies could be due to differences in the pollinator communities present in both types of ecosystems as grasslands are more homogenous and less disturbed within and across years compared with vineyards and orchards. Exploring weed floral phenotypes in more detail by considering supplementary floral traits such as scents or colours and by studying weed pollinators could also help to understand the differences we discovered between the flowers of weeds and grassland species flowers (Junker et al., 2015). Moreover, studying plant-pollinator trait matching could help to better understand these results (Goulnik et al., 2021). At last, these observed discrepancies could be related to our datasets, limited in the number of species and not necessarily representative of the two floras being compared.

In this study, we tested the flower economics spectrum developed by Roddy et al. (2021) by exploring the covariations between flower size, flower longevity and FMA. We hypothesised that weeds were among the species that invest comparatively little in floral

structures, contrary to species tested by Roddy et al. (2021). We expected that all traits would covary positively and that it would be possible to distinguish species with a high investment in floral structures from species with less investment, which defines low-cost floral strategies. Flower longevity and floral mass area (FMA) covaried positively, as expected (Figure 3.4). This confirmed that FMA is linked to the maintenance cost of a flower, even in low-cost flowers such as those of weed species. This relationship has already been tested for orchid species with costly flowers, but hardly so for species of other families (Zhang et al., 2017). This relationship partly confirms the FES proposed by Roddy et al. (2021): longer-lived flowers have higher carbon costs, even in species producing low-cost flowers such as weeds. We did not find any other relationship among FES traits. However, the species studied here, being weeds (Figure 3.3) and from Mediterranean ecosystems (Teixido and Valladares, 2014), can be considered as species with fairly small flowers compared with the 20 species tested by Roddy et al. (2021) (*Illicium spp.*, *Rhododendron spp.*, *Magnolia spp.*). This could explain why we did not observe the trade-off between FMA and flower size predicted by Roddy et al. (2021). Another explanation could be that there is actually no trade-off between these two traits.

In a second step, our study aimed to extend the FES to resource-related traits, which are traits that represent significant costs for plants. Flower size was found to be associated with pollen volume, indicating that species with a high investment in the morphological construction of petals also produce more pollen. The two main food sources for insects, nectar and pollen (Pernal and Currie, 2001), marginally covaried positively in our weed species, which was not the case in the grassland species studied by Goulnik et al. (2020). However, using the data of Hicks et al. (2016) on the nectar and pollen resources of 75 meadow plants, we also found a positive relationship between pollen volume and nectar sugar content. Our results seem to indicate that plants can invest in both pollen and nectar at the same time. This positive relationship, which is not limited to weed species, may be due to pollinator selection of plant species that produce both a large volume of pollen and abundant sugar resources, both being known as complementary resources for pollinators. This stresses the need to add to the FES framework plant productions used as resources by pollinators, even though it should be considered that many environmental and biotic factors can bear on nectar-linked traits (Parachnowitsch et al., 2019).

The independence of nectar or pollen nutrient-related traits with morphological traits could be due to different selective pressures happening at the same time: hot temperatures and dry conditions favour small and short-lived flowers (Teixido et al., 2016), pollinators favour larger and more rewarding flowers (Rowe et al., 2020) whereas nectar robbers also have an important role in nectar evolution (Irwin et al., 2004). Finally, it seemed crucial

to understand whether, and how, these floral strategies were related to leaf traits in order to understand and describe global plant strategies by including reproductive traits.

4.3 Floral weed strategies reflect CSR strategies

Are the floral weed strategies observed in our study linked to the already known plant strategies such as Grime's CSR, i.e. competitive, ruderal and stress-tolerant, strategies (Grime, 1974; MacLaren et al., 2020; Pierce et al., 2017) or to the global spectrum of plants' form and function (Díaz et al., 2016)? As in E-Vojtkó et al. (2022) our results reveal a significant and strong positive relationship between leaf area and flower size ($r = 0.74$, $p = 0.0004$). Lambrecht and Dawson (2007) also previously found that, at the plant scale, total leaf area and visual cues floral traits (i.e. flower area and reproductive height) were positively correlated. This highly significant relationship was confirmed in our study at the organ scale. This could indicate that certain floral traits, such as flower size and flower height, could be integrated into the first axis of form and function of the plant spectrum (Díaz et al., 2016) in order to describe plant reproduction ability in relation to plant size. We also identified a trend of a positive relationship between leaf mass area and floral mass area, indicating a relationship between plant investment in vegetative and floral parts, both traits being related to the lifespan of the respective organs (Roddy et al., 2021; Westoby et al., 2002). However, flower longevity and leaf life span were not correlated, this pattern still needs to be investigated. Finally, nitrogen and C/N ratio of leaf and pollen are two independent dimensions of the weed phenotype for the studied species while flower size and leaf size were positively correlated. As did E-Vojtkó et al. (2022) we found a positive relationship between floral and leaf sizes but also a link between LMA and FMA, traits that are linked to organ production costs. Consequently, we cannot conclude that floral and leaf phenotypes are independent in weed species.

To investigate whether floral and leaf plant strategies are linked, we explored multi-traits relationships between CSR strategies and the floral strategies of weeds. The CSR-calculating tool of Pierce et al. (2017) confirmed that the 19 weed species studied here mainly follow ruderal-competitive strategies (Figure 3.6) (MacLaren et al., 2020) and that these strategies were reflected in the PC1. To our knowledge, this is the first study demonstrating that weed species with high ruderal scores produce cheaper but more numerous flowers, whereas weeds with high competitive scores produce fewer but costlier flowers (Figure 3.7). Using PCA axes and CSR strategies we showed that floral and leaf weed strategies are strongly related. Ruderal species cope with highly disturbed environments (such as crop fields) with a fast life cycle and low-cost leaf production (Fried et al., 2022). We demonstrated that this low-investment strategy also applies to flower

production, but is counterbalanced by many flowers, maybe to rapidly attract pollinators with a greater blossom surface area. This assumption is backed by the finding that the production of flowers is associated with early flowering and with low seed mass ($r = -0.51$, $p = 0.027$, data not shown), which is consistent with the weed syndrome described by Bourgeois et al. (2019). On the other hand, the competitive strategy is efficient for intercepting available resources, e.g. light or nutrients, when the ecosystem is only moderately disturbed, like in the mown inter-rows of perennial agroecosystems (Nicholls and Altieri, 2013). Producing large, high-held, and rewarding flowers is also an efficient way to compete to attract pollinators (Caruso et al., 2019). In our study, competitive weeds were mainly found in mown habitats whereas ruderal weeds were abundant in tilled habitats, as observed by Fried et al. (2022). To cover the dietary needs of a wide range of pollinators, it seems essential to sustain a variety of floral resources by diversifying the methods of weed management in agroecosystems (Balfour and Ratnieks, 2022; Bretagnolle and Gaba, 2015).

Since we found that floral traits are linked to CSR strategies, which are modified by agricultural practices (Kazakou et al., 2016), it is possible that weed management could also affect the available floral resources in agroecosystems. High-intensity land use in grasslands is already known to shape floral resources by homogenising floral traits, inducing changes in flower colour, nectar tube depth or resource production (Goulnik et al., 2021). Diversifying agricultural practices at the landscape level to increase the functional diversity of weeds could contribute to diversify the flower resource for pollinators (Fründ et al., 2010) as well as provide the numerous other ecosystem services expected from weeds, such as producing food resources for livestock (Genty et al., 2023a) and natural enemies (Serée et al., 2023) but also supporting processes contributing to soil fertility, such as decomposition (Bopp et al., 2022a).

Supplementary materials

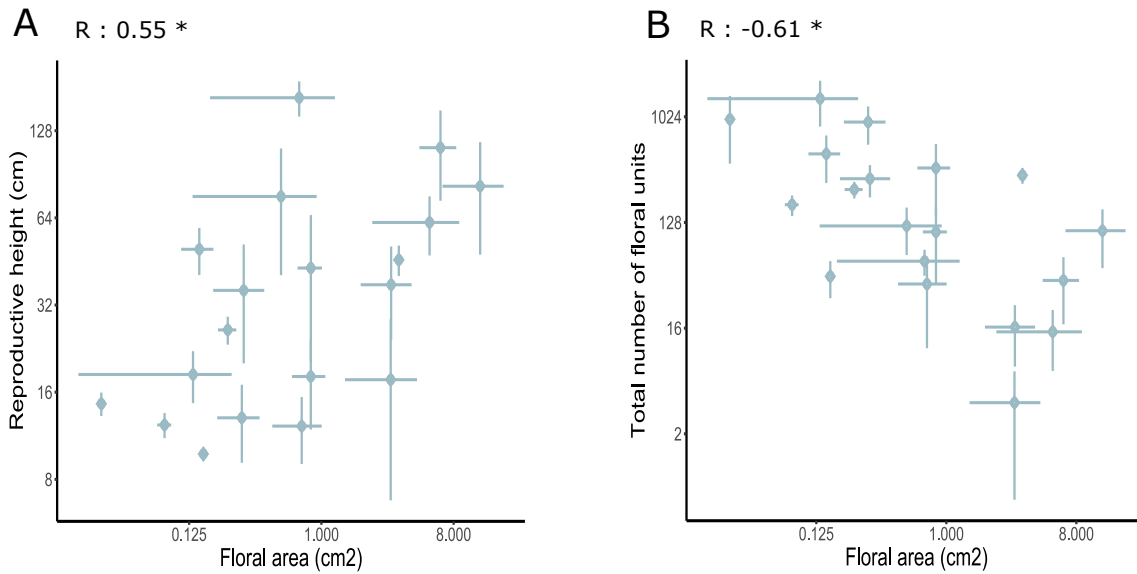


Figure 3.8 Plot of correlations between visual cues and resource availability floral traits. A. Reproductive height and floral area (Spearman's $r = 0.55$, $p = 0.035$). B. Total number of floral units and floral area (Spearman's $r = -0.61$, $p = 0.02$). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

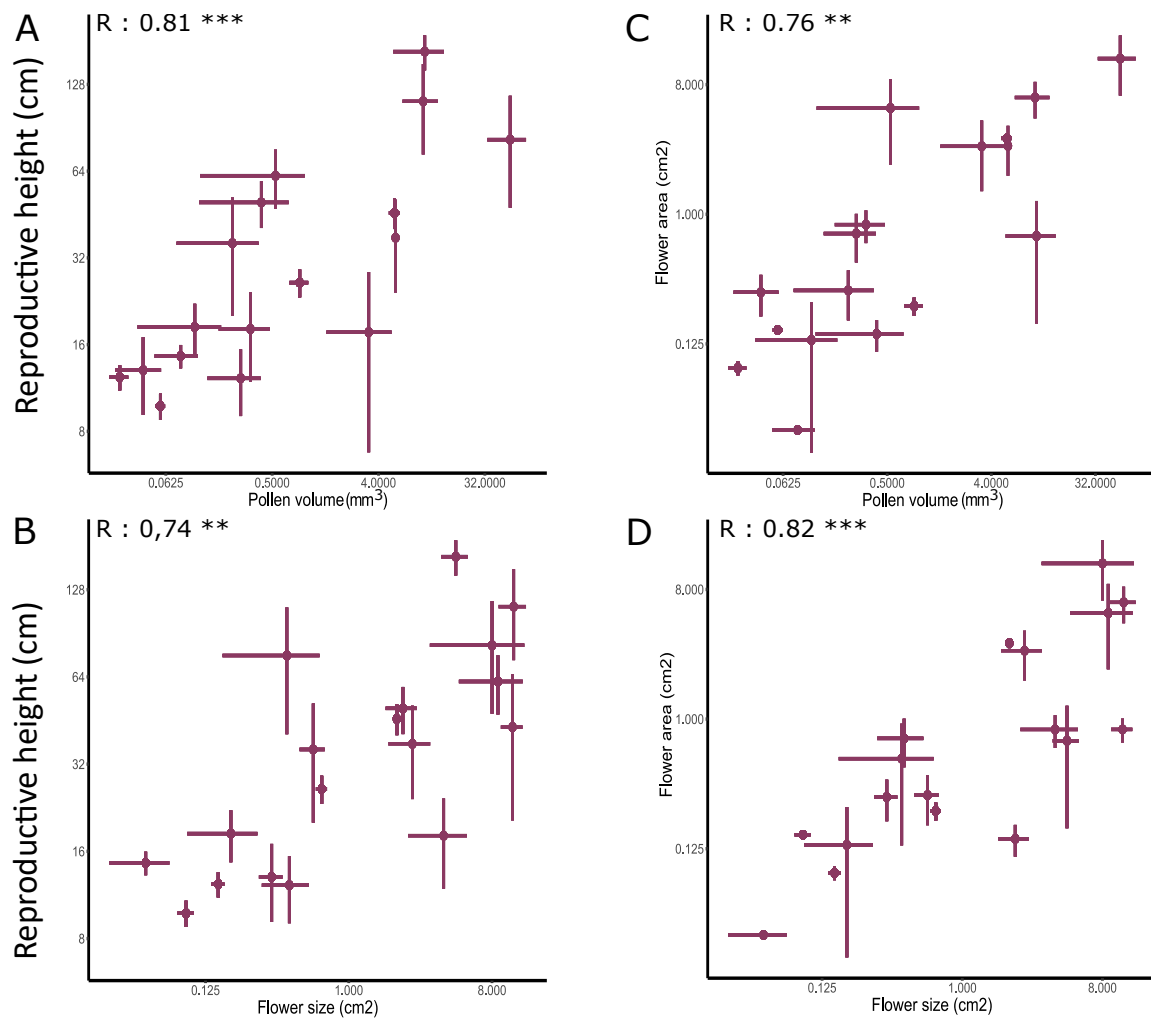


Figure 3.9 Plot of correlations between visual cues and resource availability floral traits and construction-related floral traits. A. Reproductive height and pollen volume (Spearman's $r = 0.81$, $p = 0.001$). B. Reproductive height and flower size (Spearman's $r = 0.74$, $p = 0.004$). C. Floral area and pollen volume (Spearman's $r = 0.76$, $p = 0.004$). D. Floral area and flower size ($r = 0.82$, $p < 0.001$). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

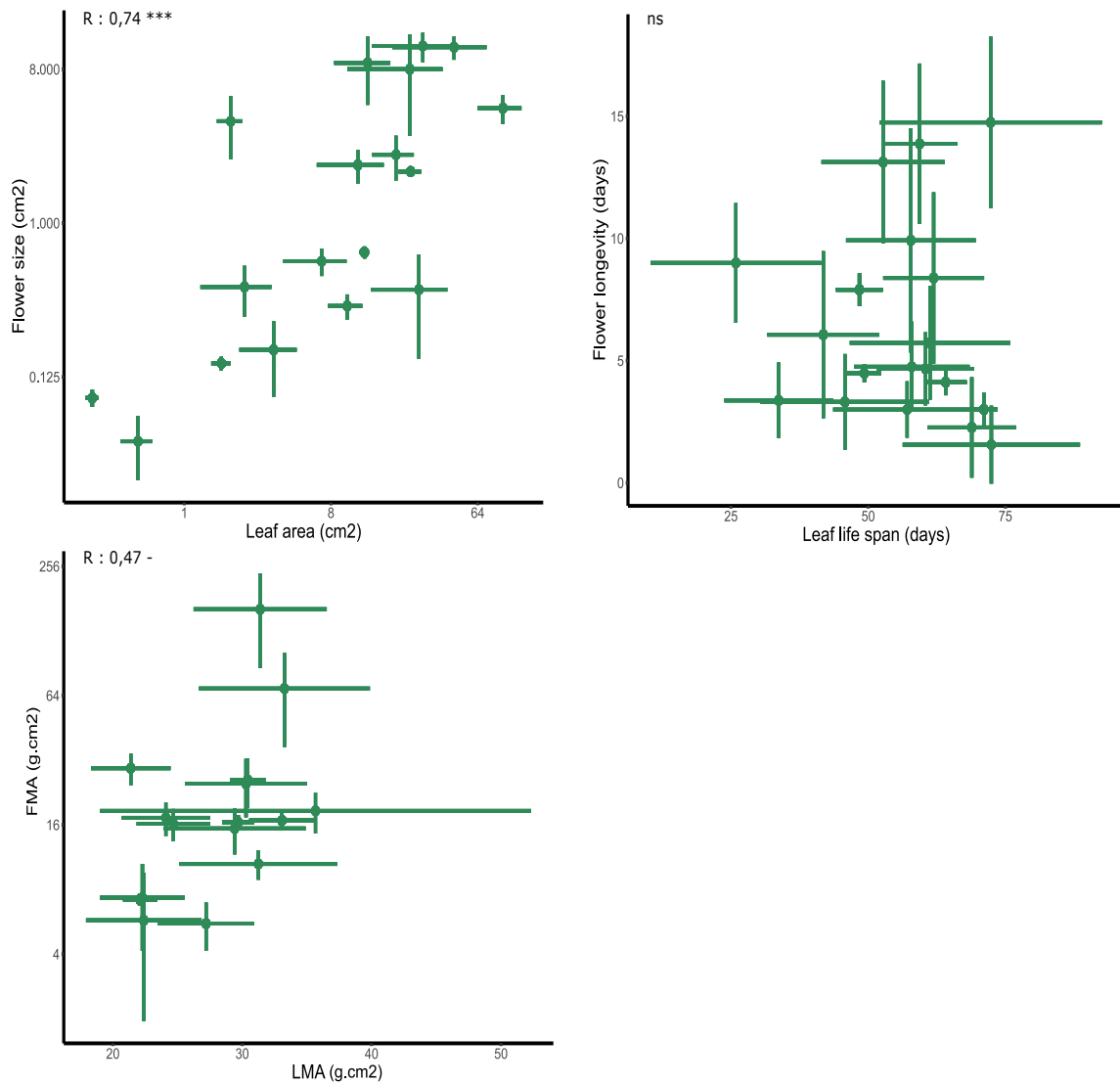


Figure 3.10 Plot of correlations between leaf traits and floral traits. A. Flower size and leaf area (Spearman's $r = 0.74$, $p = 0.0004$). B. Floral mass area and leaf mass area (Spearman's $r = 0.47$, $p = 0.0636$). C. Flower longevity and leaf life span (ns). Notes: ns not significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Tableau 3.4 Percentage of Grime's CSR strategy for each species, according to Pierce et al. (2017) calculating method.

Species	%C	%S	%R	CSR strategy	Dominant CSR strategy
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	5.9882	0	94.012	R	R
<i>Carduus pycnocephalus</i>	63.912	0	36.088	C/CR	C
<i>Cerastium glomeratum</i>	17.356	0	82.644	R/CR	R
<i>Diplotaxis eruroides</i>	42.051	0	57.949	CR	CR
<i>Geranium dissectum</i>	22.505	15.72	61.775	R/CSR	R
<i>Geranium rotundifolium</i>	31.374	0	68.626	R/CR	R
<i>Malva sylvestris</i>	40.367	12.126	47.506	CR/CSR	CR
<i>Medicago arabica</i>	32.492	0	67.508	R/CR	R
<i>Medicago minima</i>	17.651	0	82.349	R/CR	R
<i>Picris hieracioides</i>	43.091	0	56.909	CR	CR
<i>Plantago lanceolata</i>	37.104	0	62.896	R/CR	R
<i>Ranunculus bulbosus</i>	41.284	8.3758	50.34	CR	CR
<i>Sanguisorba minor</i>	31.913	0	68.087	R/CR	R
<i>Senecio vulgaris</i>	30.1	0	69.9	R/CR	R
<i>Sherardia arvensis</i>	0.1731	0	99.827	R	R
<i>Torilis arvensis</i>	51.527	0	48.473	CR	CR
<i>Torilis nodosa</i>	59.831	0	40.169	CR	CR
<i>Trifolium campestre</i>	11.206	10.969	77.825	R/CR	R
<i>Veronica persica</i>	13.762	0	86.238	R	R

Chapitre 4

Floral productivity is linked to floral traits and richness for weed communities

Article *in prep*, à soumettre à *Journal of Applied Ecology* à l'automne 2023 :

"Floral productivity is linked to floral traits and richness for weed communities." ; **Genty L.**, Metay, A., Kazakou, E., Baude, M., Gardarin, A., Michelot-Antalik and Barkaoui, K.

Résumé du chapitre en français

L'objectif du dernier chapitre de résultats est **de comprendre si les stratégies florales décrites précédemment ainsi que les traits floraux étaient liés à la production de ressource florale au champ, utilisable comme ressource alimentaire par les insectes floricoles**. Afin d'évaluer cette ressource florale nous avons échantillonné la présence et la productivité florale des communautés adventices oléicoles au cours d'une année agricole entière, de septembre 2021 à juin 2022. Les hypothèses de ce chapitre sont les suivantes :

1. la richesse spécifique et la structure fonctionnelle des communautés impactent la productivité florale et la temporalité de cette productivité au cours de l'année, selon une relation positive productivité florale-richesse.
2. un niveau de perturbation assez bas dû à des pratiques peu intensives comme une tonte modérée (2-3 fois par an) augmente la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle florale des communautés adventices, et a donc un effet indirect sur la productivité florale.

Nous avons montré (Figure 4.1) que les communautés avec une richesse spécifique florale plus élevée produisent plus de fleurs, durant une plus longue période. La tonte modérée est une pratique agricole qui favorise la richesse spécifique florale et qui impacte également la structure fonctionnelle des communautés en filtrant des espèces aux fleurs plus grandes et plus hautes, fleurissant plus tôt. De même, la fertilisation, l'irrigation mais également les variables édaphiques et climatiques modifient les traits floraux à l'échelle de la communauté. Finalement, nous avons mis en évidence des relations entre structure fonctionnelle florale des communautés et production de fleurs : les communautés composées d'espèces produisant du nectar plus concentré en sucres et fleurissant plus tôt sont aussi celles qui produisent plus de fleurs, durant une plus longue période. La structure fonctionnelle florale et la diversité adventice répondent également aux variables pédoclimatiques et à la météo annuelle.

Ainsi il semble que la tonte modérée (2 à 3 fois par an) soit une pratique agricole bénéfique à la production de fleurs dans la parcelle agricole et à la diversité des espèces adventices. Les pratiques agricoles sont un levier important de gestion de la ressource florale à destination des insectes floricoles.

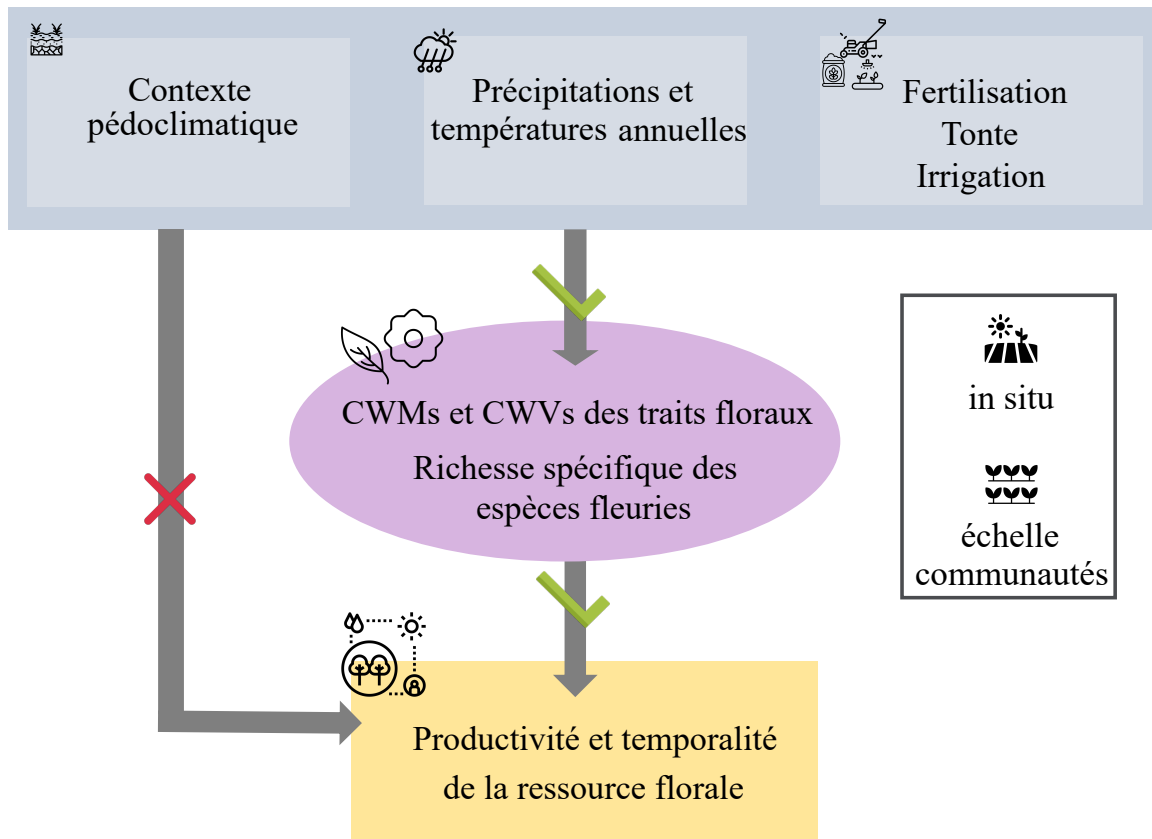


Figure 4.1 Résumé des résultats du chapitre 4 : les variables abiotiques liées au contexte pédoclimatique, à la météo annuelle et aux pratiques agricoles modifient la structure fonctionnelle des communautés adventices, via les CWM et CWV des traits floraux, et la richesse spécifique des espèces fleuries, mais pas directement la productivité et la temporalité de la ressource florale. En revanche les CWM et CWV des traits floraux ainsi que la richesse spécifique des espèces fleuries impactent la productivité et la temporalité de la ressource florale. Ces données ont été recueillies dans 16 parcelles oléicoles sur 5 communautés par parcelle, échantillonnées 7 fois entre septembre 2021 et juin 2022 (septembre, octobre, janvier, mars, avril, mai, juin) et ont été analysées avec des modèles mixtes.

1 Introduction

Lack of floral resources is one of the major causes of decreasing flower-visiting insect populations (Goulson et al., 2015; Potts et al., 2010; Scheper et al., 2014) because flowers are their main food resource (Roulston and Goodell, 2011). In agroecosystems, species-rich weed communities support populations of flower-visiting insect natural enemies and pollinators (Aviron et al., 2023), thereby contributing to conservation, biological control and entomophilous pollination. The quantity, availability and quality of weeds as food resources is important because insect visitation depends on many floral traits, including

Tableau 4.1 Estimate of the effects of abiotic descriptors on floral richness, indicators of flower productivity and flower cover at month and/or year scale. The field and the month were chosen as random effects for the models at the month scale. The field was chosen as a random effect for models at the year scale. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Conditional R2 (R2c) includes the random effects. Significativity stars are from the type II ANOVA's Chi2.

Temporal scale	Response variable	Explanatory variable	Estimate	R2m	R2c
Month	Flower cover	last mowing	0.005*	0.01	0.37
Month	Floral richness	Rsampl	-0.005*	0.04	0.49
		pedoclim2	0.730*		
Year	Floral richness			0.23	0.56
		mowing	1.021*		
Year	Annual flower cover	ns	-	-	-
Year	Max flower cover	ns	-	-	-
		pedoclim2	-3.754*		
Year	Max flower cover date			0.13	0.2
		N_dose	0.009-		
Year	Flower cover peak duration	ns	-	-	-

flower area, height and resources (Fornoff et al., 2017; Hatt et al., 2019; Hegland and Totland, 2005; Rowe et al., 2020). Besides, weed communities with high taxonomic and functional diversity enhance diversity across trophic levels (Lefcheck et al., 2015). High functional diversity in weed communities should support more populous and diverse insect communities by multiplying ecological niches for the first trophic level of consumers with various ecological requirements (Potts et al., 2010). However, intensive agricultural practices in Europe since 1945 curtailed weed diversity and abundance (Andreasen et al., 1996; Baessler and Klotz, 2006; Meyer et al., 2013), and hence floral resources, in landscapes (Bretagnolle and Gaba, 2015; Richner et al., 2015).

In perennial agroecosystems, weeds are a biodiversity component contributing to inter-row ground cover and can be managed in a biodiversity-friendly way (Winter et al., 2018) by cover cropping or mowing, which maintain higher plant (Carpio et al., 2019) and insect (Kratschmer et al., 2019) richness and abundance than tillage or herbicide spraying (Kazakou et al., 2016). Low-intensity management such as moderate mowing (once or twice a year) maintain soil cover and insect-pollinated weeds throughout the year (Tarifa et al., 2021), including when fewer flowers are available in surrounding semi-natural environments and insects need food resources (Rundlöf et al., 2014).

Few studies have evaluated the potential of weeds for providing floral resources to insects in perennial agroecosystems, by assessing their floral traits or their floral productivity, and even fewer have monitored weed floral resources diachronically over the agricultural year. Weeds are unstable communities mostly composed of annual species,

and change considerably within one year, both taxonomically and functionally. Floral traits varying significantly among weed species, floral resources in agroecosystems are very diverse. Common weed species can be very attractive to insects, such as *Picris hieracioides*, *Taraxacum sp* or *Echium vulgare* (Balfour and Ratnieks, 2022; Hernández-Villa et al., 2020; Kuppler et al., 2023), unlike others such as *Chenopodium album*, *Amaranthus spp.e* or *Rumex spp.* (Kuppler et al., 2023). In addition, the timing of flowering is crucial for many insects, whose requirements peak at specific periods of the year depending on their life cycle. Previous studies have shown that anthesis occurs earlier and lasts longer in weeds (Bourgeois et al., 2019). However, the impacts of agricultural practices on the floral traits and productivity of weeds are poorly known because weed studies have mostly focused on resource-use ecological strategies and effects on crops.

Floral traits are mostly studied as determinants of insect presence as they drive insect visitation and richness (Fornoff et al., 2017; Rowe et al., 2020). However, their community-scale responses to environmental or agricultural factors are rarely investigated (E-Vojtkó et al., 2020) except to water deficit, which reduces flower size and number, and nectar volume (Kuppler et al., 2021). For example, dry Mediterranean conditions select for mostly small or short-lived flowers (Teixido and Valladares, 2014) so as to maintain a positive water balance at the flower scale (Roddy et al., 2023). Floral traits diversity is also affected by soil characteristics in grasslands (Goulnik et al., 2020). However, weed floral traits response to the environment are unknown. At the species level, weed floral traits are linked to Grime's CSR strategies (Genty et al., 2023b), suggesting that they could be sensitive to management and disturbance. Organic farming increases functional richness and the number of red and zygomorphic flowers in weed communities (Rotchés-Ribalta et al., 2023), but how other floral traits linked to insects respond to agricultural practices is not known.

Flower abundance, usually measured as the flower cover, is another factor of insect visitation (Hegland and Boeke, 2006; Wray et al., 2014). However, what determines flower abundance in agroecosystems is still unknown, although low-disturbance practices should allow greater weed flower production than intensive practices (Kratschmer et al., 2019). In addition, we suggest that species richness, especially of flowering species, should increase flower abundance and productivity. While the positive diversity-productivity relationships of vegetative biomass (Lehman and Tilman, 2000) are well studied, indicating that taxonomically and functionally richer and more diverse plant communities are more productive, this remains largely unexplored for flowers. We assume that floral traits diversity has a positive effect on floral productivity through different mechanisms. It could drive temporal niche partitioning over the year: weeds flowering earlier can be

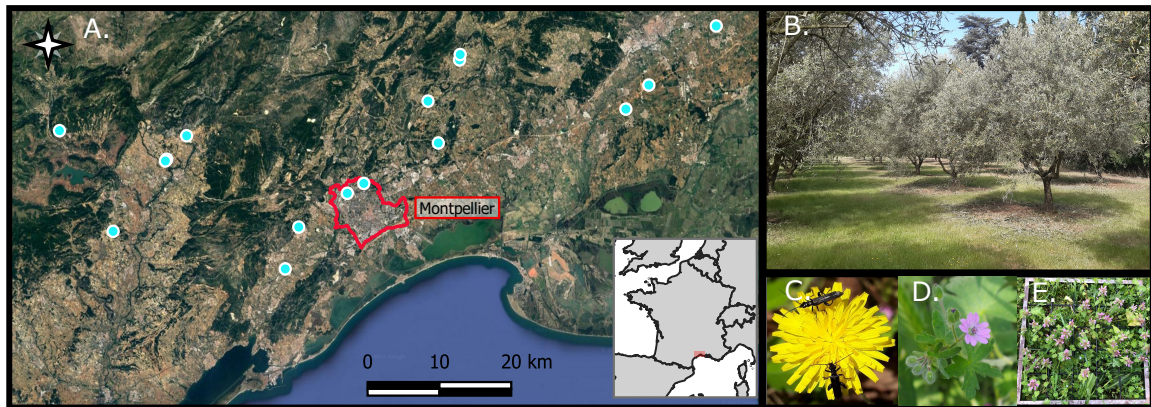


Figure 4.2 A. Locations of the sampled olive groves (Google©, 2022) in the Mediterranean part of the Occitanie region, France. B. One example of surveyed grove in Spring 2022. C. *Crepis sancta*, the 2nd most abundant flowering species. D. *Geranium molle*, the 7th most abundant flowering species. E. Quadrat in the inter-row of an olive grove in March 2022.

visited by different insects than those flowering later, decreasing competition to attract pollinators and improving yearly flower production. Greater diversity in morphological floral traits in the community could also abate competition and increase flower-visiting insects richness because different floral shapes attract different insects. Vegetative biomass productivity is linked to mean community scale values of certain key traits, including SLA and leaf nitrogen content (Pontes et al., 2007). We hypothesise that floral productivity is also linked to floral traits: more flowers per plant on average and longer mean flowering duration should increase floral productivity over the entire year by extending the period during which flowers are present. Since there is a trade-off between flower size and flower number per plant (Genty et al., 2023b), we also suggest that increasing mean flower size could decrease floral productivity.

In this study, we explored how agricultural practices, weather and pedoclimatic conditions affected weed communities and flowers over one agricultural year in extensive olive groves in southern France, focusing on optimising weed floral resources for insects. Our hypotheses were that (1) species richness and functional structure of flowering weed communities are affected by both agricultural practices and pedoclimatic variables, in particular we expected that low-disturbance inter-row management practices (e.g. mowing), water availability and soil fertility would enhance species richness and floral trait diversity, and (2) have a positive effect on year-round floral production at the community level in a way predicted by the diversity-productivity hypothesis, via their effect on traits and richness.

Tableau 4.2 Estimate of the effects of abiotic descriptors on FCWMs and FCWVs of traits at the year scale with the field as random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Conditional R2 (R2c) includes the random effects. Significativity stars are from the type II ANOVA's Chi2.

Functional indicator	Trait (response variable)	Explanatory variable	Estimate	R2m	R2c
FCWM	Area	mowing	0.306***	0.27	0.27
FCWM	Pollen	pedoclim2	0.106*	0.12	0.14
FCWM	Nectar	irrig	0.014**	0.32	0.64
FCWM	Height	mowing	3.117*	0.12	0.17
		N_dose	0.884***		
FCWM	FU number	irrig	2.064**	0.6	0.6
		T_min	91.06**		
		N_dose	-0.28**		
FCWM	Duration	irrig	0.794*	0.27	0.27
		N_dose	-0.648***		
FCWM	Onset	irrig	1.483***	0.66	0.68
		T_min	-49.7**		
		mowing	-44.29**		
FCWV	Area	mowing	72.36***	0.39	0.39
		N_dose	-0.28*		
FCWV	Pollen	R_tot	1.628 ***	0.26	0.26
FCWV	Nectar	mowing	75.1 *	0.14	0.30
FCWV	Height	-	ns	ns	ns
FCWV	FU number	pedoclim2	3 490 184**	0.28	0.43
FCWV	Duration	-	ns	ns	ns
		pedoclim1	-736 813***		
FCWV	Onset	irrig	-29 414**	0.44	0.44
		mowing	1 374 079***		
		T_min	2 894 065***		

2 Material and methods

2.1 Sampled fields

We surveyed 16 olive groves in the hinterland of Montpellier, southern France, in a Mediterranean climatic area (Figure 4.2). Agricultural practices were assessed by interviewing farmers in 2021 and 2022, focusing on inter-row management (Genty et al., 2023a). Mowing was the only management practice used to control weeds and was described using the mean number of mowing interventions per year (1-5). We also recorded the yearly amount of water (0-190 mm) and inorganic and organic nitrogen (N) applied for irrigation, fertilisation and amendments (0-641 kg of N/ha).

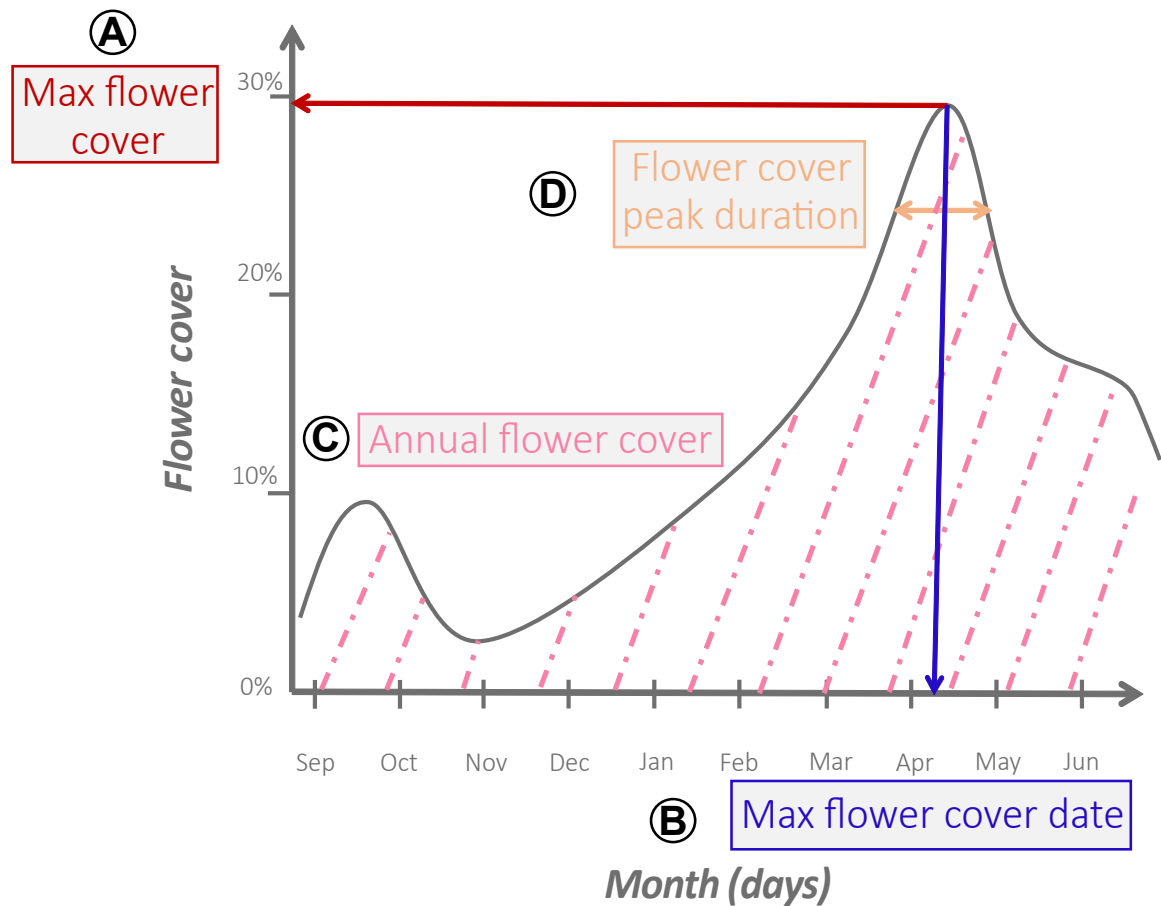


Figure 4.3 Dynamics of flower cover and productivity throughout the year, presenting the four indicators: A. Max flower cover (flower cover maximum value in %), B. Max flower cover date (number of days since the start of the sampling, on 17-09-2021), C. Annual flower cover (% calculated as the normalised integral of the regression curve), and D. Flower cover peak duration (number of days with flower cover $>80\%$ of flower cover maximum).

2.2 Pedoclimatic conditions

We used the data from six weather stations of the national meteorological network (Météo France), located 0.5-19.7 km from the 16 surveyed olive groves, to describe the long-term climatic trends (1980-2021). We calculated six climatic variables describing seasonal trends using the ‘biovars’ function from the R package *dismo* (Hijmans et al., 2017): mean annual temperature ($15.3 \pm 0.33^\circ\text{C}$), annual rainfall ($704 \pm 124\text{mm}$), rainfall in the driest month ($6.06 \pm 1.84\text{mm}$), maximum temperature of the warmest month ($36.8 \pm 1.1^\circ\text{C}$), annual temperature range ($41.8 \pm 15.8^\circ\text{C}$) and rainfall coefficient of variation ($89.6 \pm 2.25\text{mm}$). In addition, we recorded rainfall (R_{sample}) and mean temperature (MT_{sample}) between successive sampling dates to assess short-term weather effects at the monthly scale. We also calculated the rainfall over the agricultural year (R_{year}) and the annual minimum temperature (T_{min}) to describe weather effects at the yearly scale (Supp Tableau 4.10). Soil pH (NF ISO10390), nitrogen content, total organic matter content (NF ISO 14235), cation-exchange capacity (CEC) and texture (NF X 31-107 method) were determined for each olive grove on a 20-cm-deep composite soil sample.

2.3 Botanical survey of flower cover

Five permanent quadrats of 0.25 m² were randomly placed in the inter-rows of each olive grove (n = 80 quadrats), keeping a minimum distance of two metres from the orchard edge. We sampled each quadrat seven times over the entire agricultural year 2021-2022 (n = 560 surveys: 17-09-2021; 14-10-2021; 27-01-2022; 01-03-2022; 04-04-2022; 04-05-2022; 06-06-2022). On each date and for each quadrat we recorded the latest mowing date (‘last mowing’) and visually recorded the phenological stage and flower cover per species as the total percentage of the ground covered by open flowers and flower buds in each quadrat. We also recorded the number of species at the flowering stage (‘floral richness’) in each quadrat, and the total species richness of each orchard based on sampling from Genty et al. (2023a). Recorded data concerned insect-pollinated species exclusively.

2.4 Indicators of floral productivity at the year scale

We used a loess regression to model flower cover dynamics over the year (Cleveland and Devlin, 1988) for each quadrat based on the seven samplings. We extracted four variables (Figure 4.3): (1) annual flower cover, calculated as the normalised integral of the regression curve (‘annual flower cover’); (2) flower cover maximum value in % of surface (‘max flower cover’); (3) date of the flower cover maximum (‘max flower cover date’), expressed as the number of days since the beginning of the sampling (17th of September 2021); and (4)

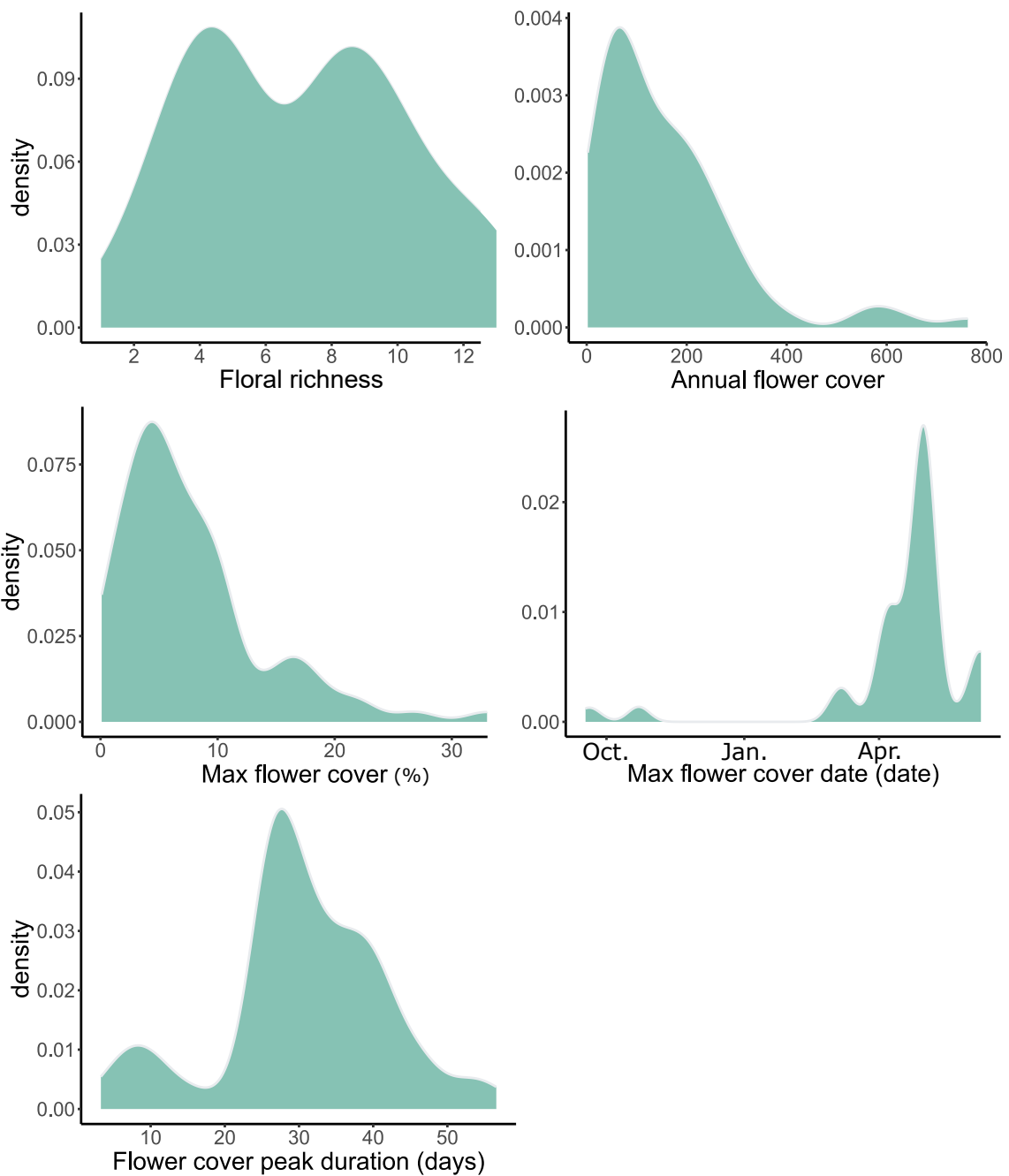


Figure 4.4 Distribution of floral richness, annual flower cover, max flower cover, max flower cover date and flower cover peak duration among weed communities (n=80).

number of days during which the flower cover reached or exceeded 80% of its flower cover maximum, representing the period of abundant flower presence in the field ('flower cover peak duration'). For flower cover peak duration, we excluded nine quadrats in which 80% of the max flower cover was under 1% (Figure 4.4). The four indicators were measured at the year scale (n = 80) by pooling the data of the seven surveys, considering each quadrat survey as one community composed of all the sampled species proportionally. We recorded

Tableau 4.3 Estimate of the effects of floral richness on indicators of flower productivity with the field as random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Conditional R2 (R2c) includes the random effects. Significativity stars are from the type II ANOVA’s Chi2.

Indicator (response variable)	Explanatory variable	Estimate	R2m	R2c
Annual flower cover	Floral richness	22.56***	0.26	0.53
Max flower cover	Floral richness	0.751***	0.15	0.53
Max flower cover date	ns	-	-	-
Flower cover peak duration	Floral richness	1.158**	0.1	0.27

the species richness of flowering weeds in each community over the full season.

2.5 Trait measurements and functional indices at the community level

Seven floral traits linked to insect attraction (Supp Tableau 4.9) were measured for 17 common olive grove weed species (Supp Tableau 4.8) in a greenhouse experiment during the spring and summer of 2022 (Genty et al., 2023b): pollen volume (‘pollen’), nectar sugar content (‘nectar’), number of floral units per plant (‘tot FU’), reproductive height (‘height’), flower area (‘area’), flowering duration (‘duration’) and flowering onset (‘onset’).

We calculated the floral community-weighted mean (FCWM) and variance (FCWV) of each trait in all the communities composed of at least 80% of these species, at the year scale ($n = 40$) (Supp Tableau 4.6), using the ‘dbFD’ function of the FD package. FCWM is the average trait value of each species at the flowering stage weighted by its relative abundance (Garnier et al., 2004). FCWV quantifies the variability of each floral trait value around the average value within the floral community (Sonnier et al., 2010)(Figure 4.5,Figure 4.6). Because floral traits are phylogenetically conserved (E-Vojtkó et al., 2022), we pooled trait values at the genus level for three unstudied abundant species: *Geranium molle*, *Medicago polymorpha* and *M. rigidula*. *G. molle* belongs to the same subgenus as *G. rotundifolium* and *G. dissectum* (Aedo et al., 1998), and *M. polymorpha* and *M. rigidula* to that of *M. minima* and *M. arabica* (Steele et al., 2010).

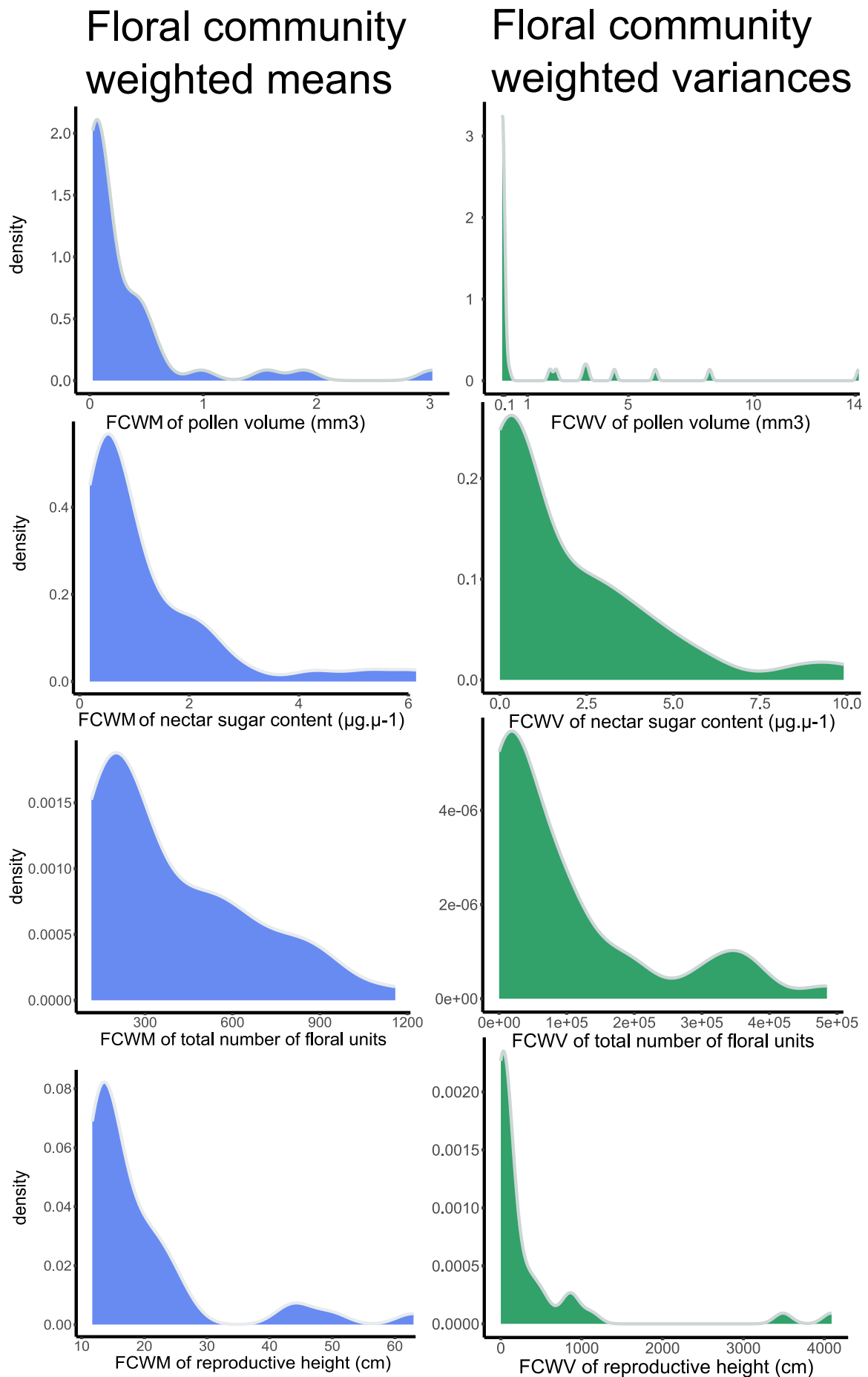


Figure 4.5 Distribution of FCWM and FCWV of pollen volume, nectar sugar content, total number of floral units and reproductive height among weed communities (n=40).

Floral community weighted means

Floral community weighted variances

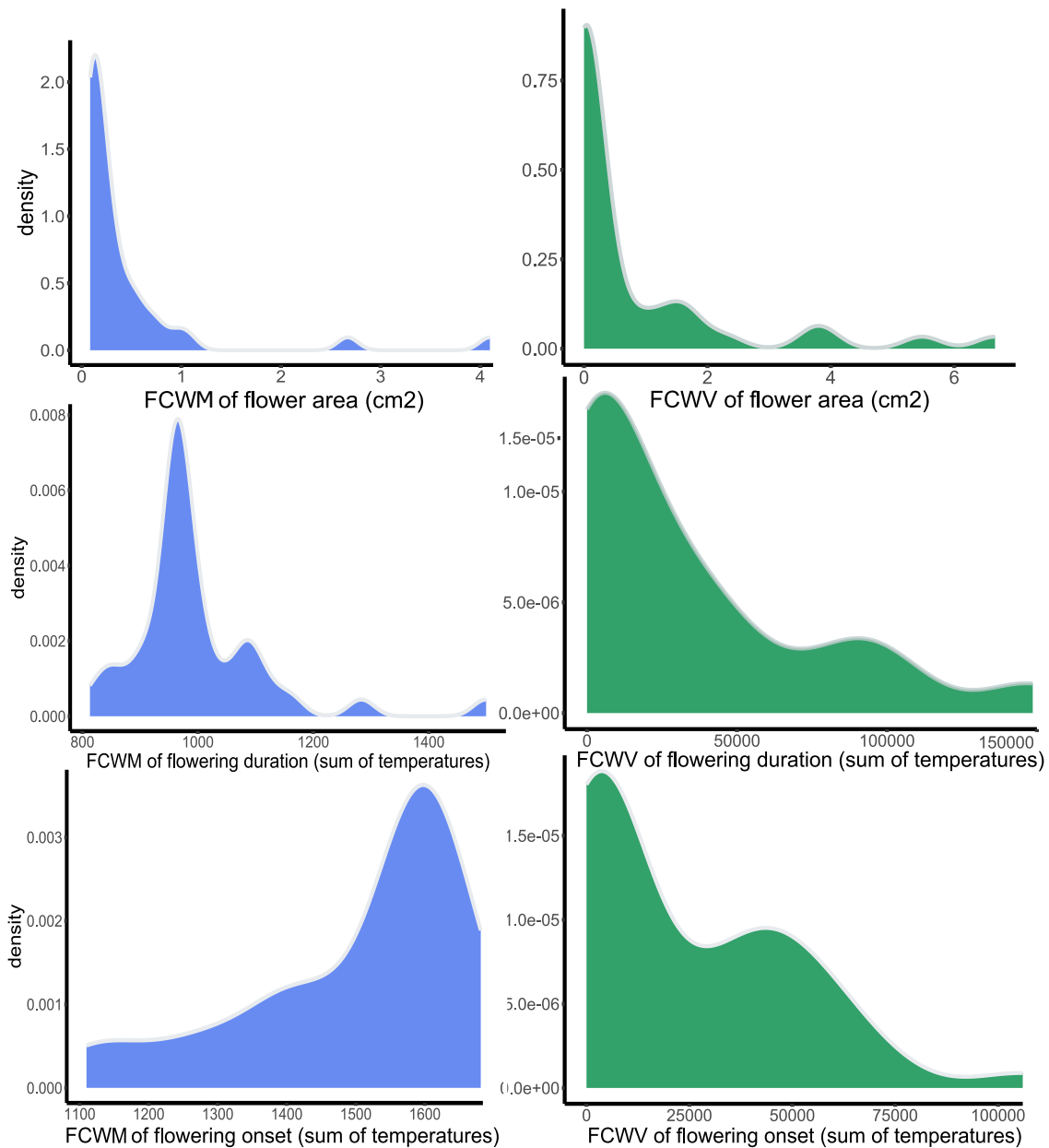


Figure 4.6 Distribution of FCWM and FCWV of flower area, flowering duration and onset among weed communities (n=40).

2.6 Data analysis

All statistical analyses were run using R version 4.3.1 (Team, 2022), and in particular the packages lme4 (Bates et al., 2015), vegan (Oksanen et al., 2007), FD (Villéger et al., 2008), FactoMineR (Lê et al., 2008), MuMIn (Barton, 2009), car (Fox et al., 2012) and piecewiseSEM (Lefcheck, 2016).

We ran Kruskal-Wallis' tests and pairwise Wilcoxon's tests as post-hoc analyses to test whether flowering species richness and flower cover differed between months and determine the periods of flower presence.

To summarise soil and climatic characteristics of the study sites we ran a PCA with all the pedoclimatic variables. The coordinates of each individual on the first two components were extracted and used as explanatory variables (pedoclim1 and pedoclim2).

To test whether weather and agricultural practices affected monthly flowering species richness and flower cover, we ran linear mixed models with 'last mowing', 'Rsampl' and 'MTsampl' as fixed effects and 'month' and 'field' as random effects. To test whether they influenced annual flowering species richness, floral productivity indicators, FCWMs and FCWVs, we ran linear mixed models with 'pedoclim1', 'pedoclim2', 'mowing', 'irrig', 'N dose', 'Ryear' and 'Tmin' as fixed effects, and 'orchard' as random effect. Before model selection and evaluation, correlation of fixed effects was tested using variance inflation (VIF). VIF values of 10 or higher are interpreted as revealing multicollinearity issues (Hair, 2009). We performed model stepwise comparisons comparing full, reduced and 'null' models built by combining all fixed effects, several fixed effects or only random effects. We selected the model with the lowest second-order Akaike Information Criterion value (AICc) corrected for small sample sizes (Burnham and Anderson, 2004). Two models were considered different if $\Delta \text{AICc} > 2$ (Burnham and Anderson, 2004). When more than one model had the lowest AICc we selected the most parsimonious, with the lowest number of fixed effects. We used likelihood ratio tests to evaluate the selected models, and calculated the marginal and conditional R² (Nakagawa and Schielzeth, 2013).

The relation between floral traits and indicators of floral productivity was tested with a PCA ('community structure' PCA) with the seven FCWMs of floral traits and flowering species richness, followed by a hierarchical ascendant classification to create three clusters based on the first two components. To test whether the four indicators of floral productivity differed among clusters, we ran Kruskal-Wallis' tests and pairwise tests Wilcoxon's as post hoc analyses.

3 Results

3.1 Effects of pedoclimate, weather and agricultural practices on flowering species richness, floral productivity and floral traits

The pedoclimatic PCA explained 62% of the total variance of the dataset. The coordinates of each orchard on the first two components were used as composite explanatory variables. The first component ('pedoclim1') explained 38% of the total variance and was positively linked to soil clay content (0.79), cation-exchange capacity (0.79), mean annual temperature (0.78) and soil nitrogen content (0.66), and negatively to annual temperature range (-0.85), soil sand content (-0.73) and maximum temperature of the warmest month (-0.68). The second component ('pedoclim2') explained 24% of the total variance and was positively linked to rainfall in the driest month (0.88) and annual rainfall (0.85), and negatively to rainfall coefficient of variation (-0.76).

Flower cover and species richness of flowering weeds ('floral richness') (Figure 4.7) were significantly higher in April and May than in the other months. The five most abundant species in terms of flower cover at the year scale were *Medicago minima*, *Crepis sancta*, *Arenaria serpyllifolia*, *Sherardia arvensis* and *Medicago arabica* (Table S6).

At the month scale, flower cover increased was positively correlated with time since the last mowing and floral richness with rainfall. At the year scale, floral richness was positively affected by pedoclim2 and by the mean number of mowing interventions per year, while max flower cover date was the only indicator of floral productivity impacted by abiotic variables: it was postponed by mean total N applied and advanced by pedoclim2 (Tableau 4.1).

At the year scale, mowing had a positive effect on $FCWM^{area}$, height and $FCWV^{area, nectar, onset}$ while it had a negative effect on $FCWM^{onset}$. The mean total N applied increased $FCWM^{FU\ number}$ and decreased $FCWM^{duration, onset}$ and $FCWV^{area}$. Irrigation level increased $FCWM^{Fu\ number, onset, nectar, duration}$ and decreased $FCWV^{onset}$. Pedoclim1 had a negative effect on $FCWV^{onset}$. Pedoclim2 had a positive effect on $FCWV^{pollen}$ and $FCWV^{FU\ number}$. The minimum annual temperature had a negative effect on $FCWM^{onset}$ and a positive effect on $FCWM^{FU\ number}$ and $FCWV^{onset}$. Rainfall had a positive effect on $FCWV^{pollen}$ (Tableau 4.2).

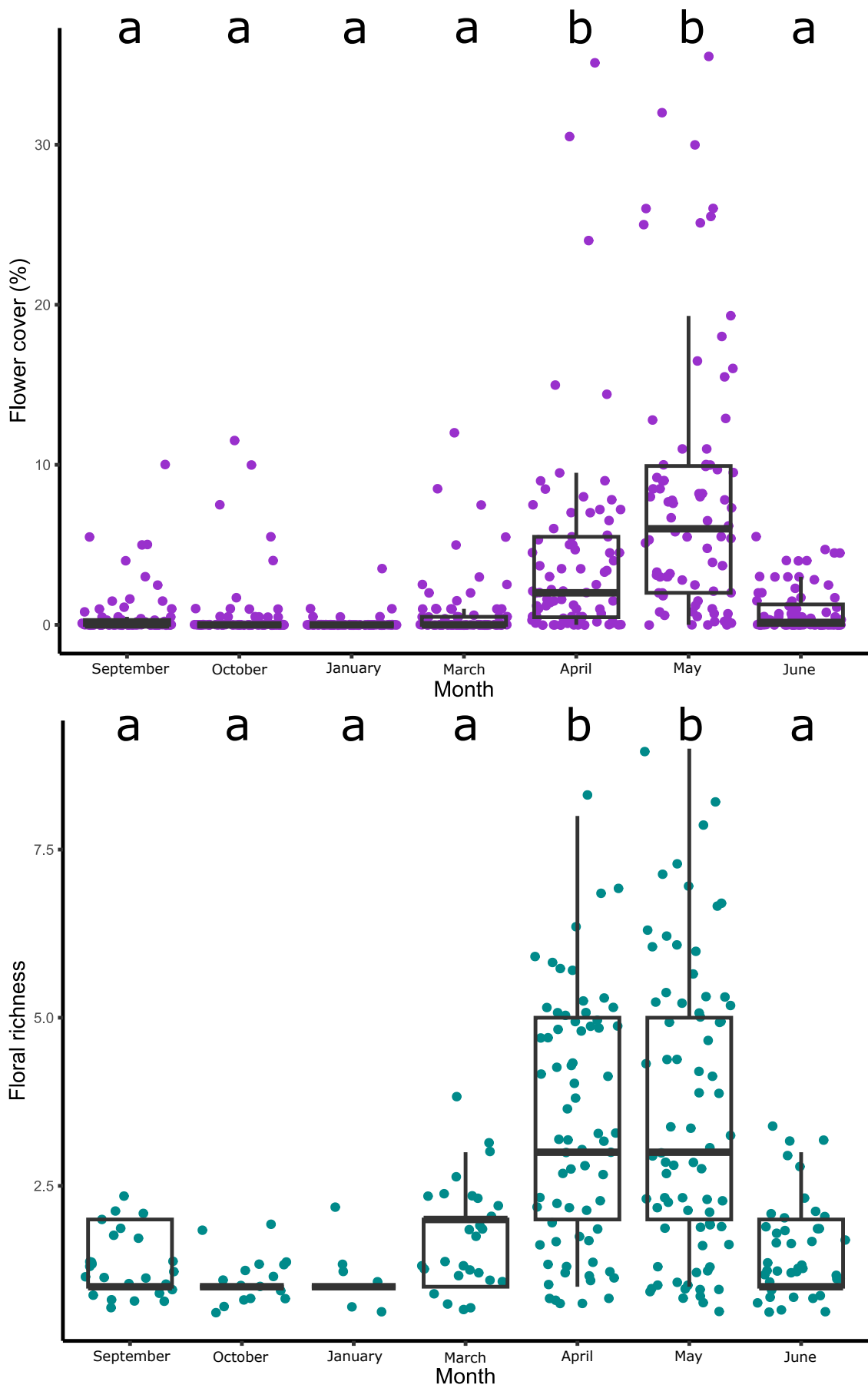


Figure 4.7 Flower cover (A), and number of flowering species (B) in each quadrat on each visit (%). Letters represent the results of pairwise Wilcoxon's tests.

3.2 Relationships between floral productivity, richness and traits

Annual flower cover, max flower cover and flower cover peak duration positively correlated with floral richness, but not with total species richness. Only max flower cover date was uncorrelated with floral richness (Tableau 4.3).

$FCWM^{area}$ correlated positively with max flower cover date: communities with higher $FCWM^{area}$ reached their max flower cover later. $FCWM^{nectar}$ correlated positively with max flower cover, annual flower cover and flower cover peak duration, and negatively with max flower cover date. Max flower cover correlated positively with $FCWV^{nectar}$ but negatively with $FCWV^{duration}$. Flower cover peak duration correlated positively with $FCWV^{height}$ but negatively with $FCWM^{onset}$ and $FCWV^{area}$ (Tableau 4.4).

The ‘community structure’ PCA explained 64,2% of the variability (Figure 4.8A). The first component (31,1% of explained variability) was positively correlated with the FCWMs of height (0.91), area (0.73), duration (0.71), pollen (0.67) and floral richness (0.62). The second component (29,1% of explained variability) was positively correlated with the FCWMs of FU number (0.84) and specific richness (0.56), and negatively with the FCWMs of onset (-0.70) and duration (-0.57). The ascending hierarchical classification (Figure 4.8B) identified three clusters: cluster 1 ‘numerous and early-flowering flowers’, composed of 23 communities and linked to low scores on both components, cluster 2 ‘few and late-flowering flowers’ (13 communities) linked to low scores on the first component and high scores on the second, and cluster 3 ‘costly flowers’ (4 communities) linked to high scores on the first component. ‘Few and late-flowering flowers’ communities were more often mown and irrigated than ‘numerous and early-flowering flowers’ communities (Figure 4.9A), and their flower cover peak duration was 6 days longer (Figure 4.9B).

4 Discussion

4.1 Weed floral traits and richness are affected by pedoclimate and by agricultural practices

Our results indicate that agricultural practices affect weed communities floral functional structure. More mowing interventions increased floral richness, functional heterogeneity (i.e. wider variances of community flower area) and nectar sugar content, postponed flowering onset, and resulted in communities with larger and taller flowers, more attractive to insects (Lundin et al., 2019; Rowe et al., 2020). The diversifying effect can be explained by the positive effect of low-to-intermediate disturbance of mowing on species diversity and trait variance in the community, as predicted by the intermediate disturbance hypothesis

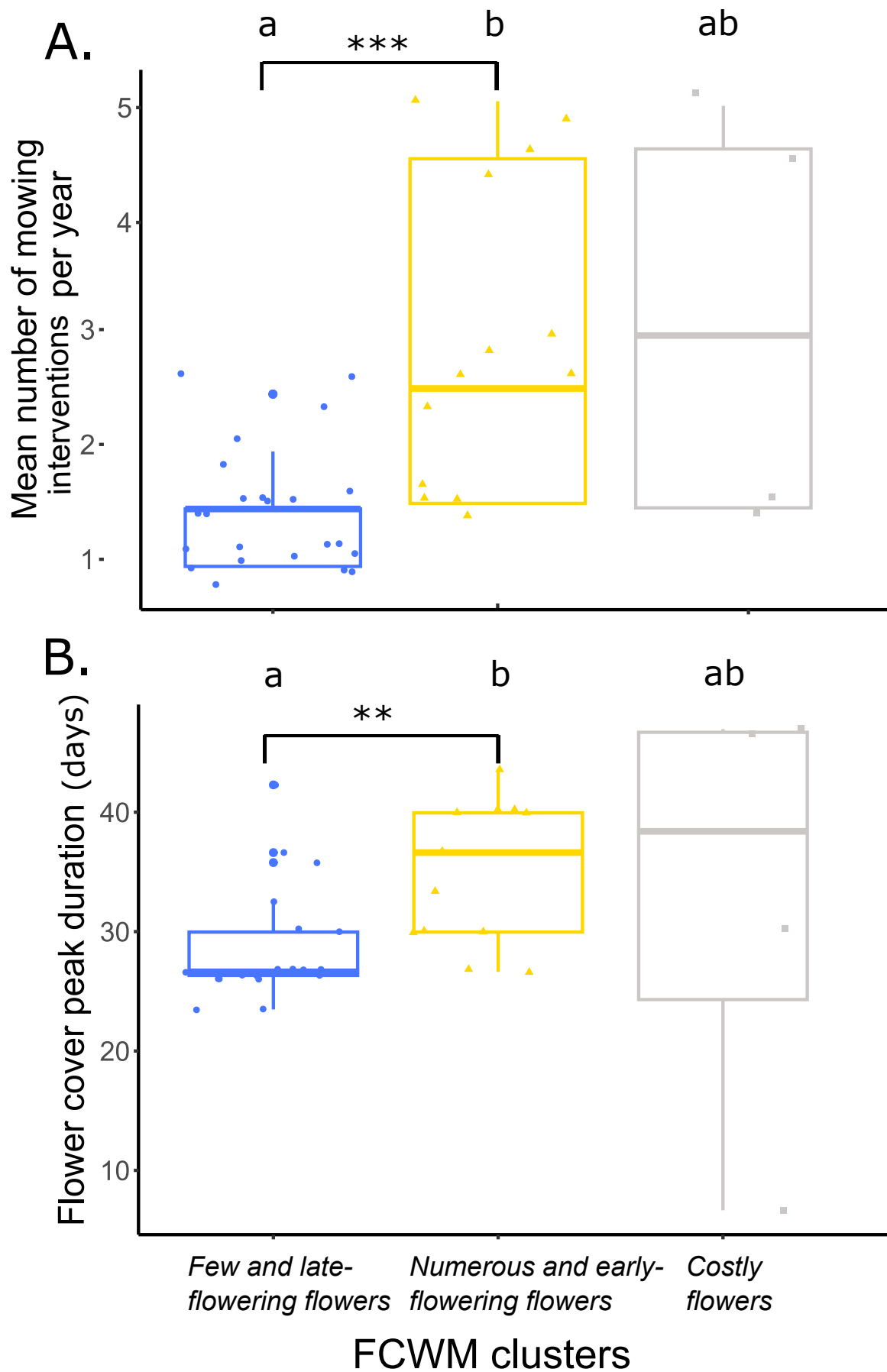


Figure 4.8 A. First two components of the ‘community structure’ PCA. The individuals are the 40 quadrats at the year scale in which at least 60% of the community was composed of species with documented floral traits. B. The three clusters created with the hierarchical ascending classification.

Tableau 4.4 Estimate of the effects of FCWMs and FCWVs of floral traits on indicators of flower productivity with the field as random effect. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. P-values (p) are from the type II ANOVA's Chi2.

Indicator (response variable)	Functional indicator	Trait	Estimate	R2m	R2c
Annual flower cover	FCWM	Nectar	50.99**	0.29	0.68
Max flower cover	FCWM	Nectar	2.599***	0.27	0.76
Max flower cover date	FCWM	Area	5*	0.26	0.34
		Nectar	-3.481**		
Flower cover peak duration	FCWM	Onset	-0.022**	0.32	0.67
		Nectar	2.784**		
Annual flower cover	FCWV	-	ns	ns	ns
Max flower cover	FCWV	Nectar	1.025*	0.16	0.52
		Duration	-0.535**		
Max flower cover date	FCWV	-	ns	ns	ns
		Height	1.657**		
Flower cover peak duration	FCWV			0.20	0.63
		Area	-6.283*		

(Wilkinson, 1999). The number of mowing interventions ranged from 1 to 5 per year, with a mean of 2.19, which is considered fairly low but disturbing enough to curb the dominance of the most competitive species. However, this relationship may not hold when mowing is more frequent.

In contrast, irrigation and fertilisation had a homogenising effect, reducing FCWVs of area and onset, perhaps because high levels of resources benefited the most competitive species. However, this effect was weaker than the diversifying effect observed for mowing on floral area. For example, flowering onset was earlier in more frequently mown, fertilised but unirrigated olive groves. Higher levels of resource also selected for species producing more floral units, albeit with a probable trade-off regarding quality of the produced flowers (B. Lanuza et al., 2023). We confirm that agricultural practices are efficient for regulating phenology so as to provide floral resources for flower-visiting insects (Yvoz et al., 2021b).

Even though agricultural practices are considered the main driver of trait variability in weed communities at the regional scale (Bourgeois et al., 2021), pedoclimatic and weather variables also matter, especially for trait variance (Poinas, 2023). In our study, the homogenising effect of greater soil fertility, e.g. higher levels of organic matter and clay contents (pedoclim1), may be due to selection of the most competitive species (Fried et al., 2022) that develop earlier and exclude later species by pre-empting light resources (Grime,

1974). Higher temperatures allowed some cold-tolerant and sensitive species to survive, thus diversifying functional structure, but also decreased FCWM of onset, advantaging competitive species that flower early. Rainfall also had a diversifying effect leading to greater FCWVs of total floral unit number and pollen: water deficit may force weeds to allocate less resources to flowers or pollen production (Kuppler et al., 2021). As found by Bourgeois et al. (2021) for weeds in annual agroecosystems, pedoclimate affected the variance more than the mean of floral traits.

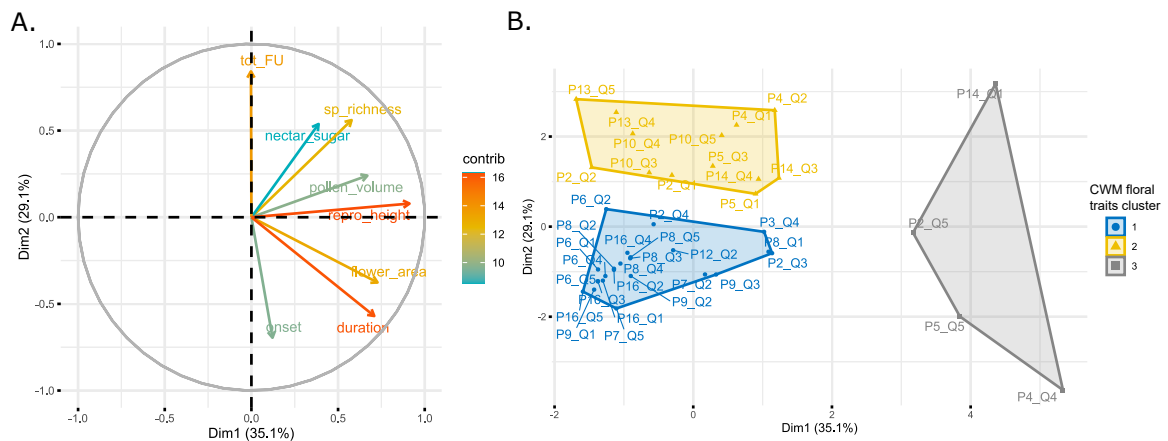


Figure 4.9 A. Mean yearly number of mowing interventions. B. Flower cover peak duration, according to the clusters of the hierarchical ascending classification. Letters reflect the results of pairwise Wilcoxon’s tests.

4.2 Floral productivity is linked to communities floral richness and traits

Not all mean floral traits were linked to floral productivity, indicating that communities with any floral strategy could potentially provide floral resources. However four floral traits were found to be positively correlated with floral productivity: mean nectar sugar content (Tableau 4.4), number of flowers, onset of flowering and floral richness (Tableau 4.3), the last increasing all the indicators of floral productivity.

Weed richness enhanced floral productivity and thereby provided a diversity of food resources for insects (Balfour and Ratnieks, 2022). The most abundant species, e.g. *M. minima* and *S.arvensis*, had ruderal floral strategies and produced many small flowers (Genty et al., 2023b) avoided by wild bees (Kuppler et al., 2023) but preferentially visited by other important pollinators such as *Diptera* and *Coleoptera* (B. Lanuza et al., 2023). However, the great floral richness found in the olive groves (99 flowering species) enhances their potential for hosting plants visited by all types of pollinator, among which *E. vulgare* and *P. hieracioides*, favoured by wild bees (Kuppler et al., 2023). Regarding year-round flower presence, which is important for flower-visiting insects, we found that floral resources in olive groves peaked in mid-April overall, with local variations from March to June. Flowers can be present early in season, supplying food at a critical time for insects (Pelletier and McNeil, 2003), but no significant late-flowering resource could mitigate this other period of food shortage.

4.3 Mowing as a promising practice to promote floral productivity in fields

Since floral richness was directly affected by agricultural practices (Tableau 4.1, Tableau 4.2), we conclude that agricultural practices have indirect effects on floral productivity in perennial agroecosystems. The intermediate level of disturbance caused by two or three mowing interventions per year increased weed floral richness and trait diversity, as in grasslands (Piseddu et al., 2021). This finding suggests that the impact of agricultural practices on floral richness can rival that of environmental drivers (Pittarello et al., 2020). This may be due to the greater instability of weed communities compared with grasslands: because weeds are mostly annual species, they are more responsive to intra-annual events like management practices than communities of perennial species.

Mowing two to three times a year appears to be a beneficial practice for weed species richness and related ecosystem services in Mediterranean perennial agroecosystems (Winter et al., 2018). It seems to be an effective means of diversifying weed communities and selecting species producing more flowers and flowering earlier, promoting higher floral productivity over the year, while at the same time ensuring satisfactory crop yields (Guerra et al., 2022). We conclude as other studies for other services (Bopp et al., 2022a; Kavvadias and Koubouris, 2019), that mowing is a biodiversity-friendly weed management practice which also allows to maintain satisfying yield.

5 Supplementary materials of chapter 4

Species	Flower cover ‰
<i>Medicago minima</i>	258.7
<i>Crepis sancta</i>	84.3
<i>Arenaria serpyllifolia</i>	66.3
<i>Sherardia arvensis</i>	54.4
<i>Medicago arabica</i>	52.2
<i>Clinopodium nepeta</i>	46.4
<i>Geranium molle</i>	41.7
<i>Cerastium glomeratum</i>	37.7
<i>Trifolium repens</i>	27.9
<i>Medicago polymorpha</i>	27.9
<i>Crepis vesicaria</i>	20.7
<i>Plantago lanceolata</i>	19.1
<i>Stellaria media</i>	18.3
<i>Veronica persica</i>	16.7
<i>Lamium purpureum</i>	15.9
<i>Calendula arvensis</i>	15.0
<i>Carduus pycnocephalus</i>	12.8
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	10.9
<i>Senecio vulgaris</i>	9.1
<i>Silene latifolia</i>	8.3
<i>Veronica arvensis</i>	7.4
<i>Bituminaria bituminosa</i>	7.0
<i>Papaver rhoeas</i>	6.8
<i>Vicia hybrida</i>	6.6
<i>Urospermum dalechampii</i>	6.4
<i>Bellis perennis</i>	5.8
<i>Chenopodium album</i>	5.4
<i>Taraxacum</i>	5.1
<i>Torilis nodosa</i>	5.1
<i>Valerianella locusta</i>	4.6
<i>Euphorbia segetalis</i>	4.1
<i>Foeniculum vulgare</i>	4.1
<i>Medicago rigidula</i>	3.9

<i>Crepis foetida</i>	3.6
<i>Malva sylvestris</i>	3.6
<i>Verbena officinalis</i>	3.6
<i>Centaurea aspera</i>	3.3
<i>Veronica cymbalaria</i>	2.9
<i>Vicia sativa</i>	2.9
<i>Helminthotheca echioides</i>	2.5
<i>Trifolium angustifolium</i>	2.4
<i>Medicago lupulina</i>	2.3
<i>Cichorium intybus</i>	2.1
<i>Leontodon</i>	2.1
<i>Picris hieracioides</i>	2.1
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	1.9
<i>Blackstonia perfoliata</i>	1.8
<i>Convolvulus arvensis</i>	1.8
<i>Draba verna</i>	1.8
<i>Kickxia spuria</i>	1.7
<i>Centaurea nigra</i>	1.7
<i>Fumaria densiflora</i>	1.7
<i>Hypochaeris radicata</i>	1.7
<i>Scorpiurus subvillosus</i>	1.7
<i>Trifolium campestre</i>	1.7
<i>Trifolium tomentosum</i>	1.7
<i>Erodium malacoides</i>	1.5
<i>Ranunculus bulbosus</i>	1.5
<i>Conyza sumatrensis</i>	1.4
<i>Crepis setosa</i>	1.4
<i>Lathyrus cicera</i>	1.4
<i>Tyrimnus leucographus</i>	1.4
<i>Lactuca serriola</i>	1.2
<i>Muscari neglectum</i>	1.2
<i>Solanum villosum</i>	1.2
<i>Tragopogon porrifolius</i>	1.2
<i>Heliotropium europaeum</i>	1.2
<i>Sonchus asper</i>	1.1
<i>Urospermum picroides</i>	1.1

<i>Ajuga chamaepitys</i>	1.0
<i>Cardamine hirsuta</i>	1.0
<i>Daucus carota</i>	0.8
<i>Euphorbia prostrata</i>	0.8
<i>Lathyrus annuus</i>	0.8
<i>Myosotis</i>	0.7
<i>Geranium rotundifolium</i>	0.7
<i>Asteraceae</i>	0.6
<i>Vicia</i>	0.6
<i>Veronica hederifolia</i>	0.5
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	0.4
<i>Erodium cicutarium</i>	0.4
<i>Lathyrus</i>	0.4
<i>Lathyrus aphaca</i>	0.4
<i>Matricaria</i>	0.4
<i>Papaver</i>	0.4
<i>Reseda</i>	0.4
<i>Salvia verbenaca</i>	0.4
<i>Sonchus oleraceus</i>	0.4
<i>Trigonella wojciechowskii</i>	0.4
<i>Filago</i>	0.3
<i>Galium aparine</i>	0.3
<i>Tordylium maximum</i>	0.2
<i>Vicia hirsuta</i>	0.2
<i>Geranium dissectum</i>	0.2
<i>Oxalis</i>	0.2
<i>Reichardia picroides</i>	0.2
<i>Sanguisorba minor</i>	0.2
<i>Trifolium</i>	0.2
<i>Centranthus calcitrapae</i>	0.1

Tableau 4.5 ‰ of the flower cover of all the species found at the flowering stages in the inter-row of olive groves between September 2021 and June 2022. The flower cover is the sum of the flower cover of each species in the seven quadrats of the sixteen plots. The species in bold are those for which the floral traits were measured.

Tableau 4.6 Unit, mean, standard deviation (sd), range and number of communities of the indicators of flower productivity at the year scale

Indicator	Unit	Mean (sd)	Range	n
Floral richness	number of species	7 (± 3)	1 - 13	80
Annual flower cover	unitless : integral of the curve of flower cover	157 (± 145)	2.2 - 762	80
Max flower cover	% of flower cover	7.7 (± 6.4)	0.1 - 33	80
Max flower cover date	date	16/04 (± 50 days)	02-03 - 08-06	80
Flower cover peak duration	days	31 (± 11)	3 - 57	71

Tableau 4.7 Relationships between floral traits and supposed insect-related function

Category	Floral traits	Insect related function
Resource provision	Pollen volume Nectar sugar content	Pollen is the main protein sources for flower-eating insects while nectar is their main, sugar sources. Both resources are used to feed the larvae of honey and wild bee. Nectar resources is the main food sources of adult honey bees, wild bees, wasps and butterflies. Some coleopteran species mainly feed on pollen.
Resource detection	Total number of floral units Reproductive height Flower area	The number of floral units per plant, reproductive height and flower area increase the floral display which helps insects to detect the plant in the landscape by making it more visible for insects.
Resource availability	Flowering duration Flowering onset	The timing and duration of the flowering is linked to the synchrony between floral resources and insect phenology and determines the possibility for insects to feed on weeds. The duration of the flowering also determines is available for a shorter or longer period.

Tableau 4.8 List of the 19 weed species for which floral traits were measured and their botanical family

Family	Species
Apiaceae	<i>Torilis nodosa</i>
Asteraceae	<i>Carduus pycnocephalus</i>
Asteraceae	<i>Picris hieracioides</i>
Asteraceae	<i>Senecio vulgaris</i>
Caryophyllaceae	<i>Arenaria serpyllifolia</i>
Caryophyllaceae	<i>Cerastium glomeratum</i>
Fabaceae	<i>Medicago arabica</i>
Fabaceae	<i>Medicago minima</i>
Fabaceae	<i>Medicago rigidula</i>
Fabaceae	<i>Medicago polymorpha</i>
Fabaceae	<i>Trifolium campestre</i>
Geraniaceae	<i>Geranium dissectum</i>
Geraniaceae	<i>Geranium molle</i>
Geraniaceae	<i>Geranium rotundifolium</i>
Malvaceae	<i>Malva sylvestris</i>
Plantaginaceae	<i>Plantago lanceolata</i>
Plantaginaceae	<i>Veronica persica</i>
Ranunculaceae	<i>Ranunculus bulbosus</i>
Rosaceae	<i>Sanguisorba minor</i>
Rubiaceae	<i>Sherardia arvensis</i>

Tableau 4.9 List of traits for which Floral Community Weighted Means (FCWM) and Variance (FCWV) were measured at the year scale, their mean, standard deviation, range, and number of communities (n).

Floral trait	Abbreviation	Unit	Floral Community Weighted Means			Floral Community Weighted Variances		
			mean(sd)	range	n	mean(sd)	range	n
Pollen volume	Pollen	cm ³	0.33 (±0.59)	0.03 - 3.02	40	1.33 (±)	3.32 ⁻⁰⁵ -14.1	33
Nectar sugar content	Nectar	µg.µl ⁻¹	1.24 (±1.36)	0.18 - 6.14	40	1.86 (±2.42)	9.42 ⁻⁰⁵ - 9.91	40
Total number of floral units	FU number	counting	394 (±272)	116 - 1159	40	97 945 (±127 716)	655 - 485 088	40
Reproductive height	Height	cm	15.1 (±11.4)	11.7 - 63	40	369 (±848)	0.07 - 4090	40
Flower area	Area	cm ²	0.43 (±0.75)	0.08 - 4.1	40	0.8 (±1.56)	0.001 - 6.66	40
Flowering duration	Duration	Sum of temperatures	999 (±121)	791- 1672	40	33 157 (±26 360)	3.37 - 148 615	40
Flowering onset	Onset	Sum of temperatures between germination and flowering	1499 (±160)	1033 - 1777	40	23 661 (±41 871)	246 - 106 001	40

Tableau 4.10 Abiotic descriptors, their abbreviation, unit, mean and standard deviation.

Variable name	Abbreviation	Unit	Mean (sd)
First pedoclimatic PCA axis	PC1pedoclim		-2.28-17 (± 2.20)
Second pedoclimatic PCA axis	PC2pedoclim		-6.25-11 (± 1.76)
Number of days since the last mowing event	last mowing	days	169 (± 108)
Mean number of mowing events in one year	mowing	occurences	2.19 (± 1.17)
Irrigation quantity	irrig	mm	26.1 (± 52.9)
Mean applied nitrogen quantity	N_dose	kg.ha-1	296 (± 601)
Mean temperature between two samplings	MTsampl	°C	15.1 (± 4.71)
Rainfalls between two samplings	Rsampl	mm	74.3 (± 67.3)
Minimal temperature of the year	Tmin	°C	1.19 (± 0.90)
Rainfalls between September 2021 and June 2022	Ryear	mm	516 (± 92.7)

Tableau 4.11 Correlation matrix of FCWMs of floral traits.

	Flower area	Pollen volume	Nectar sugar content	Reproductive height	Total floral units	Flowering duration
Pollen volume	0.83 ***					
Nectar sugar content	ns	0.6 **				
Reproductive height	0.85 ***	0.57 **	0.7 ***			
Total floral units	ns	ns	ns	ns		
Flowering duration	ns	ns	ns	ns	ns	
Flowering onset	ns	ns	ns	ns	-0.55 *	0.58 **

Tableau 4.12 Estimate of the effects of floral richness on FCWMs of floral traits at the year scale. The field was chosen as random effect for the models. Marginal R2 (R2m) represents the part of variance due to fixed effect in the model. Significance stars are from the type II ANOVA's Chi2.

Scale	FCWM	Descriptor	Estimate	R2m	R2c	Flowering duration
Year	Flower area	ns	-	-	-	
Year	Pollen volume	Floral richness	0.678 *	0.134	0.199	
Year	Nectar sugar content	Floral richness	0.224 ***	0.297	0.61	
Year	Reproductive height	Floral richness	1.519 **	0.182	0.182	
Year	Total floral units	ns	-	-	-	
Year	Flowering duration	ns	-	-	-	0.58 **
Year	Flowering onset	ns	-	-	-	

Chapitre 5

Discussion de la thèse

La thèse a permis d'évaluer le potentiel fourrager et floral des adventices des vignes et oliveraies méditerranéennes au cours de deux campagnes de relevés dynamiques en 2021 et 2022. Afin de discuter des résultats obtenus, nous allons dans un premier temps revenir sur le bilan de cette thèse en revenant sur les connaissances acquises sur les adventices des vignes et oliveraies méditerranéennes à l'échelle de l'espèce, tant du point de vue taxonomique que fonctionnel, concernant leurs traits foliaire et floraux. Par la suite, nous analyserons les variables qui déterminent les potentiels fourrager et floral des adventices à l'échelle de la communauté. La deuxième partie de la discussion explorera les interactions entre les deux ressources qui ont été évaluées indépendamment au cours de la thèse, en se demandant si il existe des espèces ou des communautés favorables à la fois à la fourniture de ressources fourragères et florales *in situ*. La troisième partie de la discussion portera sur limites de la thèse, à la fois sur le choix du dispositif expérimental, les indicateurs choisis pour évaluer les ressources et sur la difficulté de relier les fonctions écologiques aux services écosystémiques. Enfin, la quatrième et dernière partie de la discussion explorera les perspectives de l'utilisation effective des adventices comme couvert végétal rendant des services écosystémiques dans les agroécosystèmes.

1 Bilan de la thèse

La pratique du pâturage des adventices en parcelles viticoles et oléicoles est déjà ponctuellement implémentée et en augmentation au cours de la dernière décennie (Figure 5.1) mais la valeur fourragère de ces ressources adventices n'avait encore jamais été évaluée. **Nous avons montré dans la thèse que les adventices ont une valeur fourragère intéressante dans les deux agroécosystèmes. La digestibilité est supérieure dans les parcelles viticoles comparée aux parcelles oléicoles, mais**

les communautés adventices y sont aussi moins diversifiées. L'importante emprise spatiale des vignes et oliveraies en France, respectivement 796 000 ha et 17 700 ha (Agreste, 2022), représente une biomasse fourragère potentielle majeure pour le pâturage, malgré la faible quantité de biomasse que produisent les adventices à l'échelle de la parcelle. Le désherbage par pâturage est également une pratique agricole vertueuse pour l'environnement, puisque les autres pratiques de désherbage, c'est à dire la tonte et plus encore le travail du sol et les herbicides, ont des impacts négatifs sur la biodiversité dans les agroécosystèmes (Winter et al., 2018; Giffard et al., 2022). Enfin, gérer les inter-rangs des parcelles viticoles et oléicoles par le pâturage plutôt que par la tonte, le travail du sol ou les herbicides permet aussi des économies de carburant, de temps et d'argent (Lazcano et al., 2022; Nascimbene et al., 2012; Niles et al., 2018) pour les agriculteur·ice·s.

De précédentes études avaient déjà suggéré le potentiel des adventices en tant que ressources florales pour les insectes (Bretagnolle and Gaba, 2015), ou étudié la présence d'insectes floricoles dans les agroécosystèmes, surtout annuels et parfois pérennes (Kratschmer et al., 2019; Martínez-Núñez et al., 2019). Cependant, peu d'études se sont intéressées à la quantification des ressources florales réellement présentes en milieu agricole, ni à leurs propriétés fonctionnelles. Nous avons pu explorer la diversité des adventices en décrivant leurs traits floraux et leurs liens avec les traits foliaires déjà étudiés. Nous avons également étudié la dynamique de floraison et de production de fleurs, ainsi que leurs déterminants et leurs liens avec la structure fonctionnelle florale des adventices. Une autre originalité de la thèse a été l'échantillonnage dynamique au cours de toute l'année agricole, permettant de quantifier la fourniture de service *in situ* à différentes périodes clés pour les services visés. Enfin, la dernière originalité de la thèse a été de coupler des approches au champ et en conditions contrôlées, permettant d'acquérir toutes les données au cours de la thèse et donc de ne pas utiliser de données issues de base de données. Les communautés échantillonnées sont composées d'adventices d'agroécosystèmes méditerranéens, or, certaines de ces espèces peuvent se retrouver hors des agroécosystèmes ou hors du climat méditerranéen, ce qui peut modifier leurs valeurs de traits. Le risque en utilisant des bases de données aurait été d'utiliser des données acquises dans d'autres contextes et qui différeraient beaucoup des communautés des vignes et oliveraies méditerranéennes à cause de la variation intraspécifique des traits étudiés (Siefert et al., 2015). De plus, la majorité des traits floraux étudiés n'étaient pas disponibles sur les espèces adventices méditerranéennes, voire, pour certains traits, pas disponibles du tout.

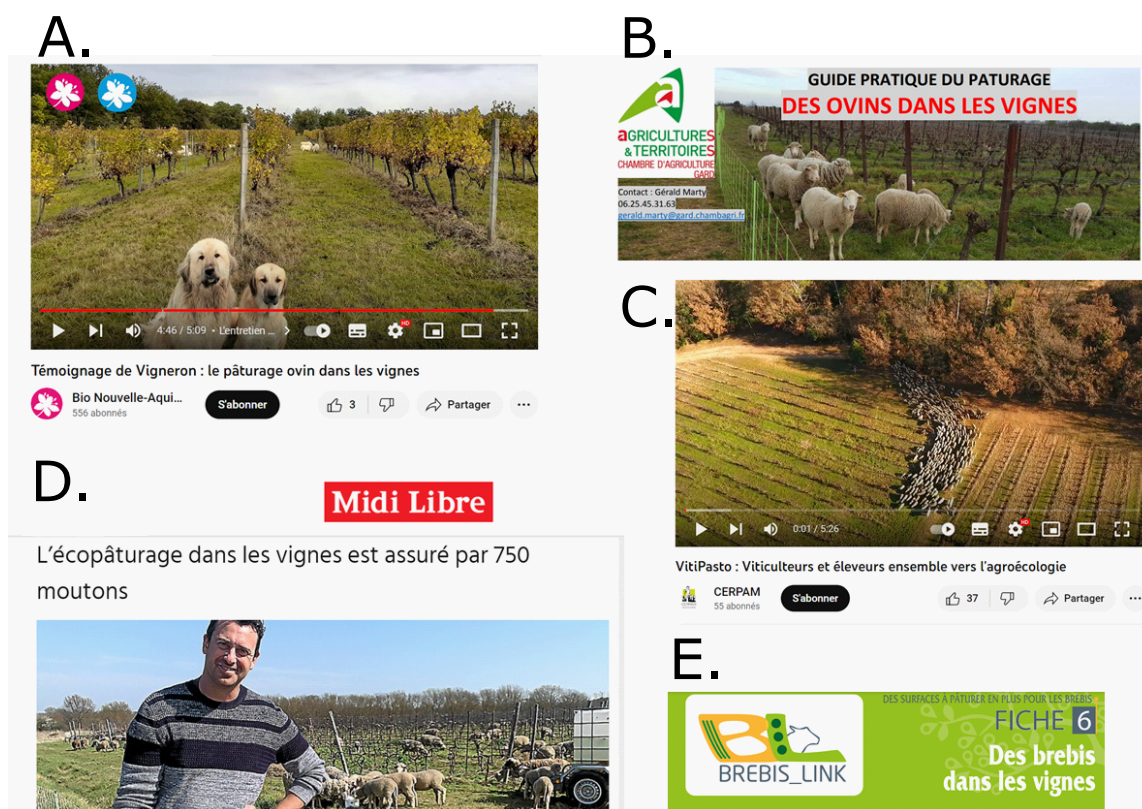


Figure 5.1 Plusieurs documents témoignant de l'implémentation de la pratique du pâturage ovin dans les vignes. A. Témoignage d'un viticulteur bio du groupe Dephy Ferme d'Agrobio Gironde qui pratique le pâturage ovin dans ses vignes, 27/01/2022. B. Guide pratique du pâturage des ovins dans les vignes, par Gérald Marty de la chambre d'agriculture du Gard (non daté, consultée le 15/08/2023). C. Projet VitiPasto du Centre d'Etudes et de Réalisations Pastorales (Cerpam) Alpes-Méditerranée et de la chambre d'agriculture du Var qui vise à étudier et développer le viti-pastoralisme, 13/02/2020. D. Article du Midi Libre présentant Hugues Moynier, viticulteur pratiquant l'écopâturage dans ses vignes à Beaulieu (Hérault), 30/03/2022. E. Fiche « Des brebis dans les vignes » issu du projet Brebis Link de la chambre d'agriculture de Dordogne, 02/2021.

1.1 Caractérisation des espèces adventices des vignes et oliveraies méditerranéennes

1.1.1 Quelles adventices dans les vignes et oliveraies méditerranéennes ?

Au cours de la thèse, l'échantillonnage a permis de décrire la biodiversité adventice de 16 parcelles oléicoles et 16 parcelles viticoles méditerranéennes grâce à deux phases de relevés botaniques, au printemps et à l'automne 2021. **Nous avons relevé la présence de 33 familles botaniques différentes dans les parcelles oléicoles et de 30 dans les parcelles viticoles.** La différence majeure entre les deux agroécosystèmes est l'importance de la présence de sol nu : il couvre 34% de toute la surface échantillonnée

dans les parcelles oléicoles, mais plus de la moitié dans les parcelles viticoles, avec 53% de sol nu. Les familles dominantes dans les deux agroécosystèmes sont assez similaires mais leur importance relative et leur emprise au sol sont différentes. Les familles dominantes sont les *Poaceae* (20% d'emprise au sol), les *Fabaceae* (12,5%), les *Asteraceae* (9,4%), les *Plantaginaceae* (4,8%) et les *Geraniaceae* (4,8%) dans les parcelles oléicoles ; les *Poaceae* (9,7%), les *Asteraceae* (8,9%), les *Brassicaceae* (8,9%) les *Geraniaceae* (4,9%) et les *Fabaceae* (12,5%) dans les parcelles viticoles.

Concernant les cinq espèces dominantes dans chaque agroécosystème (Figure 5.2) en revanche, seuls les *Bromus spp* sont communs entre les deux systèmes de culture. En parcelles oléicoles, les espèces dominantes sont *Medicago minima* (8%), *Bromus spp* (7,4%) comprenant *hordeaceus*, *madritensis* et *sterilis*. Une partie des plantes échantillonnées étant au stade végétatif, nous avons décidé de les regrouper pour éviter les erreurs d'identification. En 3^{ème} position, on trouve *Bromopsis erecta* à 3,1%, qui n'est cependant présente que sur une seule parcelle, où elle domine la communauté végétale avec un recouvrement total de 61% sur les 10 quadrats échantillonnés. Cette espèce prairiale est caractéristique des pelouses calcaires mésophiles et n'est pas considérée comme une espèce adventice des agroécosystèmes pérennes. Enfin, en 4^{ème} et 5^{ème} position suivent *Plantago lanceolata* (4%) et *Geranium molle* (3%). Nous n'avons trouvé aucun relevé floristique en parcelles oléicoles disponible en libre accès permettant de comparer nos données à d'autres échantillonnages. Seules des listes d'espèces recensées en parcelles oléicoles étaient disponibles, mais sans données d'occurrence ou de recouvrement des espèces.

Dans les parcelles viticoles, on trouve en 1^{ère} position *Diplotaxis erucoïdes* (4,5%), puis *Helminthotheca echioïdes* (3,3%), *Veronica persica* (3,1%), *Erodium cicutarium* et en 5^{ème} place les *Bromus spp* (2,7%). On peut comparer ces résultats à ceux obtenus sur les adventices des vignes à l'échelle nationale (Languedoc, Champagne, Rhône) par Fried et al. (2019), bien que leurs résultats aient été obtenus en occurrence et non en recouvrement. Parmi les 5 espèces les plus fréquentes à l'échelle nationale, une seule espèce est commune avec les résultats de la thèse : *Diplotaxis erucoïdes*, qui est la 1^{ère} espèce du réseau de thèse, et 4^{ème} à l'échelle nationale dans les travaux de Fried et al. (2019). Ce résultat à l'échelle nationale est dû à sa présence majoritaire en Languedoc, car elle est quasiment absente dans les autres régions échantillonnées. Nos 4 autres espèces les plus abondantes étaient respectivement les 22^{ème}, 11^{ème}, 13^{ème} et 25^{ème} (pour *Bromus sterilis*) les plus communes à l'échelle nationale. L'espèce la plus commune à l'échelle nationale dans les relevés de Fried et al. (2019) est *Convolvulus arvensis*, qui était la 20^{ème} dans le réseau de thèse en recouvrement. Cependant, elle était présente sur 11 parcelles

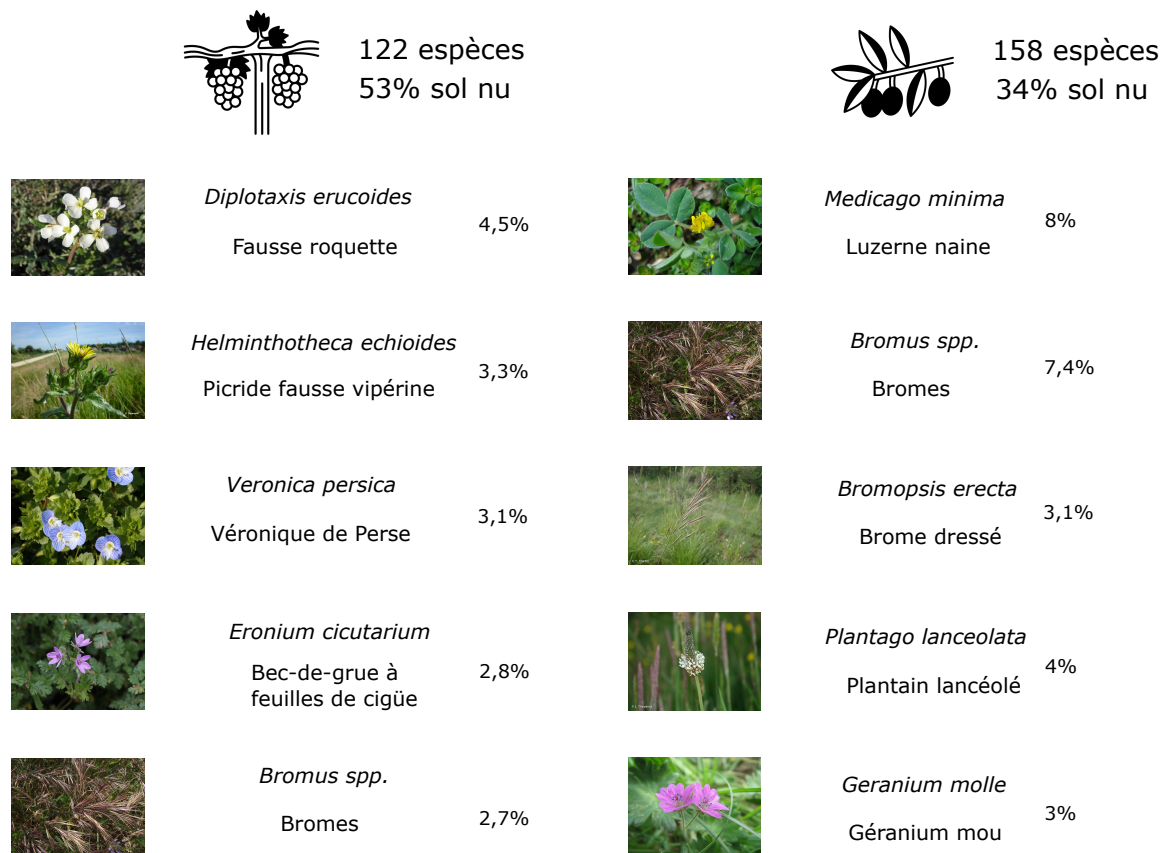


Figure 5.2 Les cinq espèces dominantes en parcelles oléicoles, en % de couverture totale sur les deux campagnes d'échantillonnage : *Medicago minima* (© Fornax), *Bromus spp* (© V.M. Vicente Selvas), *Bromopsis erecta* (© Y. Martin), *Plantago lanceolata* (© J. Thevenot) et *Geranium molle* (© AnRo0002) et en parcelles viticoles : *Diplotaxis eruroides* (© J. Tosti), *Helminthotheca echoioides* (© P. Gourdain), *Veronica persica* (© Strobilomyces), *Erodium cicutarium* (© planteset.com) et *Bromus spp.* (© V.M. Vicente Selvas).

viticoles sur les 16 échantillonnées, faisant d'elle une espèce très commune du réseau de thèse en termes d'occurrences. En revanche, la seconde plus fréquente nationalement, *Cirsium arvense*, était présente uniquement sur 4 parcelles du réseau. Enfin, la 3^{ème} espèce la plus commune nationalement était *Senecio vulgaris*, dont le recouvrement la plaçait seulement à la 22^{ème} place dans le réseau de la thèse, mais qui était présente dans la moitié des parcelles viticoles. Ces différences peuvent s'expliquer par les méthodes d'échantillonnage différentes entre les deux travaux, puisque Fried et al. (2019) ont utilisé la méthode Barralis qui permet de détecter toutes les espèces présentes à l'échelle de la parcelle, tandis que dans la thèse cinq quadrats ont été placés aléatoirement dans la parcelle et toutes les espèces présentes au sein du quadrat ainsi que leur recouvrement ont été enregistrés. De plus, le réseau de la thèse sur-représente la pratique de l'enherbement

et de la tonte, au détriment du travail du sol et du désherbage chimique, ce dernier étant complètement absent des inter-rangs du réseau de thèse, mais qui était encore utilisé sur les inter-rangs au moment des relevés de Fried et al. (2019). Cela peut entraîner une moindre présence d'espèces typiques des inter-rangs travaillés et/ou désherbés dans les résultats de la thèse, et donc un écart avec la situation agricole dominante enregistrée par Fried et al. (2019). Enfin, l'emprise nationale *vs* méditerranéenne des parcelles échantillonnées modifie également la composition des communautés échantillonnées (Bopp et al., 2022b; Poinas et al., 2023a).

Si l'on s'intéresse aux dynamiques saisonnières, les espèces dominantes changent peu, à l'exception de *Crepis sancta* qui est au printemps la 4ème espèce dominante dans les deux agroécosystèmes confondus. C'est également l'espèce qui fournit le plus de fleurs au printemps 2021. Nous souhaitions d'ailleurs fortement inclure cette espèce dans le dispositif expérimental en serre, mais nous n'avons pas pu nous fournir en graines. Nous avons sélectionné à sa place *Crepis vesicaria* qui était également commune en parcelles oléicoles, mais une attaque de pucerons l'a détruite avant floraison.

Les stratégies CSR des 111 espèces dont les traits foliaires ont été mesurés, ont été calculées avec le calculateur de Pierce et al. (2017). 6 espèces ont une stratégie compétitive (C) dominante, 13 espèces ont une stratégie stress-tolérante dominante (S) et 43 espèces ont une stratégie rudérale (R) dominante, 26 espèces ont une stratégie CR dominante, 19 ont une stratégie SR dominante, 1 a une stratégie CS dominante et enfin 3 ont une stratégie de codominance CSR (Figure 5.3). On constate donc qu'il y a une dominance des espèces à stratégie rudérale et une présence non-négligeable d'espèces stress-tolérantes, ce qui peut être à la fois lié au biome méditerranéen, mais également à un changement récent des communautés adventices vers des stratégies plus stress-tolérantes, suite aux changements climatiques (Bopp, 2023; Poinas et al., 2023b).

Les cinq espèces dominantes en parcelles viticoles (*D. erucoïdes*, *H. echioides*, *V. persica*, *E. cicutarium* et *Bromus spp.*) ont des stratégies CR (3) et R (2) tandis qu'en parcelles oléicoles c'est plus divers : 2 ont des stratégies R, une a une stratégie S, une a une stratégie CR et enfin la dernière a une stratégie SR. La plus grande diversité de stratégies parmi les espèces dominantes en parcelles oléicoles reflète la plus grande richesse spécifique des adventices dans ces agroécosystèmes, comparé avec les vignes (Cohen et al., 2015). Ceci est probablement dû aux différences de pratiques, qui sont moins intensives en parcelles oléicoles (Kazakou et al., 2016). Les communautés adventices en parcelles oléicoles étaient parfois plus proches de communautés prairiales ou de pelouse, dominées par des *Poaceae* ou des espèces compétitives comme *Plantago lanceolata* ou *Crepis sancta*, tandis que celles des parcelles viticoles étaient fortement dominées par les compétitivo-

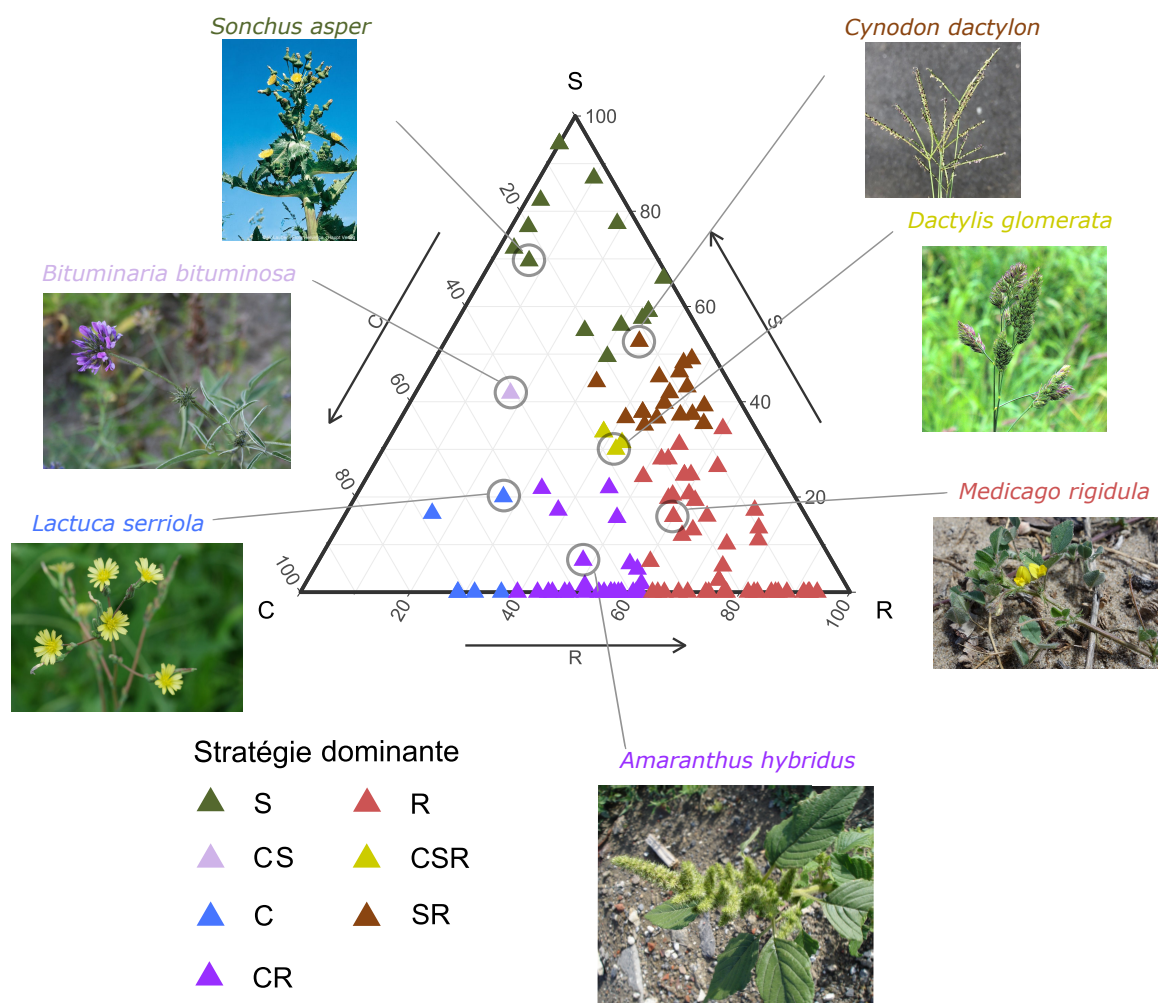


Figure 5.3 Score CSR des 111 espèces pour lesquelles les traits foliaires ont été mesurés avec un exemple pour chaque catégorie : *Sonchus asper* : S (© Konrad Lauber), *Bituminaria bituminosa* : CS (© Franz Xaver), *Lactuca serriola* : C (© planteset.com), *Amaranthus hybridus* : CR (© F. Van Der Biest), *Medicago rigidula* : R (© jean.claude), *Dactylis glomerata* : CSR (© foxypar4), *Cynodon dactylon* : SR (© J.K. Douch).

rudérales *Diplotaxis erucooides* ou *Helminthotheca echioides* quand elles étaient labourées. En revanche, les communautés des parcelles viticoles tondues étaient plus diverses et plus proches des communautés des parcelles oléicoles.

Dans cette thèse, la caractérisation taxonomique et fonctionnelle (selon la classification CSR) des espèces dominantes dans les communautés adventices a été complétée de manière originale par une caractérisation jusqu'alors non prise en compte dans le phénotype adventice (Bourgeois et al., 2019) : la caractérisation de leurs traits floraux, afin de comprendre si les traits floraux sont liés aux stratégies écologiques des adventices.

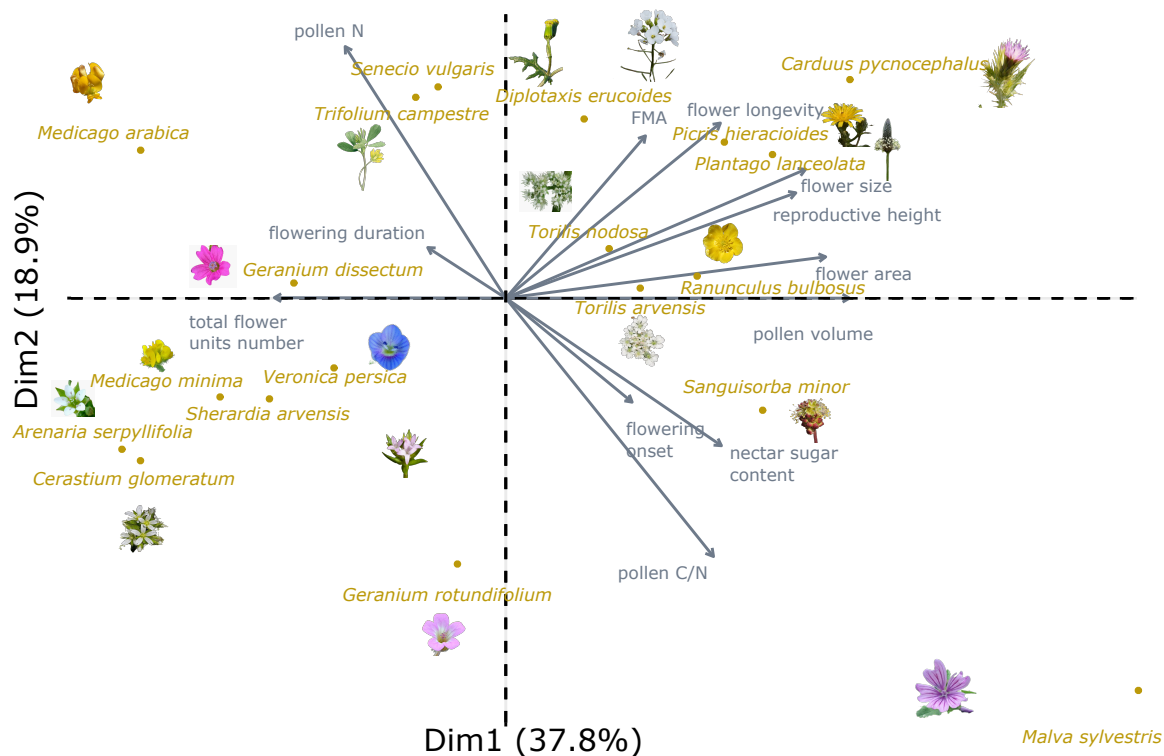


Figure 5.4 ACP des individus issue des analyses du chapitre 3, sur les douze traits floraux des 19 espèces adventices.

1.1.2 Intégrer les traits floraux à la description fonctionnelle des adventices

Les traits floraux des adventices ont été mesurés lors d’une expérimentation en conditions contrôlées portant sur 19 des espèces adventices les plus communes au champ, ayant permis de mesurer 12 traits floraux : la taille de la fleur, la longévité de la fleur, la masse surfacique de la fleur, le volume de pollen, la teneur en azote et carbone du pollen, la teneur en sucres du nectar, le nombre total d’unités florales par fleur, la hauteur reproductive, l’aire florale, la durée et le début de floraison (Tableau 3.2). Nous montrons dans le chapitre 3 que le phénotype des adventices diffère de celui des espèces prairiales par des aires florales plus faibles mais aussi par un nectar moins sucré (Figure 5.4), ce qui peut indiquer que les adventices sont moins attractives pour les insectes floricoles que les espèces prairiales (Fornoff et al., 2017; Lundin et al., 2019; Rowe et al., 2020). Cela peut être dû aux différentes pressions anthropiques exercées sur la végétation sélectionnant pour des traits différents, mais également au fait que moins d’insectes floricoles sont présents dans les agroécosystèmes (Potts et al., 2010). Nous montrons également que plusieurs traits floraux sont corrélés entre eux chez les espèces adventices : les espèces avec les tailles de fleurs les plus élevées sont également celles avec les plus grands volumes de pollen, l’aire florale la plus large et la hauteur la plus élevée (Figure 5.5). Ces relations

entre traits se retrouvent également à l'échelle des communautés via les relations entre les CWMs des traits floraux (Tableau 4.11). En revanche, les espèces présentant des fleurs plus hautes, grandes et produisant beaucoup de pollen sont également celles qui produisent peu de fleurs à l'échelle de la plante (Figure 5.4). Les parties florales sont importantes pour comprendre les stratégies des adventices concernant la reproduction, mais aussi pour identifier si des traits floraux particuliers permettent de survivre dans des milieux fortement perturbés et participent au syndrome adventice (Bourgeois et al., 2019). Il est également crucial de comprendre les réponses des traits floraux aux différentes variables environnementales et de pratique, afin de préserver des adventices aux traits floraux favorables aux insectes floricoles présents dans les agroécosystèmes (B. Lanuza et al., 2023).

Ces traits floraux sont donc bien corrélés entre eux, mais aussi avec certains traits foliaires, particulièrement ceux concernant la taille de chaque organe, comme l'a montré E-Vojtkó et al. (2022) (Figure 5.6). Ces relations entre traits floraux et foliaires nous ont amené·e·s à tester de possibles relations entre les stratégies écologiques CSR décrites précédemment, calculées grâce aux traits foliaires, et les traits floraux. **Cette analyse a démontré que les stratégies écologiques CSR sont liées aux stratégies florales des espèces adventices (Figure 3.6) : les espèces avec une stratégie R dominante, comme *Sherardia arvensis* ou *Arenaria serpyllifolia*, produisent de plus petites fleurs mais en grand nombre tandis que celles avec une stratégie C dominante, comme *Picris hiercacioides* ou *Ranunculus bulbosus*, produisent peu de fleurs mais de plus grande taille, plus hautes et avec un volume de pollen plus élevé.** En conclusion, les résultats de la thèse conduisent à proposer l'ajout des traits floraux à la description des stratégies des plantes, car ceux-ci semblent fortement liés aux stratégies globales des plantes et permettent de comprendre l'investissement des plantes dans l'attraction et la récompense pour les insectes floricoles.

1.1.3 Les covariations entre traits fonctionnels chez les espèces adventices

A l'échelle de l'espèce, la thèse a également permis de tester sur les espèces adventices, un cortège d'espèces particulier (Bourgeois et al., 2019), des relations précédemment démontrées sur les espèces prairiales. Comme E-Vojtkó et al. (2022) l'avaient montré sur deux jeux de données de flores alpine et centre-européenne, **nous avons montré qu'il y avait bien une relation positive entre taille des fleurs et taille des feuilles.** De même, B. Lanuza et al. (2023) ont démontré que **la relation négative entre nombre de fleurs et taille des fleurs** se retrouve sur un échantillon de 1506 espèces (Figure 5.7). Simultanément à la publication de cet article, nous montrons que

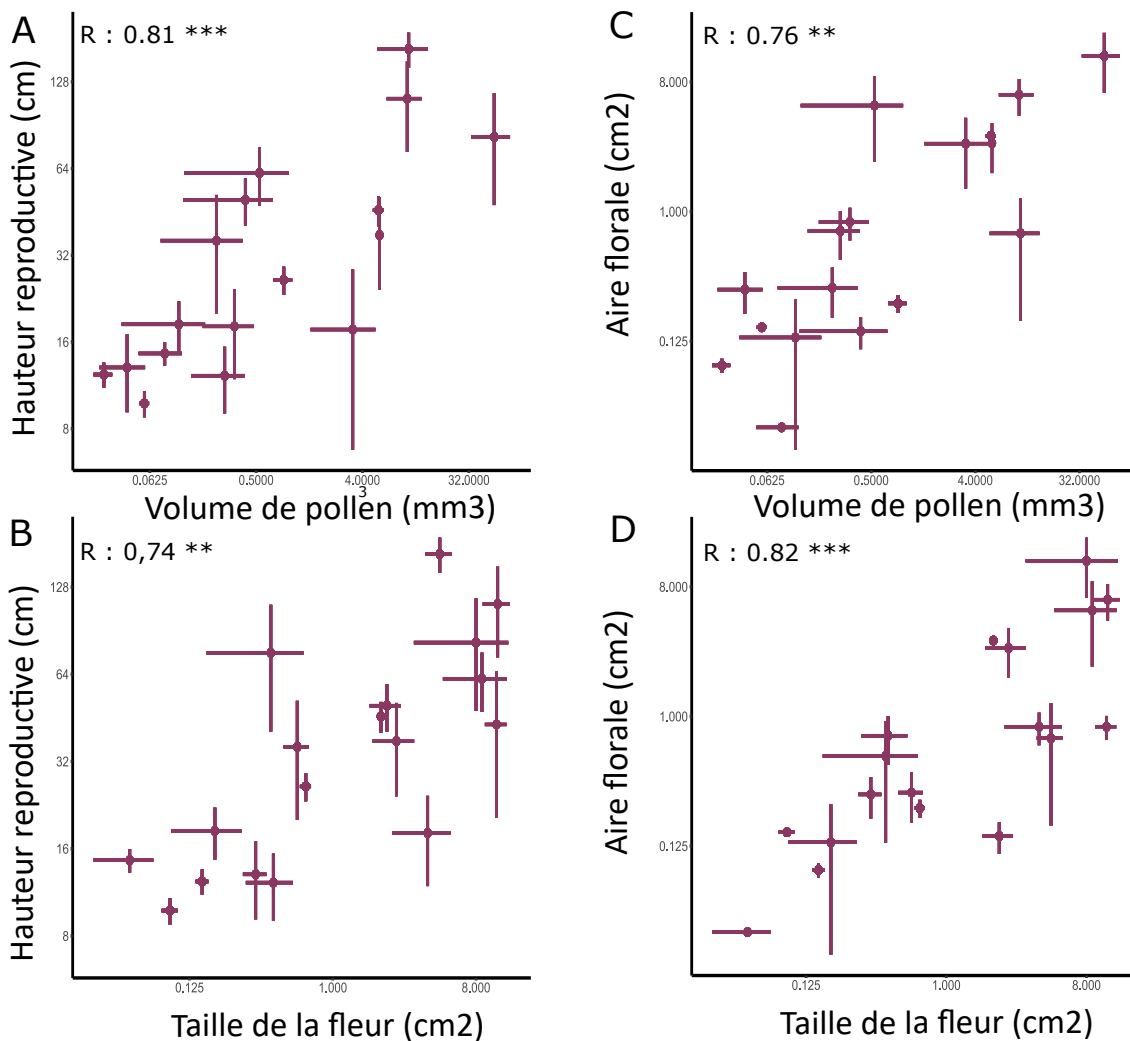


Figure 5.5 Relations entre A. la hauteur reproductive et le volume de pollen, B. la hauteur reproductive et la taille de la fleur, C. l'aire florale et le volume de pollen et D. l'aire florale et la taille de la fleur pour les 19 espèces adventices dont les traits floraux ont été mesurés au cours de la thèse, en conditions contrôlées. Le coefficient de corrélation est issu de corrélations de Spearman.

cette relation est valable sur un plus petit échantillon d'espèces adventices, mais toutes cultivées dans des conditions homogènes et dont les valeurs de tous les traits analysés proviennent des mêmes individus. L'étude de B. Lanuza et al. (2023), menée grâce à des bases de données, prenait en compte la longueur des corolles et non leur aire complète et ne s'intéressait pas aux traits liés au nectar et pollen, ni à la phénologie. Nous montrons ici que l'on peut rajouter la quantité de pollen par fleur à ces relations, mais aussi, de manière plus marginale, la teneur en sucres du nectar. Il serait intéressant, si de telles données sont disponibles, de tester cet ensemble de relations positives entre taille, aire florale, volume de pollen et teneur en sucres du nectar, à une plus grande échelle, pour tester la généralité de ces relations. Comme dans notre cas, les espèces étudiées par B. Lanuza et al. (2023)

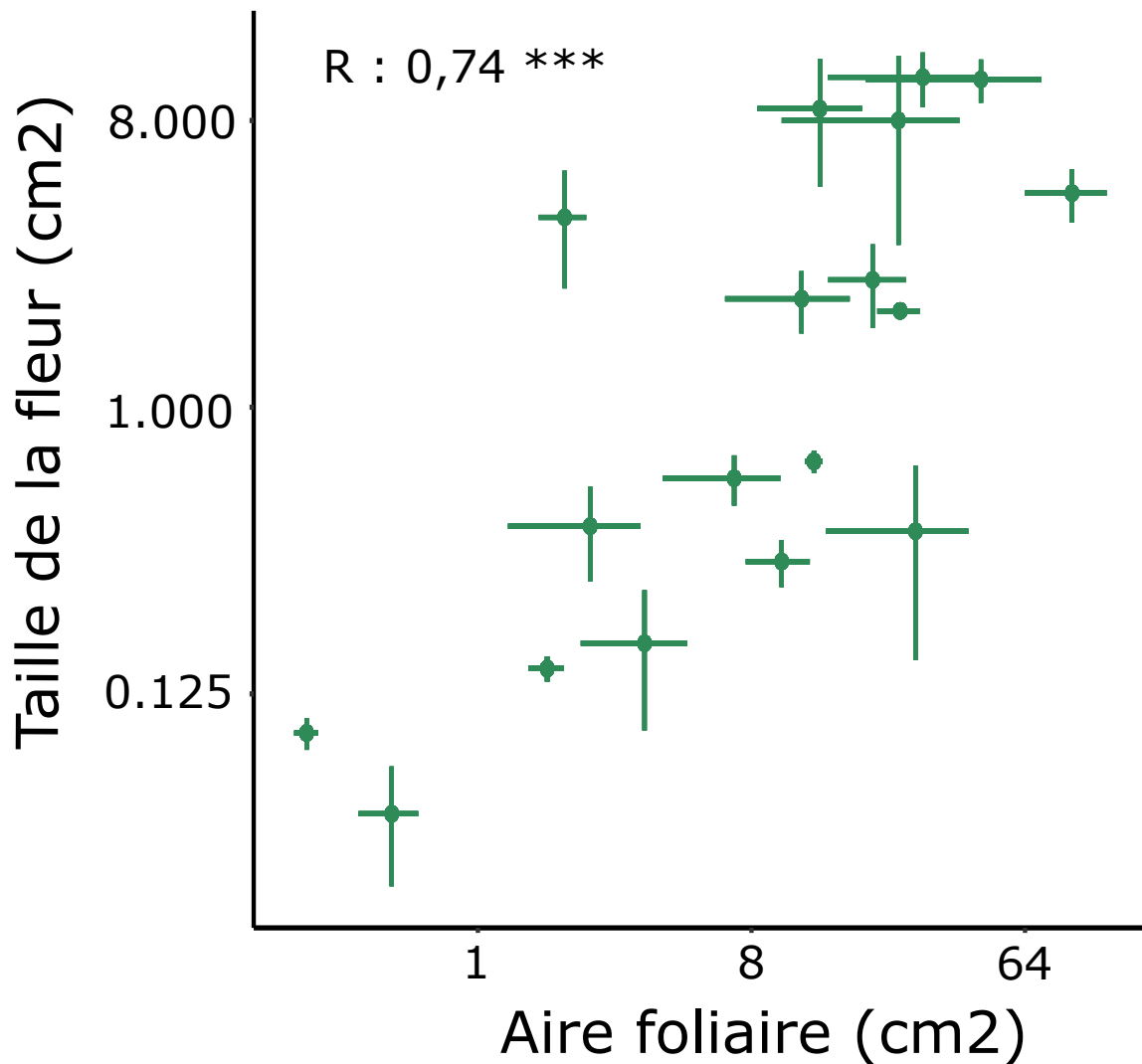


Figure 5.6 Relation entre la taille de la fleur et l'aire foliaire pour les 19 espèces adventices dont les traits floraux ont été mesurés au cours de la thèse, en conditions contrôlées. Le coefficient de corrélation est issu de corrélations de Spearman.

sont plus nombreuses à avoir une stratégie de production de nombreuses petites fleurs. Cela pourrait indiquer que cette stratégie n'est pas seulement privilégiée par les adventices mais aussi par les espèces végétales en général, probablement car elle est moins coûteuse et permet tout de même d'attirer des insectes floricoles. Enfin, la phénologie est, dans notre échantillon, indépendante des stratégies florales, plutôt décrites via la taille et le nombre de fleurs. Il serait intéressant de tester la place de la phénologie dans les stratégies florales à plus large échelle, afin de vérifier l'indépendance entre phénologie d'un côté et morphologie et nectar et pollen de l'autre.

Concernant les relations entre les traits foliaires, nous avons confirmé les relations entre les composantes de la digestibilité et les traits liés aux stratégies globales des plantes.

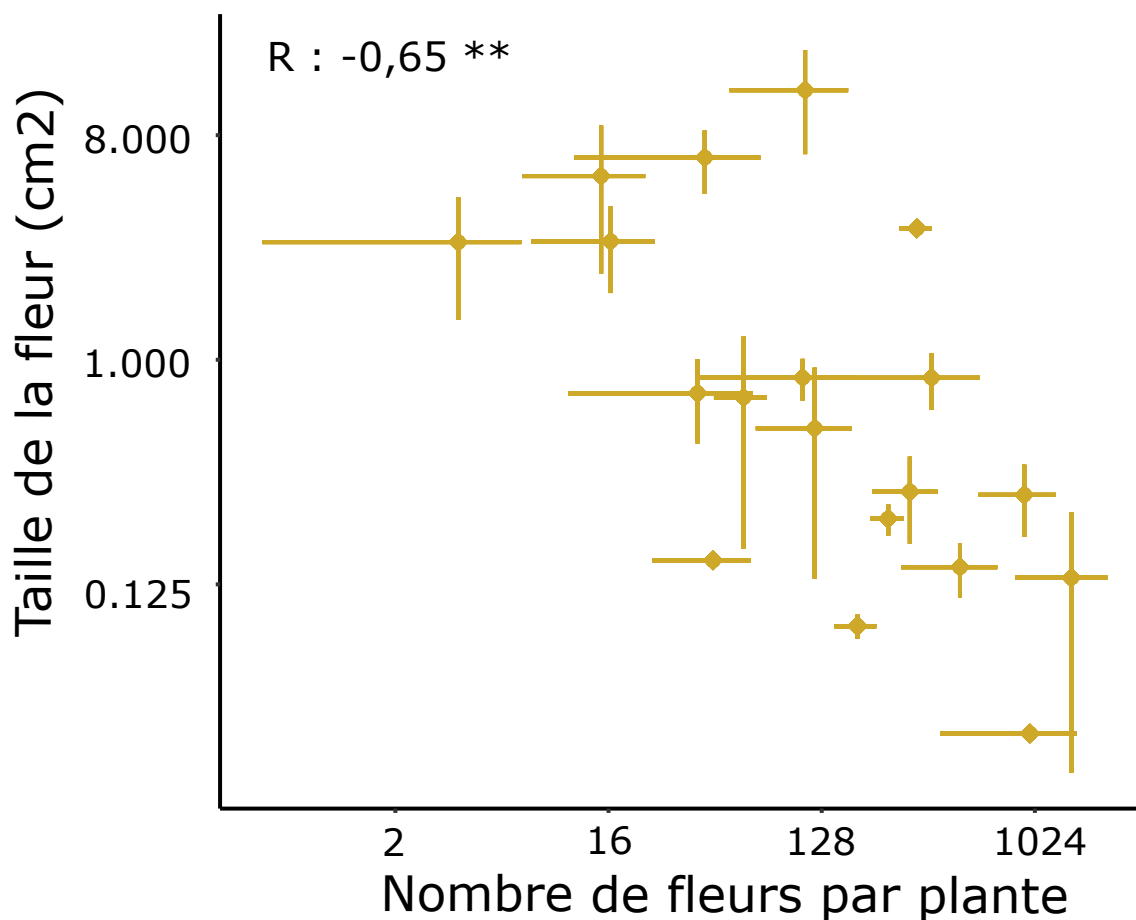
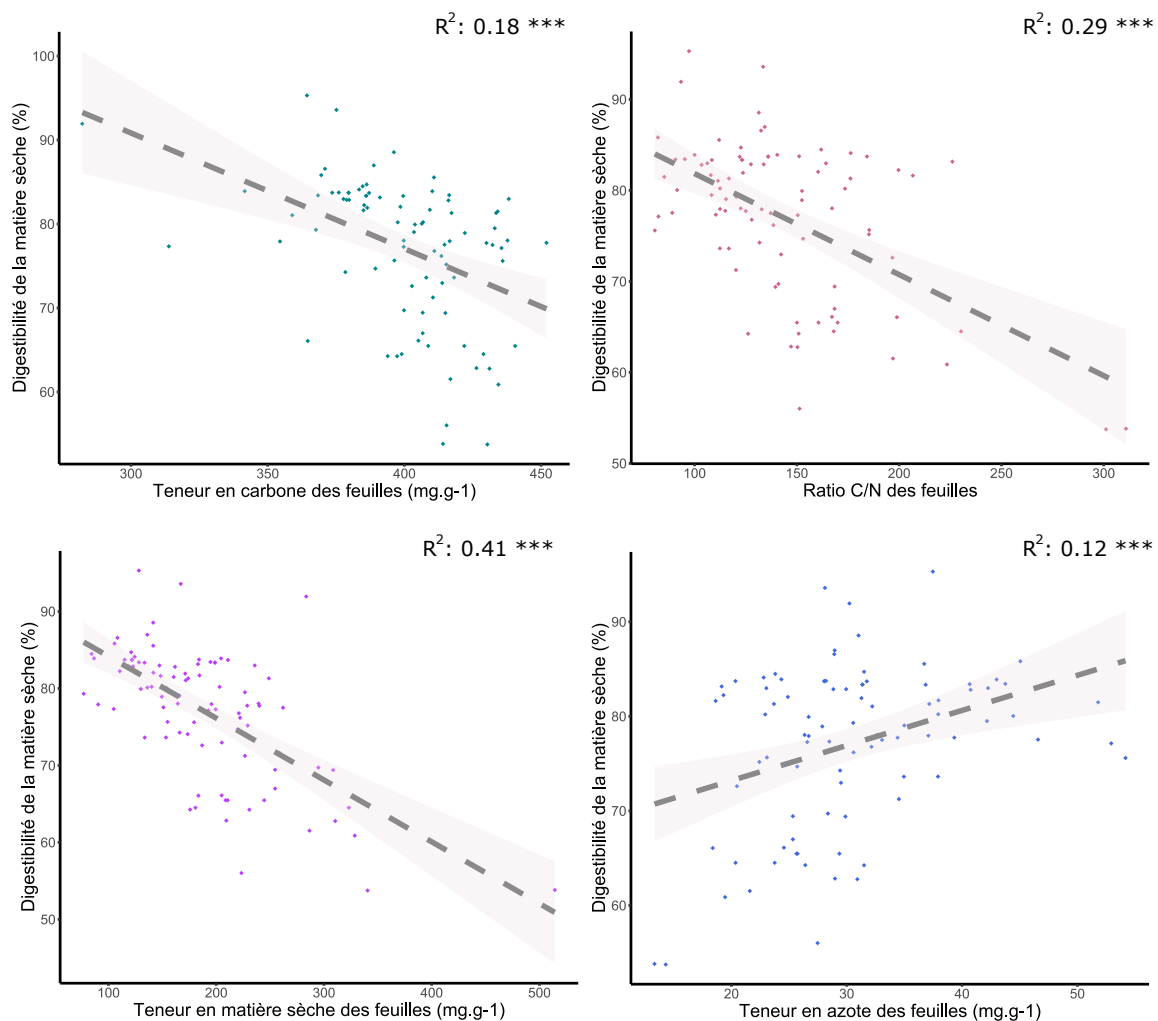


Figure 5.7 Relation entre l'aire florale et le nombre de fleurs par plante pour les 19 espèces adventices dont les traits floraux ont été mesurés au cours de la thèse, en conditions contrôlées. Le coefficient de corrélation est issu de corrélations de Spearman.

Ainsi, pour 88 espèces (Figure 5.8) adventices nous retrouvons **la relation positive entre digestibilité et teneur en azote des feuilles et les relations négatives entre digestibilité et teneur en matière sèche, en carbone et rapport C/N des feuilles**, déjà démontrées en prairies (Bumb et al., 2016; Al Haj Khaled et al., 2006; Duru, 1997; Ansquer et al., 2009). Ainsi, même au sein d'un échantillon d'espèces aux stratégies dominantes rudérales et compétitives, avec des teneurs en matières sèches faibles et au cycle de vie rapide on arrive à retrouver les relations entre traits et valeur fourragère.

En plus des résultats à l'échelle de l'espèce, la thèse a également produit des résultats originaux concernant les facteurs qui déterminent la manière dont ces espèces s'assemblent à l'échelle de la communauté, impactant donc les fonctions de fourniture de ressources fourragères et florales.



Notes : ns = non-significatif, * : $p < 0.05$, ** : $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Figure 5.8 Relations à l'échelle de l'espèce entre la digestibilité de la matière sèche et A. la teneur en carbone des feuilles, B. le rapport C/N des feuilles, C. la teneur en matière sèche des feuilles et D. la teneur en azote des feuilles, à l'échelle espèce pour 88 espèces adventices. Le R² et la droite correspondent à la régression linéaire entre digestibilité et chaque trait foliaire.

1.2 Quelles variables déterminent la digestibilité et la présence de fleurs dans les communautés adventices ?

1.2.1 La qualité des ressources fourragères est directement déterminée par les pratiques et le pédoclimat, mais pas celle des ressources florales

Les services de fourniture de ressources fourragères et florales ont été étudiés via des fonctions dans l'écosystème, qui étaient les suivantes :

1. Pour les ressources fourragères : la quantité de biomasse adventice, la digestibilité,

la teneur en fibres et les matières azotées totales.

2. Pour les ressources florales : la couverture florale annuelle, la couverture florale maximale, la date de la couverture florale maximale et la durée du pic de floraison.

Notre hypothèse principale était que les fonctions étaient indirectement impactées par les variables abiotiques *via* leurs effets sur la richesse et la structure fonctionnelle des communautés. **Cependant nous montrons qu'à l'échelle de la communautés les fonctions liées aux ressources fourragères sont en effet modifiées par les conditions abiotiques, mais sans pouvoir mettre en évidence de relation entre les traits moyens de la communauté et les ressources fourragères** (Tableau 5.1). La digestibilité est plus élevée dans les parcelles travaillées que tondues, mais également dans les parcelles aux sols moins fertiles. La biomasse adventice est, en revanche, seulement impactée par les variables climatiques annuelles : elle augmente avec les précipitations et diminue avec les températures moyennes. De même, les matières azotées totales et la teneur en fibres sont impactées dans le même sens par les pratiques, et parfois par les variables pédoclimatiques.

Au contraire, presque aucune variable abiotique n'a d'effet sur les fonctions liées aux ressources florales, alors même que des effets de la météo étaient attendus, notamment en région méditerranéenne (Tableau 5.1). En effet, le maintien des fleurs est plus coûteux sous des températures plus élevées (Teixido and Valladares, 2014). Seule la dynamique temporelle des ressources florales est impactée par deux variables abiotiques : les précipitations et la fertilisation. La date du maximum de recouvrement fleuri est plus précoce en climat plus pluvieux tandis qu'elle est plus tardive dans les parcelles les plus fertilisées. En revanche, la quantité de fleurs ou la durée de présence de fleurs dans la parcelle ne répondent à aucune variable de pratique, de pédoclimat ou de météo annuelle.

Ainsi, les fonctions liées aux ressources fourragères, contrairement aux fonctions liées aux ressources florales, sont directement impactées par les conditions édaphiques, climatiques et par les pratiques agricoles. Cela pourrait être expliqué par le fait que les stratégies écologiques sélectionnées par les pratiques et les conditions pédoclimatiques s'expriment surtout par les traits foliaires, liés par exemple à une acquisition de ressources efficaces permettant de survivre en milieu perturbé. Cependant, la production de fleurs, bien qu'elle détermine moins directement la survie, est fortement liée à la durée du cycle de vie et aux capacités de reproduction, qui sont également essentielles pour que l'espèce survive en milieu agricole. Lorsque l'on s'intéresse plutôt aux réponses des traits à l'échelle des communautés, via les CWMs, et non directement à

celles des fonctions (*i.e.* digestibilité, biomasse adventice, productivité florale, temporalité des ressources florales), les traits floraux répondent alors plus régulièrement aux variables abiotiques que les traits foliaires.

1.2.2 Les pratiques agricoles modifient la structure fonctionnelle florale des communautés adventices

Au cours de la thèse nous avons montré que **la structure fonctionnelle des communautés, pour certains traits floraux, est impactée par les variables environnementales**. Une méta-analyse récente de Descamps et al. (2021) a montré que les traits floraux répondent fortement aux conditions climatiques et édaphiques, comme l'humidité du sol ou la limitation en eau. Dans cette méta-analyse, les traits floraux qui sont le plus souvent modifiés par la disponibilité en eau ou la sécheresse sont la taille et le nombre de fleurs, la hauteur florale et les traits liés au nectar, concernant parfois sa composition, parfois son volume. Cependant, les mêmes traits peuvent répondre de manière différente aux mêmes variables et aux mêmes stress. Cela peut être dû aux espèces étudiées : celles habituellement soumises au stress hydrique peuvent notamment avoir des mécanismes compensatoires au manque d'eau (Sun et al., 2023), comme la floraison nocturne par exemple. Ces études sont en revanche majoritairement menées à l'échelle de l'espèce et explorent plutôt les réponses intraspécifiques que celles des traits à l'échelle de la communauté (E-Vojtkó et al., 2020), sauf pour la phénologie (Fried et al., 2018; Bourgeois et al., 2019). Malgré le fait que notre méthode ne prenait pas la variabilité intraspécifique en compte et que nous ne disposions pas des traits floraux pour toutes les espèces de la communauté (seuil à 60% de représentativité) nous avons pu montrer des effets des variables environnementales sur la structure florale des communautés. De manière cohérente avec les 21 études citées dans la méta-analyse de Descamps et al. (2021), nous avons pu montrer qu'à l'échelle de la communauté, le nombre de fleurs par individu augmente avec la quantité de précipitations. De même, le volume de pollen répond positivement à un pédoclimat plus pluvieux, en cohérence avec une étude qui démontre que la quantité de pollen d'*Ipomopsis aggregata* se réduit avec la sécheresse (Waser and Price, 2016). Néanmoins, dans la thèse, les autres traits floraux morphologiques ne répondent pas aux conditions climatiques et édaphiques (Tableau 5.2).

Au contraire, les traits foliaires étudiés dans la thèse ne répondent presque qu'aux variables météo annuelles (Tableau 5.2) : les CWMs de la LDMC, du C/N et de la LNC sont impactés par les précipitations et la température moyenne. Malgré les relations connues entre pédoclimat et traits foliaires, aucun des CWMs ne répond aux conditions climatiques et édaphiques. Cela peut être dû au fait que tous les sites

Tableau 5.1 Résumé des effets des variables de pratiques agricoles, de contexte pédoclimatique, de météo annuelle, de structure fonctionnelle et de richesse spécifique étudiées durant la thèse sur les indicateurs de ressources fourragères et florales. Les données concernant l'effet de la richesse spécifique sur les fonctions liées aux ressources fourragères n'ont pas été analysées dans le chapitre 2.

Indicateur	Pratiques agricoles	Contexte pédoclimatique	Météo annuelle	Structure fonctionnelle	Richesse spécifique
Digestibilité de la matière sèche	Travail du sol +	Fertilité du sol -	Précipitations annuelles -	CWM LDMC - CWM ratio C/N - CWM LNC +	Richesse spécifique +
Matières azotées totales	Travail du sol +	Pédoclimat continental +	Précipitations annuelles - Température annuelle moyenne +	CWM ratio C/N - CWM LNC +	ns
Teneur en fibres	Travail du sol -	Pédoclimat continental -	Précipitations annuelles +	CWM LDMC +	Richesse spécifique -
Biomasse adventice	ns	ns	Précipitations annuelles + Température annuelle moyenne -	CWM LNC -	Richesse spécifique +
Couverture florale annuelle	ns	ns	ns	FCWM nectar +	Richesse spécifique des espèces fleuries +
Couverture florale maximale	ns	ns	ns	FCWM nectar + FCWV nectar + FCWV durée de floraison -	Richesse spécifique des espèces fleuries +
Date de la couverture florale maximale	Dose annuelle d'azote apportée + (<i>tendance</i>)	Pédoclimat pluvieux -	ns	FCWM nectar - FCWM aire florale +	ns
Durée du pic de floraison	ns	ns	ns	FCWM nectar + FCWM début de floraison - FCWV hauteur florale + FCWV aire florale -	Richesse spécifique des espèces fleuries +

sont situés dans une zone géographique restreinte, et toutes en climat méditerranéen. Les conditions climatiques et édaphiques ne différaient probablement pas assez entre elles pour détecter un effet. Cela peut aussi être dû au fait que les communautés adventices des vignes et oliveraies sont trop similaires fonctionnellement.

Concernant l'effet des pratiques sur la structure fonctionnelle, les CWMs de deux traits foliaires ont montré des résultats attendus. Le travail du sol augmente le CWM de la SLA, la communauté exprimant des stratégies plus rudérales en réponse à la perturbation causée par le travail du sol (Bopp et al., 2022b; Fried et al., 2022; Kazakou et al., 2016). De même, avec le nombre de désherbages (tonte ou travail du sol) moyen, le CWM du rapport C/N diminue, selon la même logique (Tableau 5.2). On pouvait supposer que les CWMs du LNC et de la LDMC montreraient des réponses similaires, mais cela n'a pas été le cas pour notre jeu de données.

En revanche, **les traits floraux à l'échelle des communautés sont régulièrement impactés par les pratiques agricoles**. La réponse des traits floraux aux pratiques agricoles à l'échelle des communautés a très rarement été évaluée. Nous montrons que les traits liés à la phénologie répondent systématiquement aux variables de pratiques agricoles, tant au niveau de la moyenne que de la variance. De même les CMWs de l'aire florale, la hauteur, le nombre de fleurs par individu ou le volume de pollen répondent au moins à une pratique agricole parmi la tonte, la fertilisation et l'irrigation. Par exemple, la hauteur florale augmente avec la quantité de fertilisation et le nombre de tontes. Un effet des pratiques dans les vignes sur les traits floraux avait déjà été démontré : dans les vignes gérées en agriculture conventionnelle, la hauteur florale moyenne des adventices est supérieure à celles gérées en bio (Rotchés-Ribalta et al., 2023). La variance des traits dans la communauté, mesurée avec les CWVs, était aussi impactée par les variables agricoles, pour plusieurs traits : l'aire florale, la teneur en sucre du nectar et le nombre de fleurs par individu. Cela indique que plusieurs indicateurs de structure fonctionnelle, la moyenne et la variance, répondent aux pratiques. Les pratiques agricoles semblent donc représenter un filtre sur les traits floraux, impactant la richesse spécifique et pouvant homogénéiser ou diversifier la structure fonctionnelle.

Ainsi, le cadre effet-réponse mis en place sur des traits foliaires semble pouvoir s'appliquer aux traits floraux. I permet de comprendre la réponse des communautés adventices aux pratiques agricoles, et donc de mieux adapter la gestion des enherbements spontanés dans le but de fournir des ressources florales, mais aussi de cibler certains insectes floricoles. Par exemple, les pratiques plus intensives de gestion des prairies sélectionnent préférentiellement des espèces aux couleurs blanches (Binkenstein et al., 2013) plutôt que roses ou bleues, ce qui est fortement liée aux

Tableau 5.2 Résumé des effets des variables de pratiques agricoles, de contexte pédoclimatique et de météo annuelle sur les CWM de traits foliaires et floraux trouvés au cours de la thèse.

Structure fonctionnelle	Pratiques agricoles	Contexte pédoclimatique	Météo annuelle
CWM LDMC	ns	ns	Température annuelle moyenne - Précipitations annuelles +
CWM ratio C/N	Nombre de destructions des adventices par an -	ns	Température annuelle moyenne - Précipitations annuelles +
CWM LNC	ns	ns	Température annuelle moyenne +
CWM aire florale	Nombre de tontes +	ns	ns
CWM volume de pollen	ns	Pédoclimat pluvieux +	ns
CWM hauteur florale	Nombre de tontes +	ns	ns
CWM nombre d'unités florales par plante	Dose annuelle d'azote apportée + Quantité d'irrigation +	ns	Température minimale annuelle +
CWM durée de floraison	Dose annuelle d'azote apportée - Quantité d'irrigation +	ns	ns
CWM début de floraison	Nombre de tontes - Dose annuelle d'azote apportée - Quantité d'irrigation +	ns	Température minimale annuelle -

insectes floricoles visitant les espèces (B. Lanuza et al., 2023). Nous avons également pu mettre en avant dans la thèse de forts liens entre les traits et les fonctions de fourniture de ressources florales et fourragères dans les communautés adventices des vignes et oliveraies méditerranéennes.

1.2.3 Les traits déterminent les fonctions de fourniture de ressources florales et fourragères

La thèse a également permis de mettre en avant des relations entre traits et fonctions à l'échelle de la communauté. Pour les fonctions liées aux ressources fourragères, des relations déjà établies à l'échelle de l'espèce et des communautés prairiales permanentes ont été confirmées sur les communautés adventices. **Les traits foliaires déterminent la digestibilité : elle diminue linéairement avec les fibres et la teneur en matière sèche tandis qu'elle augmente avec la teneur en azote des feuilles.** Bien que cela n'ait pas été le cas dans la thèse, de précédentes études montrent que ces mêmes traits répondent aussi aux pratiques agricoles comme la tonte ou le travail du sol (Gardarin et al., 2014; Bopp et al., 2022b; Bourgeois et al., 2019), indiquant donc qu'il est possible de gérer les adventices à la fois dans l'optique de les contrôler mais aussi de fournir des ressources fourragères. Les liens entre fourniture de biomasse et traits foliaires n'ont en revanche pas pu être mis en évidence au cours de la thèse, peut-être car le pic de biomasse des adventices n'est jamais atteint au champ, à cause des événements de gestion des adventices.

En revanche, les relations traits floraux-production de ressources florales n'avaient encore jamais été explorées. Ainsi, **des liens entre la productivité et/ou la présence de fleurs au cours de l'année et les traits floraux, particulièrement la teneur en sucres du nectar, ont été démontrés** dans les communautés adventices des parcelles oléicoles, bien que la causalité entre traits et fonction ne soit pas établie pour les ressources florales. Ces relations peuvent être dues à la présence de plus d'espèces entomophiles, produisant à la fois plus de fleurs en quantité et en durée, et des fleurs plus attractives pour les insectes. Les stratégies florales qui ont été explorées dans la thèse sont liées aux traits morphologiques des fleurs, du nectar et du pollen et au nombre de fleurs par espèce. Certaines adventices ont des stratégies florales dites rudérales, produisant de nombreuses petites fleurs peu récompensantes, tandis que certaines ont, au contraire, des stratégies florales dites compétitives, avec de plus grandes fleurs récompensantes, mais moins nombreuses. Nous avons montré que les communautés composées d'espèces plus précoces et produisant plus de fleurs par plante ont un pic de floraison plus long (Figure 5.9). Ainsi, il semble que les stratégies florales impactent la productivité florale

au champ au cours de l'année. Cependant, les traits de phénologie ne sont pas reliés aux stratégies florales décrites dans le chapitre 3, principalement basées sur les traits floraux morphologiques (Figure 3.4). Il semble donc que les relations entre traits floraux des communautés et productivité florale restent encore à explorer, afin d'en comprendre plus précisément les déterminants.

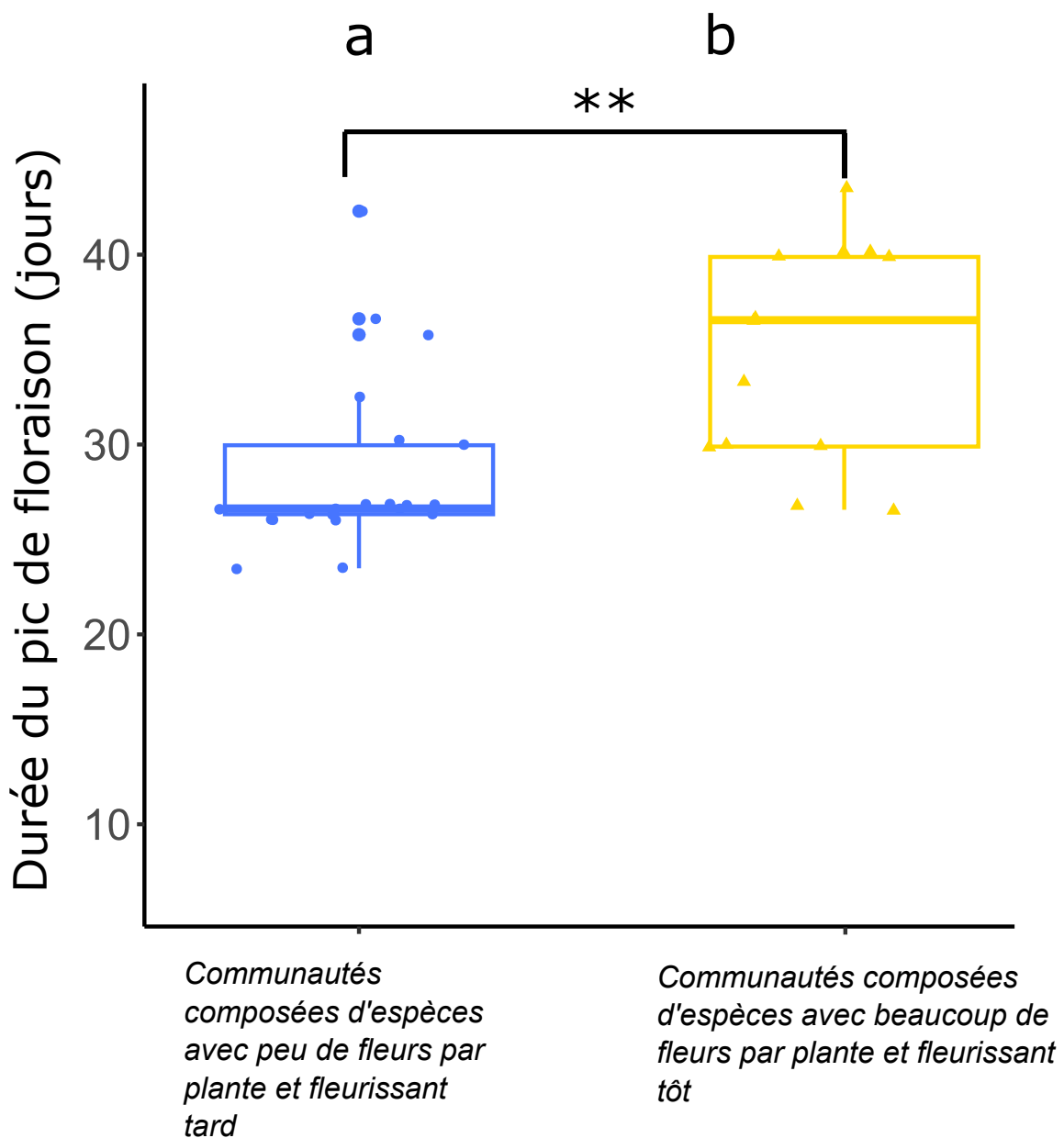
La production de ressources florales d'un côté, et fourragères de l'autre, ont été étudiées indépendamment au cours de la thèse. Or, la multifonctionnalité des adventices et des services qu'elles peuvent rendre est un de leurs atouts pour être utilisées comme couverts végétaux en vignes et oliveraies. Il est donc pertinent de se demander si les mêmes espèces et communautés peuvent à la fois rendre des services liés à la fourniture de ressources fourragères et florales, mais également, le cas échéant, si ces deux fonctions peuvent être réalisées dans la même parcelle durant la même année agricole.

2 Vers des communautés adventices fourragères et fleuries ?

2.1 Pas de relation entre qualité fourragère et florale à l'échelle de l'espèce

Les traits foliaires et floraux à l'échelle de la communauté ont été étudiés dans la thèse pour comprendre leurs liens avec des fonctions, utilisées comme indicateurs des services visés. Le niveau de l'espèce a été considéré pour comprendre si les stratégies des adventices concordent entre les compartiments foliaire et floral. **Nous montrons que les espèces avec les stratégies les plus rudérales sont également celles qui produisent le plus de fleurs, mais de plus petite taille et produisant moins de ressources.** Ces relations à l'échelle espèce suggèrent de possibles compromis entre services. Dans le premier chapitre de résultats, la LDMC et le ratio C/N des feuilles diminuent la digestibilité des espèces tandis que leur teneur en azote l'augmente. Ces traits foliaires sont liés aux stratégies CSR, dont nous avons montré qu'elles covarient avec les stratégies florales. On peut donc se demander s'il y a un effet de ces relations sur le potentiel comme ressources florales et fourragères des espèces adventices. Le jeu de données expérimentales n'était cependant pas approprié pour tester ces relations car les indicateurs de production de fleurs étaient mesurés à l'échelle de la communauté, et non de l'espèce, car ils concernent la production dynamique de fleurs et la présence au cours de l'année des ressources florales.

En revanche, l'existence de relation entre digestibilité et traits floraux pouvait être



Clusters formés à partir des traits floraux moyens des communautés

Figure 5.9 Durée du pic de floraison en fonction des clusters formés à partir des CWM des traits floraux dans le chapitre 4.

testée à l'échelle espèce, grâce aux espèces échantillonnées à la fois dans les relevés de terrain du chapitre 2 et dans l'expérimentation en conditions contrôlées du chapitre 3. Nous avons donc testé s'il existait des corrélations à l'échelle de l'espèce entre d'un côté, la digestibilité et ses deux composantes principales, la teneur en fibres et les matières



Figure 5.10 Liste des 15 espèces pour lesquelles les relations entre traits foliaires liés à la qualité des ressources fourragères et traits floraux liés à la production de ressource florale ont été testées.

azotées totales et d'un autre côté les traits floraux liés à la production de ressources florales identifiés dans le troisième chapitre de résultats : le sucre dans le nectar, l'aire florale, le nombre d'unités florales par plante et le début de floraison (Tableau 4.4). Cette analyse n'a été menée que sur 15 espèces pour lesquelles nous disposions à la fois des données de digestibilité et de traits floraux (Figure 5.10). **Aucune relation significative n'a pu être mise en évidence sur ce jeu de données entre les traits floraux et indicateurs de digestibilité à l'échelle de l'espèce. Cette analyse préliminaire**

ne permet pas de conclure sur un potentiel compromis ou au contraire sur une relation positive entre traits floraux et indicateurs de digestibilité à l'échelle de l'espèce : il est nécessaire d'explorer ces relations sur un jeu de données plus conséquent et approprié. En revanche, les données récoltées durant la thèse peuvent se prêter à une analyse à l'échelle de la parcelle de ces possibles compromis entre les deux types de ressources explorées.

2.2 A l'échelle de la parcelle : des communautés adventices favorables aux deux ressources ?

Les indicateurs liés à la qualité fourragère ont été récoltés au printemps et à l'automne 2021 dans les réseaux viticole et oléicole tandis que les indicateurs de productivité, présence et richesse de la communauté florale ont été collectés sur le réseau oléicole de septembre 2021 à juin 2022. La comparaison entre variables à l'échelle de la communauté n'était donc pas possible à réaliser car les données ont été collectées sur différents quadrats. Cependant, en agrégeant les données à l'échelle de la parcelle, il était possible d'étudier les relations entre indicateurs des deux types de ressources sur le réseau oléicole, avec l'importante limite qui est que les deux types d'indicateurs n'ont pas été récoltés durant la même année. Les données de digestibilité, matières azotées totales, teneur en fibres, des traits liés à ces potentiels, CWM de la LDMC, teneur en azote foliaire et SLA et les données de productivité florale ont donc été agrégées à l'échelle de la parcelle pour les 16 parcelles oléicoles afin d'identifier si des communautés permettaient de fournir à la fois des ressources florales et fourragères intéressantes. Les relations ont ensuite été étudiées via une analyse de corrélations entre les indicateurs afin de comprendre si les adventices présentes sur les mêmes parcelles peuvent fournir à la fois des ressources florales et fourragères ou si ces deux fonctions s'excluent l'une l'autre. Les possibles compromis ou au contraire associations entre les deux ressources n'ont encore jamais été étudiées précédemment. Comprendre les relations entre les deux ressources permet d'appréhender plus précisément la fourniture de ces deux services *in situ*.

Nous avons constaté que certaines communautés semblent en effet pouvoir réaliser les deux fonctions étudiées, notamment en regardant les relations positives entre les matières azotées totales et le nombre d'espèces en fleurs dans l'année (Figure 5.11) et entre certains traits foliaires et indicateurs de ressources florales (Figure 5.12, Figure 5.13). Ces relations positives peuvent indiquer que certaines communautés présentent des synergies en termes de services entre fourniture de ressources florales et fourragères. Ces relations positives étaient statistiquement significatives (Tableau 5.3) et montrent que des traits fortement liés à la digestibilité ou à la production de biomasse comme la teneur

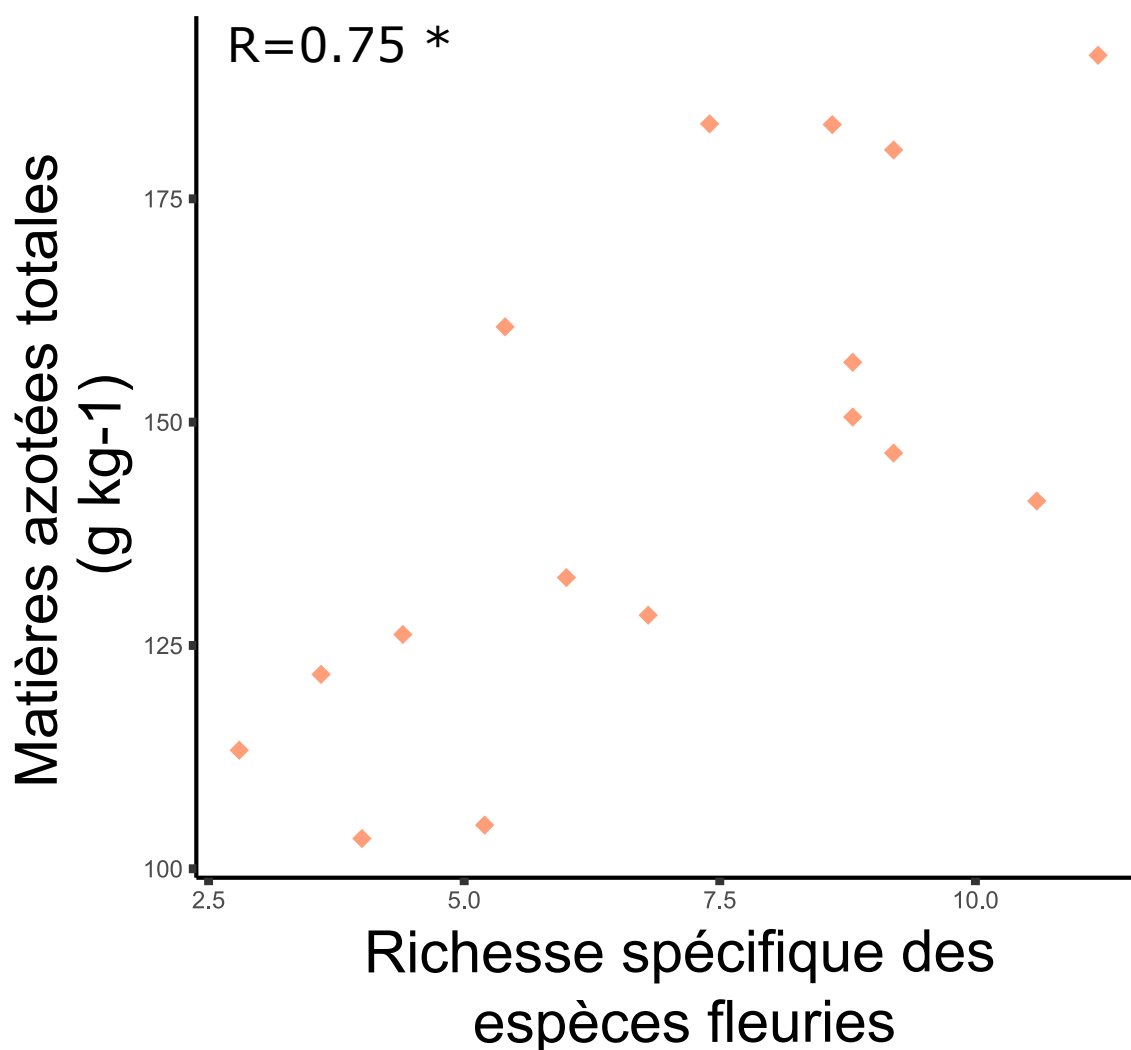


Figure 5.11 Relation entre les matières azotées totales, moyennées entre le printemps et l’automne 2021 et le nombre d’espèces en fleurs au cours de l’année entre septembre 2021 et juin 2022, à l’échelle parcelle dans le réseau oléicole. Le R est le coefficient de corrélation de Pearson et la p-value a été obtenue avec la correction de Bonferroni.

en azote des feuilles ou leur SLA ont des valeurs plus élevées dans les parcelles où la productivité de fleurs est plus grande et où les fleurs sont présentes plus longtemps au cours de l’année.

Les trois parcelles qui avaient les scores les plus élevés pour la fourniture des deux types de ressources avaient des caractéristiques communes, favorables à la fourniture de fourrage et de fleurs. En premier lieu, ces trois parcelles étaient parmi les parcelles avec le moins de sol nu : la couverture du sol par les adventices détermine donc fortement, et assez logiquement, la fourniture de services. Ces parcelles étaient également parmi celles avec les richesses spécifiques totales les plus élevées, respectivement de 45, 47 et 49 espèces, pour une moyenne à 39,8 sur l’ensemble des parcelles oléicoles. Ces trois parcelles étaient

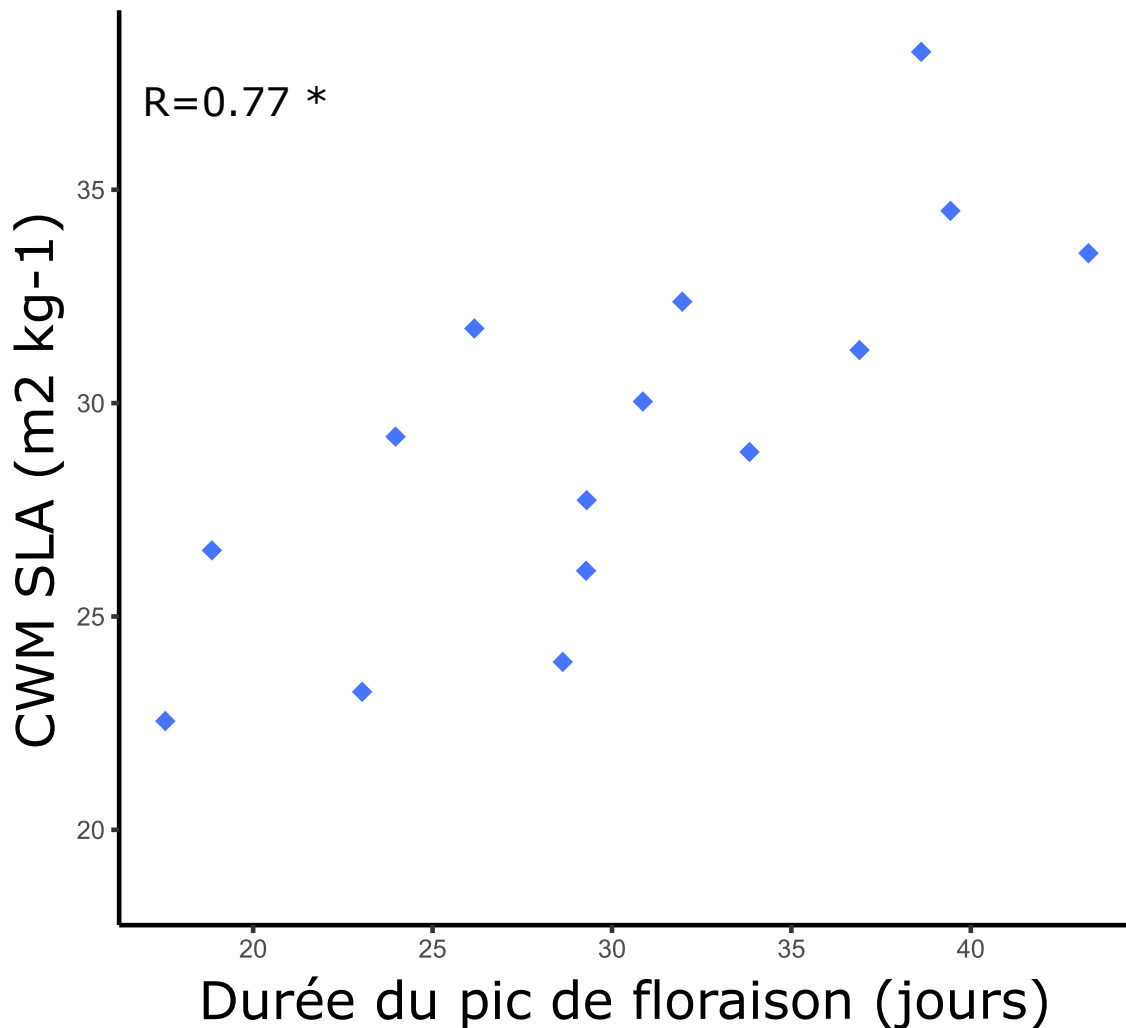


Figure 5.12 Relations entre le CWM de la SLA moyenné entre le printemps et l’automne 2021 avec la durée du pic de couverture florale au cours de l’année, entre septembre 2021 et juin 2022, à l’échelle parcelle dans le réseau oléicole. Le R est le coefficient de corrélation de Pearson et la p-value a été obtenue avec la correction de Bonferroni.

également des parcelles avec des tontes régulières, respectivement 3, 2 et 1,5 tontes par an, bien qu’elles ne s’éloignaient pas de la moyenne des parcelles du réseau (2,2). Elles ne se détachaient pas non plus par des caractéristiques pédoclimatiques ou météorologiques communes. Enfin, concernant la taxonomie des adventices, sur l’ensemble du réseau, cinq des dix espèces les plus abondantes étaient des Poaceae. En revanche, parmi les trois parcelles présentant des communautés avec des synergies entre la fourniture de ressources fourragères et florales on note qu’il n’y avait que, respectivement 4, 2 et 1 espèces de *Poaceae* parmi les dix espèces les plus abondantes. **Ainsi, on peut conclure, après une première analyse, que la présence d’une forte couverture végétale, d’une richesse spécifique élevée et d’une part importante de dicotylédones parmi les**

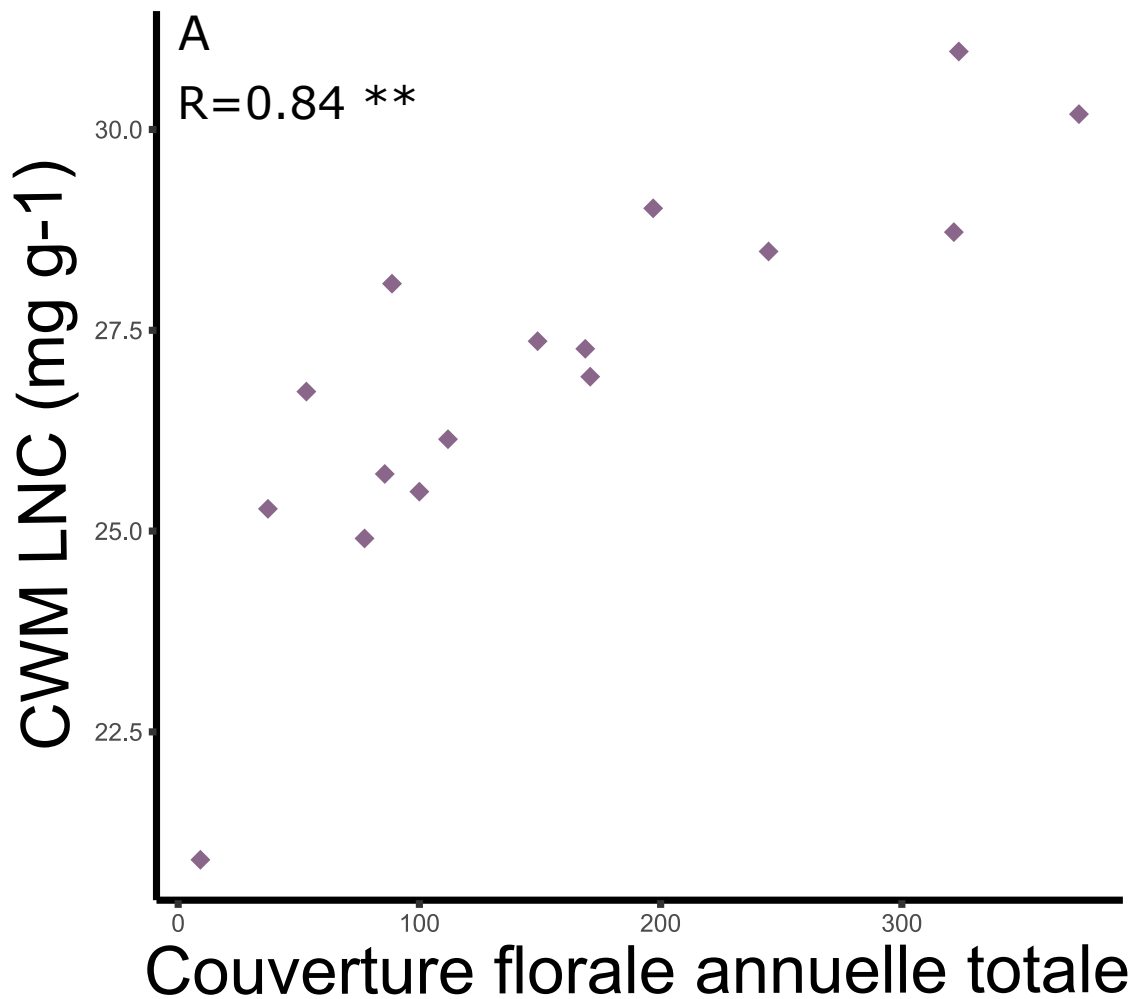


Figure 5.13 Relations entre le CWM de la teneur en azote des feuilles moyenné entre le printemps et l'automne 2021 avec la couverture florale annuelle entre septembre 2021 et juin 2022, à l'échelle parcelle dans le réseau oléicole. Le R est le coefficient de corrélation de Pearson et la p-value a été obtenue avec la correction de Bonferroni.

espèces dominantes entraînent une synergie dans la fourniture de ressources florales et fourragères. Cependant, il est à noter que les *Poaceae* sont essentielles pour fournir de la biomasse fourragère en quantité, qui doit être assez élevée pour permettre le pâturage des adventices par des animaux.

Bien que les mêmes communautés semblent pouvoir fournir les deux types de ressources, une contradiction apparaît : si les adventices sont broutées en début de saison, elles ne peuvent être utilisées comme ressources florales précoces. La gestion du couvert végétal doit donc être adaptée en fonction des services visés.

Tableau 5.3 Matrice de corrélation entre les traits et indicateurs liés aux ressources fourragères et les indicateurs liés à aux ressources florales à l'échelle parcelle.

	Floral richness	Annual flower cover	Max flower cover	Max flower cover date	Flower cover peak duration
CWM SLA	0.71 -	ns	ns	ns	0.77 *
CWM LDMC	ns	ns	ns	ns	ns
CWM LNC	0.72 *	0.84 **	0.77 *	ns	ns
Crude proteins	0.73 *	ns	ns	ns	ns
Fiber content	ns	ns	ns	ns	ns
Dry matter digestibility	ns	ns	ns	ns	ns
Aboveground biomass	ns	ns	ns	ns	ns

2.3 La gestion des ressources adventices : une contradiction temporelle entre pâturage et butinage ?

Le fait de pâturer les adventices paraît, du point de vue de la gestion, inconciliable avec la conservation des ressources florales au profit des insectes floricoles après le passage du troupeau. En effet, si les troupeaux broutent les adventices il est préférable qu'ils le fassent avant qu'elles ne fleurissent car les plantes sont plus digestibles au stade végétatif et plus tôt dans la saison. Or, le passage précoce des animaux empêcherait donc les adventices de fournir des fleurs. Cependant, si l'on se penche sur la dynamique temporelle de ces deux ressources mais aussi sur l'acceptation par les agriculteur·ice·s des animaux dans leurs parcelles, il semble que **des solutions permettant de concilier les deux ressources existent**. En effet, Ryschawy et al. (2021) et Niles et al. (2018) ont montré que la plupart des viticulteur·ice·s privilégient le pâturage hivernal, durant la période de repos végétatif. Si l'herbe est assez abondante tôt dans la saison, à la mi-février par exemple, il semble envisageable de placer un pâturage plutôt à cette période précoce, qui correspond aussi à un moment où l'herbe issue des prairies n'est pas encore disponible pour les troupeaux. Cela nécessite tout de même un compromis avec la ressource floricole, car les ressources précoces dans la saison sont aussi importantes pour les insectes floricoles. Par la suite, il semblerait pertinent de ne pas pâturer jusqu'à la fin avril environ, afin de laisser les ressources florales sur l'inter-rang. Un pâturage ou une tonte additionnelle pourrait ensuite avoir lieu, dans un objectif de désherbage avant la floraison de la plante cultivée (Figure 5.14). Un calendrier adapté au cycle de l'olivier mais basé sur les mêmes principes pourrait également être mis en place. Ce calendrier en oliveraies pourrait même être plus flexible qu'en vignes car la filière est moins professionnalisée. De nombreux·ses·x agriculteur·ice·s indiquent que la préservation de la biodiversité est un de leurs objectifs (Ryschawy et al., 2021; Schoof et al., 2021), démontrant qu'il y a bien une marge de manœuvre pour adapter l'itinéraire technique de ces pratiques pour fournir à la fois des ressources fourragères et florales.

Dans l'étude de Schoof et al. (2021), au contraire, la majorité des viticulteur·ice·s gardaient des moutons dans la vigne toute l'année, incluant donc la période de production

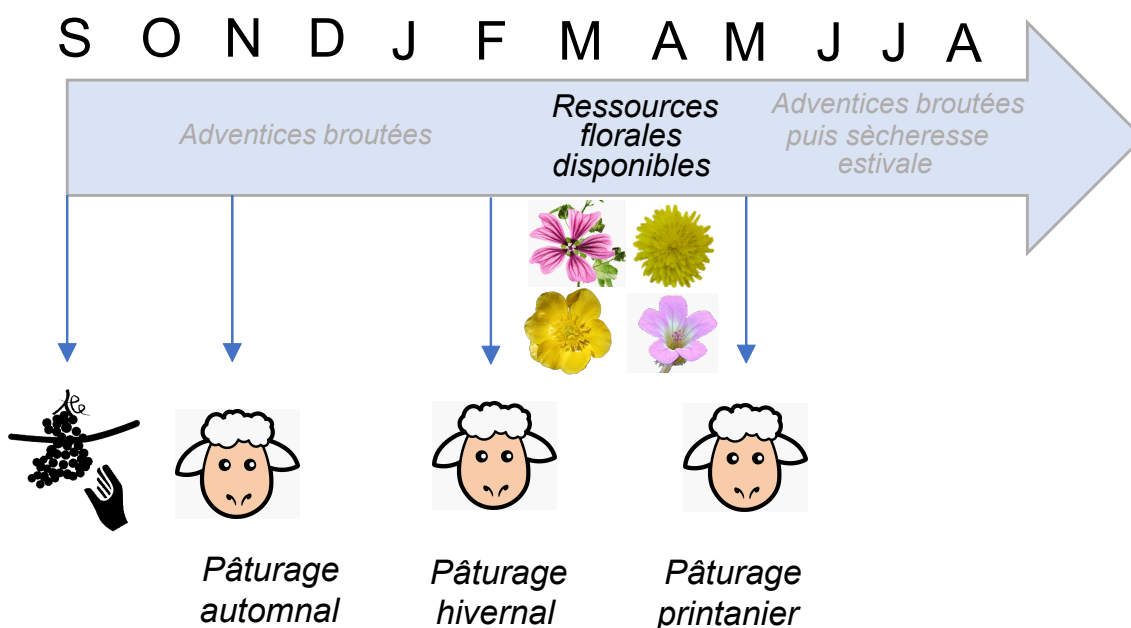


Figure 5.14 Exemple d'un itinéraire technique possible en vignes concernant les dates de pâturage des adventices par un troupeau de moutons, permettant d'utiliser les adventices à la fois comme ressources fourragères et florales.

de la vigne, ce qui indique que cette alternative est fréquente aussi. Dans ces cas, la conciliation des deux objectifs semble plus complexe. En effet, lorsqu'une communauté végétale est pâturée, la richesse spécifique est impactée, parfois en augmentant, parfois en diminuant, selon les contextes (Díaz et al., 2007; Herrero-Jáuregui and Oesterheld, 2018; Michaels et al., 2021). Or, la richesse spécifique est positivement liée à la production de fleurs. Cependant, il semble qu'il y ait un effet négatif direct du pâturage sur l'attractivité des fleurs pour les insectes (Moreira et al., 2019). Ces effets négatifs dépendent néanmoins du contexte et de l'intensité du pâturage, qui, si elle reste faible, peut aussi induire des mécanismes de sur-compensation, c'est-à-dire un investissement plus fort dans la production florale suite à la perturbation (Schiestl et al., 2014). Ainsi, même si le fait de combiner pâturage et butinage semble complexe à l'échelle de la parcelle, ces deux objectifs peuvent être conciliables en adaptant la gestion, l'intensité et la temporalité du pâturage. Une dernière alternative, si la taille de la parcelle le permet, peut aussi être la gestion différenciée afin d'exploiter les adventices à la fois comme ressources florales et comme ressources fourragères sur la même parcelle. Cette gestion différenciée peut également avoir lieu à l'échelle de l'exploitation ou même du paysage puisque la très importante présence de parcelles viticoles et oléicoles dans les régions méditerranéennes pourrait permettre de dédier certaines parcelles aux ressources fourragères tandis que d'autres seraient plutôt gérées afin de favoriser la production de fleurs pour les insectes

floricoles.

3 Les limites de la thèse

La thèse a permis une première évaluation du potentiel des adventices en tant que ressources florales et fourragères dans les vignes et oliveraies méditerranéennes, à la fois aux échelles de l'espèce et des communautés. Cependant, ce travail nécessite d'être complété et étoffé sur plusieurs aspects afin de passer de l'évaluation des ressources à la fourniture du service écosystémique envisagé.

3.1 La gamme de pratiques étudiées n'est pas exhaustive

Dans le réseau de 32 parcelles, pour la gestion des adventices sur l'inter-rang, les 16 parcelles oléicoles étaient tondues, 11 parcelles viticoles étaient gérées par le travail du sol uniquement et 5 parcelles viticoles par une gestion différenciée, en tondant 1 inter-rang sur 2 ou 3 tandis que les autres étaient travaillées. Ainsi, toutes les pratiques de gestion de l'inter-rang n'ont pas pu être prises en compte au cours de la thèse. Seuls les effets du travail du sol et de la tonte ont été évalués sur les ressources fourragères, et uniquement celui de la tonte sur les ressources florales (Figure 5.15). Or, les pratiques agricoles ont de forts impacts sur les traits et la fourniture de services écosystémiques (Winter et al., 2018; Kazakou et al., 2016). Ainsi une partie des communautés adventices existantes n'a pas pu être explorée par la thèse, alors que leur potentiel de fourniture de ressources peut fortement différer de ceux étudiés. Il semble donc important de compléter l'évaluation des ressources via l'évaluation des impacts du désherbage par les herbicides et du désherbage par le pâturage sur ces deux ressources.

En effet, si l'usage des herbicides sur l'inter-rang viticole et oléicole est interdit depuis 2020 (ANSES, 2020) il était encore récemment majoritaire. En 2019 par exemple, 72% des surfaces viticoles avaient été traitées avec un herbicide (Agreste, 2017), malgré de fortes disparités locales. Cet emploi des herbicides a désormais fortement diminué mais il reste une composante importante de la gestion du rang viticole, à même d'impacter les potentiels fourrager et floraux. Les herbicides ont fortement participé à réduire la diversité et l'abondance des adventices au cours du siècle dernier, et sont donc en grande partie responsables de la chute des ressources florales en milieu agricole (Potts et al., 2010; Scheper et al., 2014). On suppose donc que l'usage d'herbicides a des effets négatifs sur les ressources florales et sur l'abondance des deux ressources, florales et fourragères. Concernant l'impact des herbicides sur la qualité fourragère il y a moins d'éléments qui permettent de faire des hypothèses. Une étude récente a montré que l'usage d'herbicides




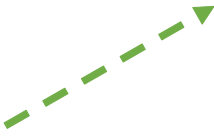

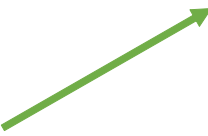

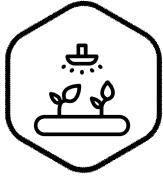

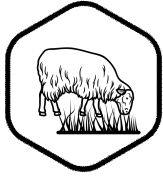
		
		
		?
	ns	ns
	ns	ns
	?	?
	?	?

Figure 5.15 Effet des pratiques testées ou non dans la thèse (tonte, travail du sol, fertilisation, irrigation herbicides et pâturage) sur les ressources fourragères et florales. Les flèches pleines indiquent les effets directs des pratiques, les flèches hachées les effets indirects, ns qu'aucun effet n'a été trouvé et les ? les pratiques non testées.

augmente la teneur en lignine des adventices (Bopp et al., 2022a), teneur qui elle-même diminue la digestibilité des plantes (Bumb et al., 2016). L'usage d'herbicides pourrait donc impacter négativement les ressources florales et fourragères, ainsi que la santé des animaux qui consommeraient les fleurs et le fourrage. Il semble donc important de mettre en place des expérimentations sur l'effet des herbicides, majoritairement appliqués sous le rang, sur les ressources adventices.

Une deuxième pratique qui n'a pas été étudiée dans la thèse, et qui, au contraire, se répand, est donc le pâturage des adventices dans les agroécosystèmes. Si nous avons évalué le potentiel des adventices comme fourrage, nous n'avons pas étudié l'impact du pâturage sur ce potentiel ni sur les ressources florales. L'ampleur de cette pratique n'étant pour l'instant pas quantifiée dans les agroécosystèmes à base de plantes pérennes, il est difficile de connaître la part de parcelles désherbées par pâturage, et d'évaluer l'impact de ce pâturage sur les communautés adventices. La quantité d'animaux mais aussi les espèces utilisées peuvent d'ailleurs beaucoup varier. Nous avons déjà discuté précédemment des potentiels effets négatifs du pâturage sur la diversité végétale et la qualité des ressources florales (Díaz et al., 2007; Herrero-Jáuregui and Oesterheld, 2018; Michaels et al., 2021; Moreira et al., 2019), indiquant que cette pratique risquait de diminuer les ressources florales. L'exclusion du pâturage ne montre pas toujours des effets constants et ces effets diffèrent en fonction du niveau trophique étudié et de l'indicateur, diversité ou abondance (Filazzola et al., 2020). Le pâturage a également des effets sur la structure fonctionnelle en impactant les traits liés à la digestibilité : par exemple, la LDMC, négativement liée à la digestibilité, diminue de manière répétée avec le pâturage (Garnier and Navas, 2012). Concernant l'effet du pâturage sur la digestibilité elle-même, cela peut différer fortement en fonction de l'espèce mais aussi de la pression de pâturage, c'est-à-dire du nombre d'animaux, de la régularité et du temps durant lequel ils pâturent. Une forte pression de pâturage sélectionne par exemple des communautés composées d'espèces annuelles, de petite taille et prostrées. Mais, selon la gestion du pâturage, l'effet sur les communautés adventices et, donc sur la digestibilité, peut fortement différer. En général, les ruminants domestiques préfèrent les espèces avec une digestibilité plus élevée, comme les légumineuses, et à cycle de vie annuel, mais certains animaux, comme les chevaux, broutent des espèces avec une digestibilité moins élevée (Garnier and Navas, 2012). Une étude récente de la chambre d'agriculture de Dordogne a montré que, dans des vignes pâturées par des moutons en hiver, la proportion de légumineuses, espèces souvent très digestibles, augmentait sur l'inter-rang ("Fiche 6 : Des Brebis dans des vignes", Brebis Link). Ainsi, il semble que la pratique du désherbage par le pâturage a un potentiel intéressant pour maintenir des communautés adventices diversifiées et digestibles.

Enfin, un autre manque de la thèse a été de ne pas évaluer l'effet du travail du sol sur les ressources florales. En effet, si dans les oliveraies françaises la tonte est la pratique de gestion majoritaire de l'inter-rang, en viticulture c'est bien le travail du sol qui domine. Il a déjà été démontré que l'enherbement, comparé au travail du sol, augmente la quantité de plantes pollinisées par les insectes (Tarifa et al., 2021), la couverture florale et la présence d'insectes floricoles (Kratschmer et al., 2019). Cela pourrait suggérer que le potentiel des adventices des vignes comme ressources florales est assez faible, à cause de la gestion par le travail du sol. De plus, dans le réseau il y avait en moyenne 2,2 destructions d'adventices par an en parcelles oléicoles tandis que cela montait à 3,7 en parcelles viticoles. Cela indique que les adventices ont une période plus longue en parcelles oléicoles pour fleurir, et donc offrir une ressource alimentaire en nectar et pollen aux insectes. Cependant, les vignes étant la culture majoritaire dans la région méditerranéenne, il semble crucial d'évaluer les ressources florales sur les inter-rangs des parcelles viticoles, et notamment l'effet du travail du sol. On peut supposer que la régularité et le mode des destructions des adventices dans les vignes travaillées résultent en des ressources florales plus homogènes et moins abondantes qu'en oliveraies, mais que, dans les parcelles viticoles tondues, leur potentiel puisse être comparable à celui des parcelles oléicoles.

Cependant, si les effets de toutes les pratiques n'ont pas été évalués, il est important également d'indiquer que les potentiels fourragers et floraux n'ont pas non plus été explorés de manière exhaustive.

3.2 Des indicateurs évaluant partiellement les ressources visées

Dans un second temps, il est en effet important de réfléchir aux indicateurs utilisés pour définir les ressources fourragères et florales au cours de la thèse, et à leurs faiblesses (Figure 5.17). Un premier point faible dans l'évaluation de ces deux ressources est qu'elles ont été indirectement évaluées, dans les deux cas. En effet, aucune expérimentation de pâturage des adventices par des troupeaux n'a été mise en place, ni de suivi de la visite des fleurs des adventices par des insectes. Cependant, le point focal de la thèse était de décrire les mécanismes qui déterminent la qualité des ressources fourragères et florales du point de vue des communautés végétales, ainsi que leurs réponses aux pratiques agricoles, afin de comprendre comment orienter la gestion des adventices pour fournir ces ressources. Évaluer la consommation directe des adventices par les ruminants et les insectes aurait seulement permis de comprendre quelles espèces sont favorisées par les animaux, or, ces connaissances existaient préalablement à la thèse. Le but était de valoriser ces connaissances *in situ* et de comprendre comment ces potentiels varient au champ, afin de les gérer efficacement. Précisons ici qu'en début de thèse, une manipulation

A.



B.



Figure 5.16 Dispositifs d'exclusion de pâturage mis en place puis abandonnés au cours de la thèse. A. Une cage d'exclusion de pâturage en inter-rang viticole à l'automne 2020. B. Intérieur d'une cage d'exclusion de pâturage en inter-rang oléicole au printemps 2021.

d'exclusion de pâturage avait été mise en place à deux reprises mais a dû être annulée avant le terme dans les deux cas (Figure 5.16). Le premier essai consistait à poser des cages d'exclusion du pâturage en parcelles viticoles et avait été mis en place dès l'hiver 2020. Or, au bout de quelques semaines, en janvier 2021, le domaine viticole a changé d'avis et a préféré cesser l'expérimentation. Une seconde tentative a été mise en place dans trois parcelles oléicoles, mais des dégâts et vols des cages d'exclusion au cours du printemps 2021 ont conduit à renoncer à cette expérimentation dans la thèse. Un deuxième point faible de l'évaluation des deux ressources est que les échantillonnages n'ont été menés que sur une année agricole, alors que les communautés adventices sont très influencées par les conditions météorologiques annuelles.

Nous allons d'abord nous intéresser aux points faibles de l'évaluation du potentiel fourrager. Trois critiques principales peuvent être faites sur la manière dont le potentiel fourrager a été évalué au cours de la thèse : la nature de l'indicateur de la qualité, la nature de l'indicateur de la quantité et la temporalité de l'évaluation. Concernant l'indicateur de la qualité nous avons utilisé la digestibilité, qui est la capacité d'un aliment à être digéré, et qui s'exprime en pourcentage de "l'aliment réellement disponible à l'organisme (sous forme de nutriments) après la digestion enzymatique et microbienne" (Meyer, 2023). Nous l'avons mesurée via la spectrométrie dans le proche infra-rouge, qui est une technique fiable et non destructive basée sur l'absorption de lumière par la matière organique, permettant d'en mesurer la composition chimique (Bastianelli et al., 2018), grâce à des données de calibration déjà disponibles à l'UMR Selmet. La digestibilité est donc liée au potentiel de nutrition de l'aliment pour les ruminants. Cependant, si la digestibilité est une composante de la palatabilité, qui est l'ensemble des caractéristiques physiques et chimiques qui agissent sur l'appétence d'un aliment pour l'animal (Meyer, 2023), d'autres ne sont pas prises en compte dans la thèse. La toxicité, par exemple, n'est pas prise en compte par cet indicateur, alors même que certaines espèces très fréquentes et digestibles le sont à forte dose comme *Diplotaxis erucoïdes* (KAZI TANI, 2014) mais aussi à faible dose comme *Ranunculus bulbosus* (Kelch et al., 1992; Swerczek, 2016). Il est important de noter que beaucoup de ces espèces toxiques sont évitées spontanément par les animaux, ou qu'elles peuvent être consommées à faible dose sans conséquence (Pérez et al., 2009), réduisant le risque en cas de pâturage. Cependant, la digestibilité ne prend pas non plus en compte la préhensibilité, une autre caractéristique physique qui détermine le broutage de la plante par l'animal (Meyer, 2023), et qui dépend en grande partie de l'architecture et de la structure de la plante. Enfin, un autre élément important à noter est que nous avons utilisé comme indicateur la digestibilité moyenne de la communauté, mais que cela peut ne pas refléter la réalité du terrain. Par exemple, il est possible que certaines espèces aient un effet répulsif fort, notamment par leur architecture

ou leurs défenses mécaniques, empêchant l'accès à certaines plantes plus basses, comme les chardons, impactant négativement le potentiel fourrager sans que nous ayons pu le mesurer. Une deuxième critique tient à la manière dont la quantité d'adventices a été évaluée. Les contraintes des agriculteur·ice·s en termes de destruction des adventices n'ont pas permis d'évaluer la quantité de fourrage potentiellement disponible, car celui-ci n'atteignait jamais son pic de biomasse. Cependant, cette contrainte resterait d'actualité dans le cas où la tonte ou le travail du sol, destinés à éliminer les adventices, seraient remplacés par un pâturage. En effet, le pâturage destructif devra avoir lieu au moment où l'agriculteur·ice a besoin de désherber sa parcelle, probablement avant un pic de biomasse trop important qui serait considéré comme mettant en danger la production de raisins ou d'olives. Finalement, la temporalité est également un biais puisque la digestibilité évolue au cours de la saison (Bumb et al., 2016) et nous n'avons pu la mesurer qu'à deux reprises. De plus, les ressources adventices disponibles se régénèrent au cours de l'année, entre deux destructions lorsqu'elles sont assez espacées, indiquant que d'autres moments de pâturage pourraient être disponibles que l'automne et la fin de l'hiver (Schoof et al., 2021), nécessitant donc d'évaluer également les ressources à cette période.

Concernant les ressources florales, une critique peut être adressée aux traits floraux échantillonnés. Nous avons choisi d'étudier les traits floraux qui revenaient systématiquement dans la littérature comme positivement reliés aux visites d'insectes floricoles (Fornoff et al., 2017; Lázaro et al., 2013; Rowe et al., 2020). Cependant, les différentes catégories d'insectes ne sont pas attirés par les mêmes valeurs de traits. Certaines familles, ou ordres, sont attirés par de plus grandes fleurs que d'autres, ou sélectionnent des espèces qui produisent le plus de fleurs par individu (Hegland and Totland, 2005; B. Lanuza et al., 2023; Rowe et al., 2020). Pour ne pas préjuger de la valeur d'une communauté végétale pour les insectes par ses traits, nous avons décidé d'étudier les traits floraux et la manière dont les pratiques agricoles les modifient, mais sans en tirer de conclusion sur l'attractivité d'une communauté pour les insectes floricoles. Pour quantifier au mieux le service de fourniture de ressources florales, nous avons décidé de suivre la disponibilité des ressources florales *in situ*, qui est souvent un très bon indicateur de la présence des insectes (Hegland and Boeke, 2006; Kratschmer et al., 2019; Martínez-Núñez et al., 2019). Une autre critique qui peut être formulée sur l'évaluation des ressources florales que nous avons menée peut être sa non-exhaustivité. En effet, plusieurs traits clés pour l'attractivité des insectes n'ont pas pu être pris en compte, malgré leur importance. Ces traits concernent notamment les couleurs florales (Uyttenbroeck et al., 2017), les odeurs (Junker et al., 2015) mais aussi l'accessibilité, avec un trait comme la profondeur du tube à nectar (Hatt et al., 2019). Il semble pertinent de se pencher sur ces traits afin de pouvoir évaluer au mieux les communautés d'insectes potentiellement attirées par les adventices des inter-rangs

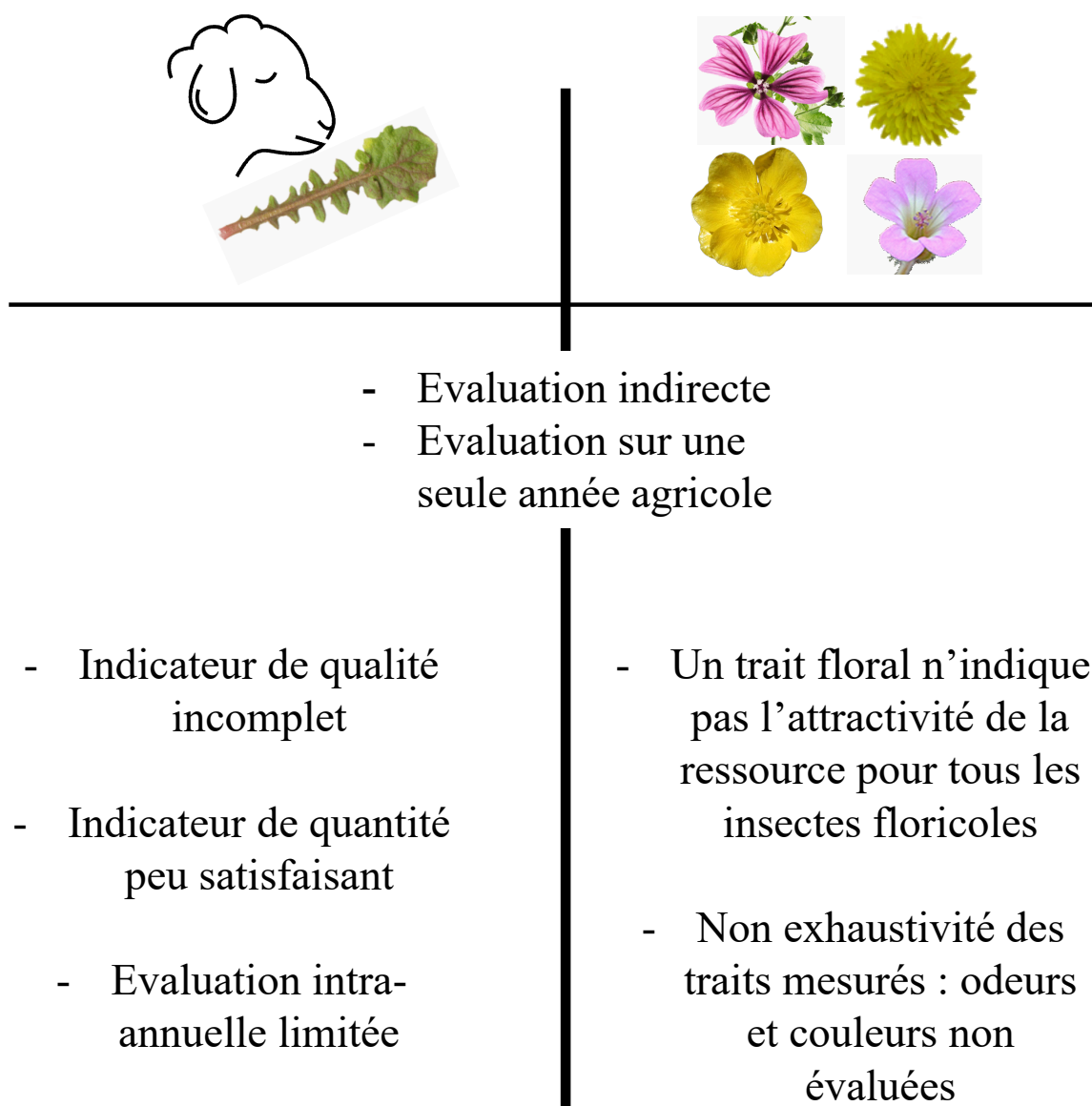


Figure 5.17 Résumé des limites de l'évaluation des indicateurs formulées dans la partie 3.2.

viticoles et oléicoles. D'autant plus qu'il semble que ces traits peuvent être impactés aussi par les pratiques agricoles (Rotchés-Ribalta et al., 2023), et donc modifier la fourniture de ressources florales. Enfin, une autre limite que nous avons identifiée est la non-prise en compte de l'échelle du paysage pour l'évaluation des ressources florales, qui est très importante dans la diète des insectes floricoles présents dans les agroécosystèmes (Eeraerts et al., 2021; Kratschmer et al., 2018).

Une dernière critique que nous souhaitons discuter concernant la thèse est la difficulté de réellement évaluer le service via l'étude des fonctions évaluées.

3.3 La difficulté de relier la fonction au service

Nous avons étudié les fonctions de fourniture de ressources fourragères et florales par les adventices, mais il reste un écart entre la réalisation de la fonction et le service. En effet, nous savons maintenant que ces ressources sont disponibles dans les inter-rangs des parcelles oléicoles et viticoles et nous connaissons l'effet des pratiques agricoles les plus fréquentes sur ces ressources. Or, pour réaliser le service visé, il est nécessaire d'ajouter à l'évaluation biophysique de ces fonctions des données liées aux systèmes sociaux et agricoles, car le service se situe à l'intersection de ces deux composantes (Haines-Young et al., 2012). En effet il est nécessaire de développer des méthodes interdisciplinaires afin de, non seulement identifier les processus, comme cela a été fait dans la thèse, mais aussi de prendre en compte les méthodes d'implémentation et de gestion pour mettre en place le service visé (Stokes et al., 2023) (Figure 5.18).

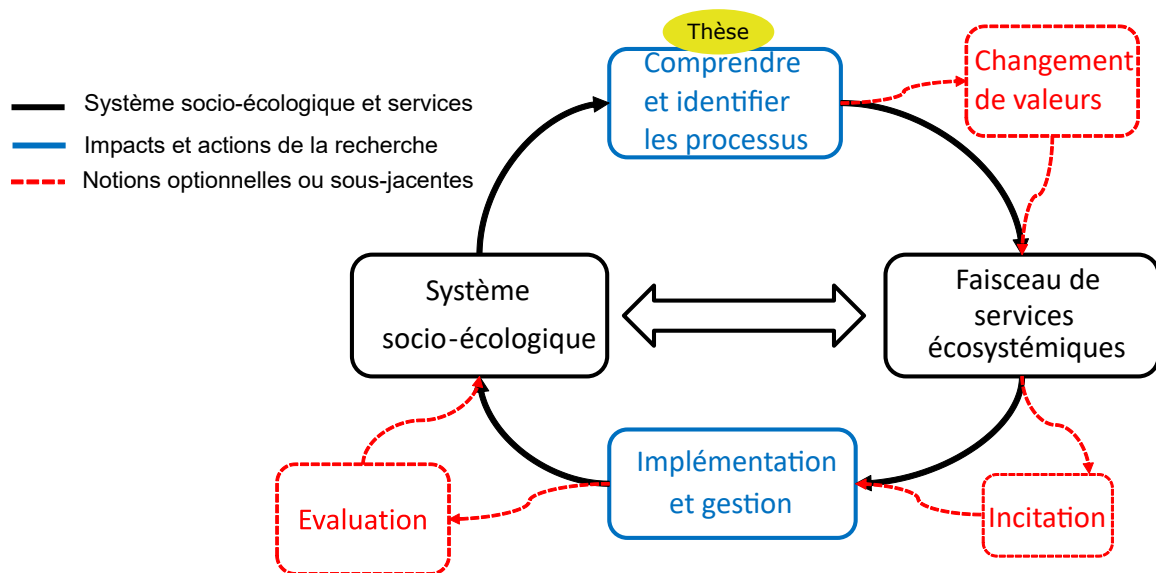


Figure 5.18 Étape de la méthode de Stokes et al. (2023) pour co-construire des projets de recherche sur les services écosystémiques avec les parties prenantes proposée, tirée de Stokes et al. (2023), traduite en français. La thèse se positionne à l'étape *Comprendre et identifier les processus*.

Dans le cas des ressources fourragères, il serait nécessaire de travailler avec des spécialistes des sciences de l'élevage. Cela permettrait d'adapter les parcours des animaux dans les parcelles en fonction des ressources disponibles. Il serait aussi intéressant de travailler avec des agronomes ou des géographes spécialisé-e-s sur l'intégration entre l'agriculture et l'élevage à l'échelle territoriale. Cela permettrait d'évaluer les enjeux et les bénéfices des deux parties à la mise en place du pâturage des parcelles agricoles par des troupeaux. Pour la fourniture de ressources florales, il existe également cet enjeu pluridisciplinaire

avec l'intégration de ces pratiques à l'échelle du territoire, car le paysage joue un rôle majeur dans la fourniture de ressources florales (Eraerts et al., 2021; Kratschmer et al., 2018). Or, les politiques d'incitation à la diversification du paysage prises à l'échelle nationale ou européenne sont nécessaires pour maintenir ces habitats favorables aux insectes, notamment concernant la présence de haies ou d'habitats semi-naturels dans le cadre des mesures agro-écologiques de la PAC par exemple. Il serait alors crucial de travailler en association avec des géographes ou agronomes travaillant à l'échelle du territoire pour comprendre comment mettre en place des mesures efficaces à différentes échelles : parcelle, exploitation ou territoire. De plus, pour réellement évaluer le service de fourniture de ressources florales pour les insectes, il y a également la nécessité d'étudier directement les insectes présents autour de chaque parcelle, en travaillant notamment avec des spécialistes en entomologie. Le but serait d'évaluer si les adventices représentent une ressource de nourriture pertinente pour les communautés d'insectes présentes, étant donné que les insectes floricoles consomment des plantes très différentes en fonction de leur ordre, famille ou espèce (B. Lanuza et al., 2023). Il faudrait également évaluer si la période de présence des insectes concorde avec celle de la floraison des adventices, pour se rapprocher au maximum de l'évaluation du service direct et non uniquement de la fonction.

Enfin, le dernier lien manquant entre l'évaluation de la fonction et le service, est celui de la volonté des agriculteur·ice·s à considérer les adventices comme des cultures de service et à les intégrer en tant que composante productive de l'agroécosystème.

4 Quel potentiel d'utilisation des adventices comme ressources fourragères et florales dans les agroécosystèmes à base pérennes ?

4.1 Les agriculteur·ice·s peuvent-ils considérer les adventices comme des plantes de service ?

Retour sur un atelier auprès d'oléiculteur·ice·s méditerranéen·e·s

Changer de point de vue sur les adventices et les considérer comme des ressources plutôt que comme des espèces nuisibles nécessite de comprendre la perception de ces communautés par les agriculteur·ice·s. Pour ce faire, des enquêtes auraient pu être mises en place afin d'évaluer l'acceptabilité et l'intérêt pour ces pratiques chez les viticulteur·ice·s et oléiculteur·ice·s du Montpellierais. Dans le cadre de cette thèse, en mai 2023, j'ai organisé un atelier avec 23 oléiculteur·ice·s membres de la coopérative oléicole du Gard

et de l'Hérault avec l'aide de Cécile Combes, conseillère technique de la coopérative. L'objectif de cet atelier était de comprendre la perception par les oléiculteur·ice·s du potentiel d'utilisation des adventices comme plantes de service en oliveraies, ainsi que l'acceptabilité d'adaptation des pratiques agricoles pour favoriser les ressources florales et fourragères. Le public était composé d'une majorité d'oléiculteur·ice·s non professionnel·le·s, qui représentent les $\frac{3}{4}$ des exploitant·e·s oléicoles en France (France Olive). Les oléiculteur·ice·s non professionnel·le·s étaient fortement motivé·e·s par le maintien des ressources florales sur l'inter rang avec pour objectif la protection de la biodiversité et particulièrement des pollinisateurs, et étaient même prêts à décaler la tonte de printemps "*si cela permet d'accueillir des insectes*". En revanche, la tonte qui précède la récolte, et celle avant le début de l'été semblaient, selon les participant·e·s à l'atelier, moins faciles à décaler pour deux raisons. La première raison, d'ordre pratique, est la nécessité de pouvoir circuler dans la parcelle lors de la récolte; la seconde est la crainte des incendies estivaux. Les oléiculteur·ice·s professionnels étaient plus intéressé·e·s par les ressources fourragères et par la possibilité d'un pâturage en fin d'hiver et/ou début de printemps dans l'inter-rang afin de désherber la parcelle. Iels soulignaient cependant les nombreuses contraintes techniques à prendre en compte, dont, en premier lieu, celle de trouver la·e berger·ère et les troupeaux. Iels évoquaient aussi les difficultés liées à la pose de clôtures ou au fait de s'assurer que l'herbe soit assez abondante pour laisser les brebis plusieurs jours sur la parcelle sans risque pour la culture. France Olive précise d'ailleurs que cette pratique est assez marginale, en partie dû à ces contraintes, ainsi qu'à l'impossibilité de mettre les animaux dans la parcelle après un traitement phytosanitaire et au risque d'abîmer les infrastructures d'irrigation. Malgré ces contraintes, Cécile Combes estime qu'environ 10 à 20% des oléiculteur·ice·s qu'elle rencontre, amateur·ice·s ou professionnel·le·s bio, évoquent spontanément leur volonté d'utiliser le pâturage comme alternative à la tonte ou au travail du sol. Le fait d'éviter une ou deux tontes en la remplaçant par un pâturage était une perspective favorisée par tout le groupe, à la fois pour des raisons de gain de temps, d'économie de carburant et pour l'intérêt écologique. En revanche, les oléiculteur·ice·s professionnel·le·s étaient plus inquiet·e·s de la présence des ravageurs potentiellement attirés par les ressources florales adventices que les non professionnel·le·s.

De manière surprenante, aucun participant de l'atelier n'a spontanément mentionné la concurrence entre adventices et olivier comme raison déclenchant une tonte. La majorité des participant·e·s était intéressée par les espèces adventices, les voyant comme pouvant rendre des services écosystémiques, en particulier concernant l'accueil des auxiliaires de culture. Personne n'a non plus mentionné de plante problématique concernant la concurrence pour l'eau ou les nutriments : seuls les chardons ont été mentionnés comme gênants physiquement durant la phase de récolte, car ils empêchent d'accéder à la zone du

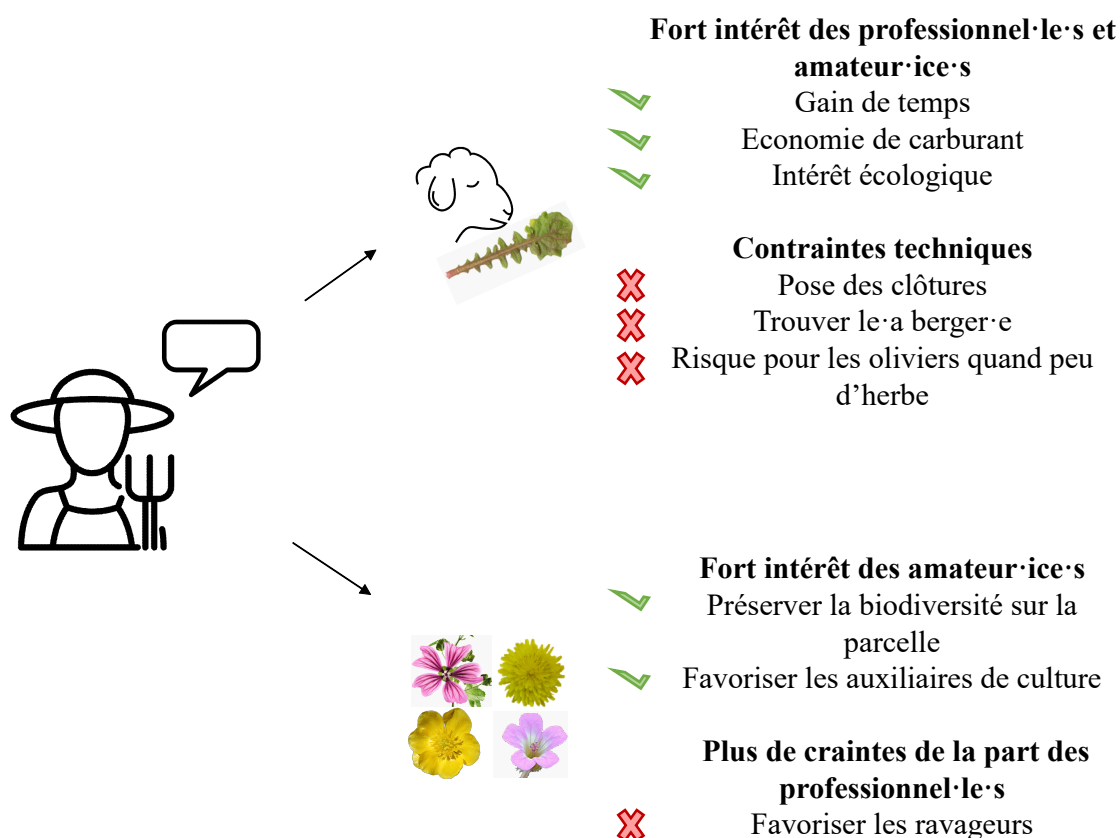


Figure 5.19 Résumé des points positifs et négatifs évoqués par les oléiculteur·ice·s concernant l'utilisation des adventices comme ressources fourragères et florales suite à l'atelier.

ped de l'olivier. Il semble donc que, **dans l'esprit des oléiculteur·ice·s interrogé·e·s, la présence des adventices utilisées comme couvert végétal ne représente pas un frein à la production agricole.**

A l'issue de cet atelier, nous avons conclu **que la pratique consistant à maintenir et gérer la végétation spontanée, courante dans d'autres régions méditerranéennes (Rezgui et al., 2023), était acceptable pour les oléiculteur·ice·s du Montpelliérais.** Nous avons même noté une forte motivation pour favoriser les ressources fourragères et florales, malgré plusieurs contraintes techniques, en particulier de la part des oléiculteur·ice·s non professionnel·le·s, qui représentent la grande majorité des oléiculteur·ice·s français·e·s (Figure 5.19). Ainsi, cet atelier a permis de montrer qu'un travail et des contacts renforcés entre scientifiques et membres de la filière oléicole peuvent favoriser l'implantation efficace de pratiques favorables à la protection de la biodiversité agricole. L'intégration d'activités d'élevage au sein des agroécosystèmes semble intéresser les acteur·ice·s de la filière oléicole, et pourrait se transformer en une alliance, comme le suggèrent Scheromm et al. (2021) à propos de la viticulture. Un atelier similaire

nécessiterait d'ailleurs d'être réalisé auprès du public viticole, qui est une filière beaucoup plus professionnalisée et où la présence d'enherbement est moins commune (Agreste, 2017), mais où la perspective de désherber via le pâturage est de plus en plus prise en compte (Scheromm et al., 2021). Qu'en-est-il de ce sujet dans la littérature, et selon les autres agriculteur·ice·s : est-ce que le maintien des plantes adventices sur l'inter-rang dans l'objectif de fournir des services écosystémiques impacte la production agricole ?

4.2 Ces pratiques sont-elles compatibles avec la production agricole ?

La concurrence pour l'eau entre les cultures et les adventices, ou plantes de couverture, augmente le stress hydrique. C'est d'ailleurs la principale crainte concernant le maintien de la végétation adventice, qui peut causer des pertes de rendement ou de qualité des fruits en vignes et oliveraies (Guilpart et al., 2014; Sastre et al., 2020), en particulier au cours des périodes de faible disponibilité en eau. Cependant, même en climat méditerranéen, la présence d'enherbement en parcelles viticoles et oléicoles, composés d'espèces adventices ou semées, n'engendre pas systématiquement des pertes de rendement ou des baisses de qualité des fruits (Daane et al., 2018; Griesser et al., 2022; Morugán-Coronado et al., 2020), indiquant que ces pratiques sont compatibles avec la production agricole. Il existe un compromis entre le maintien de la biodiversité agricole et une récolte satisfaisante : par exemple, dans les parcelles viticoles étudiées par Guerra et al. (2022) en Espagne, l'enherbement diminue la récolte, mais celle-ci reste proche du seuil maximal autorisé localement par l'appellation. Dans une autre étude récente (Fernández-Mena et al., 2021) en France, 27% des viticulteur·ice·s d'un échantillon de 334 vignobles méditerranéens enherbent de manière permanente leur parcelle en production, et seul·e·s 23% maintiennent le sol nu durant toute l'année. Ces résultats témoignent de l'importante augmentation de l'acceptation de l'enherbement des inter-rangs viticoles, puisqu'en 2013, 92% des parcelles viticoles méditerranéennes françaises maintenaient un sol nu toute l'année (Agreste, 2017). Concernant les oliveraies, aucune donnée officielle n'est disponible concernant la France mais, selon Cécile Combes, presque tous·te·s les oléiculteur·ice·s de son périmètre d'action (i.e. Gard et Hérault) maintiennent un enherbement naturel sur l'inter-rang, sauf les 3 à 5 années après la plantation. En revanche, le recours à l'irrigation est plus systématique en oléiculture professionnelle : en effet, d'après France Olive, si 33% des surfaces oléicoles sont irriguées contre 15% des surfaces viticoles en Languedoc (Cambrea et al., 2020), presque toutes les exploitations oléicoles professionnelles sont irriguées, ce qui permet en partie d'expliquer la présence majeure d'enherbement dans les parcelles oléicoles. **Une situation de production est donc compatible avec le**

maintien d'un enherbement, bien que celui-ci doive être géré selon le climat de l'année agricole en cours pour éviter des pertes de rendement ou de qualité des fruits (Garcia et al., 2018).

Dans la thèse, la végétation spontanée a d'ailleurs été échantillonnée exclusivement dans des parcelles en production. La fourniture de ressources florales et fourragères par les adventices est donc compatible avec la production agricole ; elle est même favorisée par une gestion professionnelle dans les parcelles échantillonnées au cours de la thèse. En effet, quatre des cinq parcelles oléicoles fournissant le plus de fleurs et les dix parcelles oléicoles et viticoles avec la digestibilité la plus élevée sont gérées par des professionnels. Cependant, pour réellement rendre le service de fourniture de fourrage pour du bétail, les parcelles viticoles dont le sol est régulièrement travaillé risqueraient de ne pas produire assez de biomasse adventices. Or, ce sont les parcelles viticoles dont le sol est régulièrement travaillé qui présentent la digestibilité la plus élevée ($737 \pm 104 \text{ g kg}^{-1}$), puisque nous avons montré que le travail du sol augmente la digestibilité des adventices. L'adaptation des pratiques à la mise en place d'un enherbement pâturé pourrait donc avoir pour conséquence indirecte la baisse de la valeur fourragère de la communauté, via l'arrêt du travail du sol. Parmi les dix parcelles avec les communautés les plus digestibles, on trouve cinq parcelles viticoles travaillées mais également cinq parcelles tondues (quatre parcelles oléicoles et une parcelle viticole), indiquant donc qu'une valeur fourragère élevée peut être atteinte, même en l'absence de travail du sol. Il est important de noter qu'en plus de pouvoir probablement fournir plus de biomasse adventice comme ressources fourragères, l'arrêt du travail du sol au profit du pâturage permettrait également une augmentation de la biodiversité végétale (Fried et al., 2019; Carpio et al., 2020) et animale (Carpio et al., 2019; Kratschmer et al., 2018), et de la fourniture de services écosystémiques (Morugán-Coronado et al., 2020; Winter et al., 2018). Quant à la fourniture de ressources florales, une gestion plus extensive, sans travail du sol, favorise les espèces entomogames plutôt qu'anémogames, favorables aux insectes (Tarifa et al., 2021), indiquant que des pratiques favorisant les ressources fourragères peuvent aussi avoir des effets positifs sur les ressources florales.

En conclusion, les potentiels fourragers et floraux des adventices, mesurés dans des parcelles en production, l'augmentation de l'acceptation et de l'utilisation d'enherbement en région méditerranéenne et l'absence de dommage systématique sur la récolte et la qualité des fruits associés à cette pratique, montrent que **l'usage des adventices comme plantes de service en vignes et oliveraies méditerranéennes est une pratique compatible avec la production agricole et même désirable d'un point de vue de la biodiversité.**

4.3 Les adventices : leur multifonctionnalité permet de les intégrer pleinement à l'agroécosystème

Si l'enherbement est une pratique de plus en plus courante et en expansion, les espèces qui composent ces communautés végétales peuvent fortement différer d'une parcelle à l'autre, et avec elles le potentiel à fournir des services ou à causer des dysservices (Adeux et al., 2019). La gestion des adventices modifie fortement la composition des communautés et lors de perturbations très fortes, comme l'usage d'herbicides ou de travail du sol, seules quelques espèces dont les traits permettent la survie sont sélectionnées et deviennent dominantes (Kazakou et al., 2016). La communauté s'appauvrit alors et ces espèces dominantes peuvent devenir très problématiques : l'enjeu est de favoriser des communautés adventices qui maximisent les services tout en minimisant les dysservices, en sélectionnant notamment des communautés diversifiées taxonomiquement et fonctionnellement (Esposito et al., 2023) et qui causent peu de dommage (Adeux et al., 2019).

Cependant, pour une même communauté ou espèce, il n'y a pas de valeur intrinsèque qui soit positive ou négative. Celle-ci peut fortement varier en fonction de la focale utilisée : une espèce qui permet une importante couverture du sol et qui augmente le carbone organique du sol, comme *Brachypodium distachyon*, peut se révéler très compétitive avec la plante productive, et inutile dans l'optique de la production de ressources florales pour les insectes floricoles (Sastre et al., 2020). On trouve des oppositions similaires entre les services, la nocivité et la valeur patrimoniale chez les adventices identifiées dans le réseau, détaillées en (Figure 5.20). Par exemple *Diploaxis erucoïdes* est une espèce avec des valeurs fourragère et florale élevées mais elle est également considérée comme nuisible pour la récolte, et ne compte pas parmi les espèces considérées "patrimoniales". Les conditions nécessaires pour fournir certains services écosystémiques peuvent en même temps favoriser les dysservices: par exemple, pour augmenter la portance du sol ou pour attirer des auxiliaires, une importante biomasse adventice est nécessaire, pouvant également réduire la récolte ou attirer par la même occasion de possibles ravageurs. Cependant, à une échelle globale, l'enherbement favorise plus les services que les dysservices dans les agroécosystèmes à base de plantes pérennes (Judt et al., 2023; Winter et al., 2018), même si des compromis (Rapidel et al., 2015) et une gestion qui s'adapte à la fourniture de services (Garcia et al., 2018) sont nécessaires. La situation écologique actuelle appelle à de nécessaires changements dans la perception et la gestion des adventices, qui doivent être intégrées à l'agroécosystème comme une composante, productive ou de service, plutôt qu'éradiquée. Yvoz et al. (2021a) ont montré que les communautés adventices qui sont les plus à même de rendre les services écosystémiques de fourniture de ressources florales ou de régulation sont également celles qui ont un fort potentiel de nuisibilité. Pour



Figure 5.20 Valeurs de quatre espèces adventices présentes dans le réseau pour : la fourniture de ressources florales, mesurée à partir des données de volume de pollen et sucres dans le nectar collectées dans la thèse ; l’attractivité pour les insectes floricoles, mesurée à partir de l’aire florale ; la digestibilité, mesurée dans la thèse ; nocivité pour la récolte viticole (d’après Guerra et al., 2022) et la valeur patrimoniale de l’espèce, c’est-à-dire si elle est considérée comme une espèce thérophyte prairiale à protéger dans les agroécosystèmes (Guerra et al., 2022). *Poa bulbosa* n’est pas nuisible pour la plante cultivée et a une valeur patrimoniale en tant qu’espèce thérophyte prairiale mais n’est pas très digestible et, comme c’est une Poaceae, ne fournit pas de ressources florales. *Medicago minima* est très digestible, non nuisible pour la plante cultivée, a une valeur patrimoniale en tant que thérophyte prairiale mais en revanche elle fournit peu de ressources florales. Au contraire, *Diplotaxis erucooides* et *Malva sylvestris* sont très digestibles, fournissent des ressources florales mais peuvent être nuisibles pour la plante cultivée. Aucune espèce ne peut à la fois maximiser tous les services et minimiser la nocivité.

maximiser les services rendus et limiter la dominance d’espèces nuisibles, ces communautés

adventices doivent être gérées de manière à augmenter leur diversité et leur richesse, tant taxonomique que fonctionnelle (Esposito et al., 2023; MacLaren et al., 2020), afin qu'elles coexistent dans l'agroécosystème avec les espèces cultivées. Cela passe par des pratiques moins intensives, comme la tonte ou le pâturage, favorisant la richesse spécifique, les espèces thérophytes prairiales et les espèces favorables aux insectes floricoles plutôt que les espèces considérées nuisibles (Guerra et al., 2022; Tarifa et al., 2021). Ces pratiques favorisent aussi d'autres services comme le contrôle biologique via la présence d'insectes prédateurs de ravageurs (Carpio et al., 2019), ou le fonctionnement des sols, via l'augmentation du carbone organique du sol (Ramos et al., 2011) ou encore la diminution de l'érosion du sol (Mhazo et al., 2016).

Bien que la place actuelle accordée aux adventices soit différente entre les systèmes oléicoles et viticoles, puisque presque toutes les parcelles oléicoles sont enherbées, tandis que les parcelles viticoles sont encore majoritairement désherbées (Cohen et al., 2015), leur acceptation augmente notablement dans la période récente. Cependant, le changement climatique augmente le risque et la durée des périodes de sécheresse, durant laquelle la compétition entre plantes cultivées et adventices est forte. Malgré ce risque, **le fort potentiel de fourniture de services écosystémiques rendus par les adventices, la facilité à les implémenter dans les inter-rangs des parcelles oléicoles et viticoles et leur valeur intrinsèque indiquent que les adventices ont pleinement leur place dans les agroécosystèmes futurs, tournés vers une production agricole moins nocive pour la biodiversité et la santé humaine, accordant une place majeure à la biodiversité et aux services essentiels qu'elle peut rendre.**

Références bibliographiques

Bibliographie

- Abaye, A. O., Scaglia Alonso, G., Teutsch, C. D., and Raines, P. M. (2009). The nutritive value of common pasture weeds and their relation to livestock nutrient requirements. Technical Report 418-150, Virginia Cooperative Extension. Publisher: Virginia Cooperative Extension. [36](#), [61](#)
- Abouheif, E. (1999). A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. page 15. [89](#)
- Adeux, G., Vieren, E., Carlesi, S., Bârberi, P., Munier-Jolain, N., and Cordeau, S. (2019). Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nature Sustainability*, 2(11):1018–1026, DOI: 10.1038/s41893-019-0415-y. Number: 11 Publisher: Nature Publishing Group. [183](#)
- Aedo, C., Garmendia, F. M., and Pando, F. (1998). World checklist of *Geranium* L. (*Geraniaceae*). *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 56(2):211–252, DOI: 10.3989/ajbm.1998.v56.i2.230. Number: 2. [119](#)
- Agabriel, J. (2007). *Alimentation des bovins, ovins et caprins: besoins des animaux, valeurs des aliments: tables Inra 2007*. Editions Quae. [60](#)
- Agreste (2017). Pratiques culturales en viticulture - Campagne 2013. Technical Report 243. [169](#), [181](#)
- Agreste (2022). Mémento de la statistique agricole, édition 2022|Agreste, la statistique agricole. [8](#), [24](#), [36](#), [60](#), [65](#), [142](#)
- Al Haj Khaled, R., Duru, M., Decruyenaere, V., Jouany, C., and Cruz, P. (2006). Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value. *Rangeland Ecology and Management*, 59(6):648–654, DOI: 10.2111/05-031R2.1. [22](#), [36](#), [37](#), [60](#), [152](#)
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N. M., Tschumi, M., Blaauw, B. R., Bommarco, R., Campbell, A. J., Dainese, M., Drummond, F. A., Entling, M. H., Ganser, D., Arjen de Groot, G., Goulson, D., Grab, H., Hamilton, H., Herzog, F., Isaacs, R., Jacot, K., Jeanneret, P., Jonsson, M., Knop, E., Kremen, C., Landis, D. A., Loeb, G. M., Marini, L., McKerchar, M., Morandin, L., Pfister, S. C., Potts, S. G.,

- Rundlöf, M., Sardiñas, H., Sciligo, A., Thies, C., Tschardt, T., Venturini, E., Veromann, E., Vollhardt, I. M., Wäckers, F., Ward, K., Westbury, D. B., Wilby, A., Woltz, M., Wratten, S., and Sutter, L. (2020). The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis. *Ecology Letters*, 23(10):1488–1498, DOI: 10.1111/ele.13576. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ele.13576>. 24
- Andreasen, C., Stryhn, H., and Streibig, J. C. (1996). Decline of the Flora in Danish Arable Fields. *Journal of Applied Ecology*, 33(3):619–626, DOI: 10.2307/2404990. Publisher: [British Ecological Society, Wiley]. 4, 112
- Andueza, D., Cruz, P., Farruggia, A., Baumont, R., Picard, F., and Michalet-Doreau, B. (2010). Nutritive value of two meadows and relationships with some vegetation traits: Nutritive value of two meadows. *Grass and Forage Science*, pages no–no, DOI: 10.1111/j.1365-2494.2010.00750.x. 37
- ANSES (2020). Rapport d'évaluation comparative - Cas des produits à base de glyphosate Examen des alternatives en viticulture. Technical report. 5, 169
- Ansquer, P., Duru, M., Theau, J. P., and Cruz, P. (2009). Functional traits as indicators of fodder provision over a short time scale in species-rich grasslands. *Annals of Botany*, 103(1):117–126, DOI: 10.1093/aob/mcn215. 22, 37, 152
- Armbruster, W. S., Di Stilio, V. S., Tuxill, J. D., Flores, T. C., and Vela´ squez Runk, J. L. (1999). Covariance and decoupling of floral and vegetative traits in nine Neotropical plants: a re-evaluation of Berg's correlation-pleiades concept. *American Journal of Botany*, 86(1):39–55, DOI: 10.2307/2656953. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/2656953>. 82
- Assessment, M. E. (2003). *Ecosystems and human well-being: a framework for assessment*. 18
- Aufrère, J., Baumont, R., Delaby, L., Peccatte, J.-R., Andrieu, J., Andrieu, J. P., and Dulphy, J. P. (2007). Prévion de la digestibilité des fourrages par la méthode pepsine-cellulase. Le point sur les équations proposées. *INRAE Productions Animales*, 20(2):129–136. 42
- Aviron, S., Berry, T., Leroy, D., Savary, G., and Alignier, A. (2023). Wild plants in hedgerows and weeds in crop fields are important floral resources for wild flower-visiting insects, independently of the presence of intercrops. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 348:108410, DOI: 10.1016/j.agee.2023.108410. 111
- Baessler, C. and Klotz, S. (2006). Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115(1):43–50, DOI: 10.1016/j.agee.2005.12.007. 8, 112

- Baldock, K. C. R., Goddard, M. A., Hicks, D. M., Kunin, W. E., Mitschunas, N., Osgathorpe, L. M., Potts, S. G., Robertson, K. M., Scott, A. V., Stone, G. N., Vaughan, I. P., and Memmott, J. (2015). Where is the UK's pollinator biodiversity? The importance of urban areas for flower-visiting insects. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1803):20142849, DOI: 10.1098/rspb.2014.2849. [xxiv](#), [84](#)
- Balfour, N. J. and Ratnieks, F. L. W. (2022). The disproportionate value of 'weeds' to pollinators and biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, 59(5):1209–1218, DOI: 10.1111/1365-2664.14132. [24](#), [82](#), [103](#), [113](#), [129](#)
- Barton, K. (2009). MuMIn: multi-model inference. <http://r-forge.r-project.org/projects/mumin/>. [44](#), [122](#)
- Bastianelli, D., Bonnal, L., Barre, P., Nabeneza, S., Salgado, P., and Andueza, D. (2018). Near-infrared spectrometry for the characterization of feed resources. *INRA Productions Animales*, 31(3):237–254. Publisher: Institut National de la Recherche Agronomique. [174](#)
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., and Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using **lme4**. *Journal of Statistical Software*, 67(1), DOI: 10.18637/jss.v067.i01. [44](#), [122](#)
- Baude, M., Kunin, W. E., Boatman, N. D., Conyers, S., Davies, N., Gillespie, M. A. K., Morton, R. D., Smart, S. M., and Memmott, J. (2016). Historical nectar assessment reveals the fall and rise of floral resources in Britain. *Nature*, 530(7588):85–88, DOI: 10.1038/nature16532. [24](#), [89](#), [99](#)
- Baumont, R. (1996). Palatabilité et comportement alimentaire chez les ruminants. *INRAE Productions Animales*, 9(5):349–358, DOI: 10.20870/productions-animales.1996.9.5.4074. Number: 5. [60](#)
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A., and Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific Data*, 5(1):180214, DOI: 10.1038/sdata.2018.214. Number: 1 Publisher: Nature Publishing Group. [7](#)
- Biasi, R., Botti, F., Barbera, G., and Cullotta, S. (2012). THE ROLE OF MEDITERRANEAN FRUIT TREE ORCHARDS AND VINEYARDS IN MAINTAINING THE TRADITIONAL AGRICULTURAL LANDSCAPE. *Acta Horticulturae*, (940):79–88, DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.940.9. [4](#)
- Binckenstein, J., Renoult, J. P., and Schaefer, H. M. (2013). Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands. *Oecologia*, 173(2):461–471, DOI: 10.1007/s00442-013-2627-6. [157](#)

- Blaix, C., Moonen, A. C., Dostatny, D. F., Izquierdo, J., Le Corff, J., Morrison, J., Von Redwitz, C., Schumacher, M., and Westerman, P. R. (2018). Quantification of regulating ecosystem services provided by weeds in annual cropping systems using a systematic map approach. *Weed Research*, 58(3):151–164, DOI: 10.1111/wre.12303. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/wre.12303](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/wre.12303). 18, 36
- Booth, B. D. and Swanton, C. J. (2002). Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science*, 50(1):2–13, DOI: 10.1614/0043-1745(2002)050[0002:AIATAT]2.0.CO;2. 7
- Bopp, M.-c. (2023). *Dynamique spatio-temporelle des communautés d'espèces adventices en réponse aux pratiques de gestion des sols dans les vignobles : une approche fonctionnelle*. These en préparation, Montpellier, SupAgro. 4, 5, 11, 19, 146
- Bopp, M.-C., Fried, G., Metay, A., Bastianelli, D., Bonnal, L., and Kazakou, E. (2022a). Linkages between traits and decomposition of weed communities along a soil management and pedoclimate gradient in Mediterranean vineyards. *Annals of Botany*, 130(4):547–560, DOI: 10.1093/aob/mcac099. 63, 64, 103, 130, 171
- Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., and Fried, G. (2022b). Relative importance of region, seasonality and weed management practice effects on the functional structure of weed communities in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 330:107892, DOI: 10.1016/j.agee.2022.107892. xv, 8, 10, 146, 157, 159
- Bosworth, S. C., Hoveland, C. S., Buchanan, G. A., and Anthony, W. B. (1980). Forage Quality of selected WarmSeason Weed Species ¹. *Agronomy Journal*, 72(6):1050–1054, DOI: 10.2134/agronj1980.00021962007200060044x. 42, 58, 65
- Bourgeois, B., Munoz, F., Fried, G., Mahaut, L., Armengot, L., Denelle, P., Storkey, J., Gaba, S., and Violle, C. (2019). What makes a weed a weed? A large-scale evaluation of arable weeds through a functional lens. *American Journal of Botany*, 106(1):90–100, DOI: 10.1002/ajb2.1213. 13, 37, 61, 82, 99, 103, 113, 147, 149, 155, 159
- Bourgeois, B., Munoz, F., Gaba, S., Denelle, P., Fried, G., Storkey, J., and Violle, C. (2021). Functional biogeography of weeds reveals how anthropogenic management blurs trait–climate relationships. *Journal of Vegetation Science*, 32(2), DOI: 10.1111/jvs.12999. 127, 128
- Bretagnolle, V. and Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3):891–909, DOI: 10.1007/s13593-015-0302-5. 2, 4, 24, 82, 103, 112, 142
- Bruinenberg, M. H., Valk, H., Korevaar, H., and Struik, P. C. (2002). Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: a review: Digestibility of temperate forages from seminatural grasslands. *Grass and Forage*

- Science*, 57(3):292–301, DOI: 10.1046/j.1365-2494.2002.00327.x. 36
- Bumb, I., Garnier, E., Bastianelli, D., Richarte, J., Bonnal, L., and Kazakou, E. (2016). Influence of management regime and harvest date on the forage quality of rangelands plants: the importance of dry matter content. *AoB PLANTS*, 8:plw045, DOI: 10.1093/aobpla/plw045. 22, 37, 38, 60, 61, 62, 152, 171, 175
- Bumb, I., Garnier, E., Coq, S., Nahmani, J., Del Rey Granado, M., Gimenez, O., and Kazakou, E. (2018). Traits determining the digestibility–decomposability relationships in species from Mediterranean rangelands. *Annals of Botany*, 121(3):459–469, DOI: 10.1093/aob/mcx175. 12, 36
- Bunton, G., Trower, Z., Roberts, C., and Bradley, K. W. (2020). Seasonal changes in forage nutritive value of common weeds encountered in Missouri pastures. *Weed Technology*, 34(2):164–171, DOI: 10.1017/wet.2019.89. 36
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. (2004). Multimodel Inference: Understanding AIC and BIC in Model Selection. *Sociological Methods and Research*, 33(2):261–304, DOI: 10.1177/0049124104268644. Publisher: SAGE Publications Inc. 45, 122
- B. Lanuza, J., Rader, R., Stavert, J., Kendall, L. K., Saunders, M. E., and Bartomeus, I. (2023). Covariation among reproductive traits in flowering plants shapes their interactions with pollinators. *Functional Ecology*, pages 1365–2435.14340, DOI: 10.1111/1365-2435.14340. 13, 25, 80, 81, 82, 96, 98, 127, 129, 149, 150, 159, 175, 178
- Cambrea, L., Lafon, C., and Mayoux, L. (2020). En direct des territoires-L’irrigation de la vigne en ex-Languedoc-Roussillon: un potentiel de production maintenu par les économies d’eau. *Sciences Eaux and Territoires*, (34):28–33. 181
- Campbell, D. R. and Halama, K. J. (1993). Resource and Pollen Limitations to Lifetime Seed Production in a Natural Plant Population. *Ecology*, 74(4):1043–1051, DOI: 10.2307/1940474. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.2307/1940474>. 99
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., and Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486(7401):59–67, DOI: 10.1038/nature11148. Number: 7401 Publisher: Nature Publishing Group. 18
- Carpino, S., Licitra, G., and Van Soest, P. (2003). Selection of forage species by dairy cattle on complex Sicilian pasture. *Animal Feed Science and Technology*, 105(1-4):205–214, DOI: 10.1016/S0377-8401(03)00054-3. 60
- Carpio, A. J., Castro, J., and Tortosa, F. S. (2019). Arthropod biodiversity in olive

- groves under two soil management systems: presence versus absence of herbaceous cover crop: Arthropod diversity in olive with two managements. *Agricultural and Forest Entomology*, 21(1):58–68, DOI: 10.1111/afe.12303. [36](#), [65](#), [112](#), [182](#), [185](#)
- Carpio, A. J., Lora, , Martín-Consuegra, E., Sánchez-Cuesta, R., Tortosa, F. S., and Castro, J. (2020). The influence of the soil management systems on aboveground and seed bank weed communities in olive orchards. *Weed Biology and Management*, 20(1):12–23, DOI: 10.1111/wbm.12195. [65](#), [182](#)
- Caruso, C. M., Eisen, K. E., Martin, R. A., and Sletvold, N. (2019). A meta-analysis of the agents of selection on floral traits. *Evolution*, 73(1):4–14, DOI: 10.1111/evo.13639. [80](#), [82](#), [98](#), [103](#)
- Chollet, S., Rambal, S., Fayolle, A., Hubert, D., Foulquié, D., and Garnier, E. (2014). Combined effects of climate, resource availability, and plant traits on biomass produced in a Mediterranean rangeland. *Ecology*, 95(3):737–748, DOI: 10.1890/13-0751.1. [22](#), [37](#), [38](#), [64](#)
- Cleveland, W. S. and Devlin, S. J. (1988). Locally weighted regression: an approach to regression analysis by local fitting. *Journal of the American statistical association*, 83(403):596–610. Publisher: Taylor and Francis. [117](#)
- Cohen, M., Bilodeau, C., Alexandre, F., Godron, M., Andrieu, J., Grésillon, E., Garlatti, F., and Morganti, A. (2015). What is the plant biodiversity in a cultural landscape? A comparative, multi-scale and interdisciplinary study in olive groves and vineyards (Mediterranean France). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 212:175–186, DOI: 10.1016/j.agee.2015.06.023. [4](#), [5](#), [38](#), [65](#), [146](#), [185](#)
- Corbet, S. A., Bee, J., Dasmahapatra, K., Gale, S., Gorringer, E., La Ferla, B., Moorhouse, T., Trevail, A., Van Bergen, Y., and Vorontsova, M. (2001). Native or Exotic? Double or Single? Evaluating Plants for Pollinator-friendly Gardens. *Annals of Botany*, 87(2):219–232, DOI: 10.1006/anbo.2000.1322. [89](#)
- Cruz, P., Theau, J. P. J., Lecloux, E., Jouany, C., and Duru, M. M. (2010). Typologie fonctionnelle de graminées fourragères pérennes: une classification multitraits. *Fourrages*, (201):11–17. [22](#), [65](#)
- Daane, K. M., Hogg, B. N., Wilson, H., and Yokota, G. Y. (2018). Native grass ground covers provide multiple ecosystem services in Californian vineyards. *Journal of Applied Ecology*, 55(5):2473–2483, DOI: 10.1111/1365-2664.13145. [18](#), [65](#), [181](#)
- Dale, V. H. and Polasky, S. (2007). Measures of the effects of agricultural practices on ecosystem services. *Ecological Economics*, 64(2):286–296, DOI: 10.1016/j.ecolecon.2007.05.009. [36](#)
- Damour, G., Navas, M. L., and Garnier, E. (2018). A revised trait-

- based framework for agroecosystems including decision rules. *Journal of Applied Ecology*, 55(1):12–24, DOI: 10.1111/1365-2664.12986. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2664.12986](#). [xvi](#), [19](#), [20](#)
- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., and Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19(10):2873–2893, DOI: 10.1007/s10531-010-9850-9. [61](#)
- Defelice, M. S. (2002). Catchweed Bedstraw or Cleavers, *Galium aparine* L.—A Very “Sticky” Subject. *Weed Technology*, 16(2):467–472, DOI: 10.1614/0890-037X(2002)016[0467:CBOCGA]2.0.CO;2. [60](#)
- Dekker, J. (2003). The foxtail (*Setaria*) species-group. *Weed Science*, 51(5):641–656, DOI: 10.1614/P2002-IR. Publisher: Cambridge University Press. [1](#)
- Demestihias, C., Plénet, D., Génard, M., Raynal, C., and Lescouret, F. (2017). Ecosystem services in orchards. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2):12, DOI: 10.1007/s13593-017-0422-1. [18](#), [36](#)
- Descamps, C., Quinet, M., and Jacquemart, A.-L. (2021). The effects of drought on plant–pollinator interactions: What to expect? *Environmental and Experimental Botany*, 182:104297, DOI: 10.1016/j.envexpbot.2020.104297. [155](#)
- Duru, M. (1997). Leaf and Stem In Vitro Digestibility for Grasses and Dicotyledons of Meadow Plant Communities in Spring. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 74(2):175–185, DOI: 10.1002/(SICI)1097-0010(199706)74:2<175::AID-JSFA787>3.0.CO;2-V. [37](#), [62](#), [152](#)
- Duru, M., Cruz, P., Theau, J. P., Jouany, C., Ansquer, P., Khaled, R. A. H., and Therond, O. (2007). Typologies de prairies riches en espèces en vue d’évaluer leur valeur d’usage: bases agro-écologiques et exemples d’application. page 25. [63](#)
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Joseph Wright, S., Sheremet’ev, S. N., Jactel, H., Baraloto, C., Cerabolini, B., Pierce, S., Shipley, B., Kirkup, D., Casanoves, F., Joswig, J. S., Günther, A., Falczuk, V., Rüger, N., Mahecha, M. D., and Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585):167–171, DOI: 10.1038/nature16489. [7](#), [11](#), [80](#), [81](#), [82](#), [88](#), [102](#)

- Díaz, S., Lavorel, S., McINTYRE, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., and Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing ? a global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2):313–341, DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x. [168](#), [171](#)
- Döring, J., Collins, C., Frisch, M., and Kauer, R. (2019). Organic and Biodynamic Viticulture Affect Biodiversity and Properties of Vine and Wine: A Systematic Quantitative Review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 70(3):221–242, DOI: 10.5344/ajev.2019.18047. Publisher: American Journal of Enology and Viticulture Section: Review Article. [4](#)
- E-Vojtkó, A., Junker, R. R., de Bello, F., and Götzenberger, L. (2022). Floral and reproductive traits are an independent dimension within the plant economic spectrum of temperate central Europe. *New Phytologist*, 236(5):1964–1975. Publisher: Wiley Online Library. [xv](#), [13](#), [14](#), [80](#), [82](#), [102](#), [119](#), [149](#)
- Ebeling, A., Klein, A.-M., Schumacher, J., Weisser, W. W., and Tschardtke, T. (2008). How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos*, 117(12):1808–1815, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2008.16819.x. [15](#)
- Eeraerts, M., Van Den Berge, S., Proesmans, W., Verheyen, K., Smagghe, G., and Meeus, I. (2021). Fruit orchards and woody semi-natural habitat provide complementary resources for pollinators in agricultural landscapes. *Landscape Ecology*, 36(5):1377–1390, DOI: 10.1007/s10980-021-01220-y. [176](#), [178](#)
- Emmerson, M., Morales, M., Oñate, J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tschardtke, T., Weisser, W., Clement, L., and Bengtsson, J. (2016). How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services. In *Advances in Ecological Research*, volume 55, pages 43–97. Elsevier, DOI: 10.1016/bs.aecr.2016.08.005. [3](#)
- Esposito, M., Westbrook, A. S., Maggio, A., Cirillo, V., and DiTommaso, A. (2023). Neutral weed communities: The intersection between crop productivity, biodiversity, and weed ecosystem services. *Weed Science*, pages 1–11. Publisher: Cambridge University Press. [183](#), [185](#)
- E-Vojtkó, A., Bello, F., Durka, W., Kühn, I., and Götzenberger, L. (2020). The neglected importance of floral traits in trait-based plant community assembly. *Journal of Vegetation Science*, 31(4):529–539, DOI: 10.1111/jvs.12877. [13](#), [80](#), [113](#), [155](#)
- Feng, J.-Q., Zhang, F.-P., Huang, J.-L., Hu, H., and Zhang, S.-B. (2021). Allometry Between Vegetative and Reproductive Traits in Orchids. *Frontiers in Plant Science*, 12:728843, DOI: 10.3389/fpls.2021.728843. [82](#)

- Fernández-Mena, H., Frey, H., Celette, F., Garcia, L., Barkaoui, K., Hossard, L., Naulleau, A., Métral, R., Gary, C., and Metay, A. (2021). Spatial and temporal diversity of service plant management strategies across vineyards in the south of France. Analysis through the Coverage Index. *European Journal of Agronomy*, 123:126191, DOI: 10.1016/j.eja.2020.126191. [38](#), [181](#)
- Filazzola, A., Brown, C., Dettlaff, M. A., Batbaatar, A., Grenke, J., Bao, T., Peetoom Heida, I., and Cahill, J. F. (2020). The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: a meta-analysis. *Ecology Letters*, 23(8):1298–1309, DOI: 10.1111/ele.13527. [171](#)
- Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K. A., Cassidy, E. S., Gerber, J. S., Johnston, M., Mueller, N. D., O’Connell, C., Ray, D. K., West, P. C., Balzer, C., Bennett, E. M., Carpenter, S. R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., and Zaks, D. P. M. (2011). Solutions for a cultivated planet. *Nature*, 478(7369):337–342, DOI: 10.1038/nature10452. Number: 7369 Publisher: Nature Publishing Group. [1](#)
- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H. M., and Ebeling, A. (2017). Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos*, 126(7):1020–1030, DOI: 10.1111/oik.03869. [15](#), [16](#), [17](#), [80](#), [81](#), [82](#), [87](#), [99](#), [112](#), [113](#), [148](#), [175](#)
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., and Graves, S. (2012). Package ‘car’. *Vienna: R Foundation for Statistical Computing*, 16. [44](#), [122](#)
- Fried, G., Blanchet, C., Cazenave, L., Bopp, M., Kazakou, E., Metay, A., Christen, M., Alard, D., and Cordeau, S. (2022). Consistent response of weeds according to Grime’s CSR strategies along disturbance and resource gradients in Bordeaux vineyards. *Weed Research*, 62(5):347–359, DOI: 10.1111/wre.12549. [11](#), [13](#), [82](#), [102](#), [103](#), [127](#), [157](#)
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., and Kazakou, E. (2019). Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 275:1–13, DOI: 10.1016/j.agee.2019.01.006. [5](#), [65](#), [144](#), [145](#), [146](#), [182](#)
- Fried, G., Kazakou, E., and Gaba, S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species’ response to management practices. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 158:147–155, DOI: 10.1016/j.agee.2012.06.005. [36](#)
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., and Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1):238–243, DOI: 10.1016/j.biocon.2008.09.029. [3](#), [4](#), [5](#)

- Fried, G., Villers, A., and Porcher, E. (2018). Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 261:33–44, DOI: 10.1016/j.agee.2018.03.021. 155
- Fründ, J., Linsenmair, K. E., and Blüthgen, N. (2010). Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, 119(10):1581–1590, DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18450.x. 15, 103
- Fusté, C. L. M., Trullás, E. A., Rovai, M., Vidal, L. G., Salama, A. A. K., Gustems, C. D., and López, Y. G. C. (2014). CREACIÓN Y PERSISTENCIA DE LA AVERSIÓN CONDICIONADA A HOJAS DE VID EN OVINO. APLICACIÓN AL PASTOREO DE VIÑEDOS EN PRIMAVERA. page 8. 21
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., and 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, DOI: 10.1007/s13593-013-0166-5. 37, 63
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemain, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., and Reboud, X. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research*, 57(3):123–147, DOI: 10.1111/wre.12245. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/wre.12245>. 6
- Gallagher, M. K. and Campbell, D. R. (2017). Shifts in water availability mediate plant–pollinator interactions. *New Phytologist*, 215(2):792–802, DOI: 10.1111/nph.14602. 16, 81
- Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., and Metay, A. (2018). Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 251:158–170, DOI: 10.1016/j.agee.2017.09.030. 18, 36, 182, 183
- García-Ruiz, J. M. (2010). The effects of land uses on soil erosion in Spain: A review. *CATENA*, 81(1):1–11, DOI: 10.1016/j.catena.2010.01.001. 18
- Gardarin, A., Garnier, , Carrère, P., Cruz, P., Andueza, D., Bonis, A., Colace, M.-P., Dumont, B., Duru, M., Farruggia, A., Gaucherand, S., Grigulis, K., Kernéis, , Lavorel, S., Louault, F., Loucougaray, G., Mesléard, F., Yavercovski, N., and Kazakou, E. (2014). Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 51(5):1207–1217, DOI: 10.1111/1365-2664.12293. 22, 37, 38, 62, 63, 64, 159
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G.,

- Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., and Toussaint, J.-P. (2004). PLANT FUNCTIONAL MARKERS CAPTURE ECOSYSTEM PROPERTIES DURING SECONDARY SUCCESSION. *Ecology*, 85(9):2630–2637, DOI: 10.1890/03-0799. 6, 44, 119
- Garnier, E. and Navas, M. L. (2011). Assessing the functional role of plant diversity in grasslands: a trait-based approach. *Grassland productivity and ecosystem services*, pages 138–147, DOI: 10.1079/9781845938093.0138. 22
- Garnier, E. and Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2):365–399, DOI: 10.1007/s13593-011-0036-y. 171
- Garnier, E., Vile, D., Roumet, C., Lavorel, S., Grigulis, K., Navas, M.-L., and Lloret, F. (2019). Inter- and intra-specific trait shifts among sites differing in drought conditions at the north western edge of the Mediterranean Region. *Flora*, 254:147–160, DOI: 10.1016/j.flora.2018.07.009. 8, 37, 38, 61, 64
- Genty, L., Kazakou, E., Metay, A., Bastianelli, D., Bopp, M.-C., and Barkaoui, K. (2023a). Promising weeds forage potential in perennial Mediterranean agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 347:108388, DOI: 10.1016/j.agee.2023.108388. 83, 103, 116, 117
- Genty, L., Kazakou, E., Metay, A., Baude, M., Gardarin, A., Michelot-Antalik, A., Sotillo, A., Leroy, A., Crouzet, J., and Barkaoui, K. (2023b). Weed flower dilemma: competitiveness with few costly flowers or ruderality with numerous cheap flowers? preprint, Preprints, DOI: 10.22541/au.168484520.05165172/v1. 113, 114, 119, 129
- Giffard, B., Winter, S., Guidoni, S., Nicolai, A., Castaldini, M., Cluzeau, D., Coll, P., Cortet, J., Le Cadre, E., d’Errico, G., Forneck, A., Gagnarli, E., Griesser, M., Guernion, M., Lagomarsino, A., Landi, S., Bissonnais, Y. L., Mania, E., Mocali, S., Preda, C., Priori, S., Reineke, A., Rusch, A., Schroers, H.-J., Simoni, S., Steiner, M., Temneanu, E., Bacher, S., Costantini, E. A. C., Zaller, J., and Leyer, I. (2022). Vineyard Management and Its Impacts on Soil Biodiversity, Functions, and Ecosystem Services. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10:850272, DOI: 10.3389/fevo.2022.850272. 18, 142
- Gonçalves, P., Nóbrega, L., Monteiro, A., Pedreiras, P., Rodrigues, P., and Esteves, F. (2021). SheepIT, an E-Shepherd System for Weed Control in Vineyards: Experimental Results and Lessons Learned. *Animals*, 11(9):2625. Publisher: MDPI. 21
- Goulnik, J., Plantureux, S., Dajoz, I., and Michelot-Antalik, A. (2021). Using Matching Traits to Study the Impacts of Land-Use Intensification on Plant–Pollinator Interactions in European Grasslands: A Review. *Insects*, 12(8):680, DOI:

- 10.3390/insects12080680. [100](#), [103](#)
- Goulnik, J., Plantureux, S., Théry, M., Baude, M., Delattre, M., van Reeth, C., Villerd, J., and Michelot-Antalik, A. (2020). Floral trait functional diversity is related to soil characteristics and positively influences pollination function in semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 301:107033, DOI: 10.1016/j.agee.2020.107033. [16](#), [17](#), [82](#), [88](#), [101](#), [113](#)
- Goulson, D., Nicholls, E., Botías, C., and Rotheray, E. L. (2015). Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science*, 347(6229):1255957. Publisher: American Association for the Advancement of Science. [111](#)
- Griesser, M., Steiner, M., Pingel, M., Uzman, D., Preda, C., Giffard, B., Tolle, P., Memedemin, D., Forneck, A., Reineke, A., Leyer, I., and Bacher, S. (2022). General trends of different inter-row vegetation management affecting vine vigor and grape quality across European vineyards. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 338:108073, DOI: 10.1016/j.agee.2022.108073. [181](#)
- Grime, J. P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250(5461):26–31. Publisher: Nature Publishing Group. [10](#), [37](#), [63](#), [102](#), [127](#)
- Guerra, J. G., Cabello, F., Fernández-Quintanilla, C., Peña, J. M., and Dorado, J. (2022). How weed management influence plant community composition, taxonomic diversity and crop yield: A long-term study in a Mediterranean vineyard. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 326:107816, DOI: 10.1016/j.agee.2021.107816. [8](#), [13](#), [130](#), [181](#), [185](#)
- Guilpart, N., Metay, A., and Gary, C. (2014). Grapevine bud fertility and number of berries per bunch are determined by water and nitrogen stress around flowering in the previous year. *European Journal of Agronomy*, 54:9–20, DOI: 10.1016/j.eja.2013.11.002. [181](#)
- Gómez, J. A., Campos, M., Guzmán, G., Castillo-Llanque, F., Vanwallegem, T., Lora, , and Giráldez, J. V. (2018). Soil erosion control, plant diversity, and arthropod communities under heterogeneous cover crops in an olive orchard. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(2):977–989, DOI: 10.1007/s11356-016-8339-9. [65](#)
- Gómez, J. A., Llewellyn, C., Basch, G., Sutton, P. B., Dyson, J. S., and Jones, C. A. (2011). The effects of cover crops and conventional tillage on soil and runoff loss in vineyards and olive groves in several Mediterranean countries: Runoff, soil and nutrient losses in olives and vines. *Soil Use and Management*, 27(4):502–514, DOI: 10.1111/j.1475-2743.2011.00367.x. [18](#)

- Haaland, C., Naisbit, R. E., and Bersier, L.-F. (2011). Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity*, 4(1):60–80, DOI: 10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1752-4598.2010.00098.x). 24
- Haines-Young, R. and Potschin, M. (2010). The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. *Ecosystem Ecology: a new synthesis*, 1:110–139. Publisher: Cambridge University Press Cambridge, UK. 18
- Haines-Young, R., Potschin, M., and Kienast, F. (2012). Indicators of ecosystem service potential at European scales: mapping marginal changes and trade-offs. *Ecological Indicators*, 21:39–53. Publisher: Elsevier. 177
- Hall, R. M., Penke, N., Kriechbaum, M., Kratschmer, S., Jung, V., Chollet, S., Guernion, M., Nicolai, A., Burel, F., Fertil, A., Lora, , Sánchez-Cuesta, R., Guzmán, G., Gómez, J., Popescu, D., Hoble, A., Bunea, C.-I., Zaller, J. G., and Winter, S. (2020). Vegetation management intensity and landscape diversity alter plant species richness, functional traits and community composition across European vineyards. *Agricultural Systems*, 177:102706, DOI: 10.1016/j.agry.2019.102706. xv, 8, 10
- Hatt, S., Uytendroek, R., Lopes, T., Mouchon, P., Osawa, N., Piqueray, J., Monty, A., and Francis, F. (2019). Identification of flower functional traits affecting abundance of generalist predators in perennial multiple species wildflower strips. *Arthropod-Plant Interactions*, 13(1):127–137, DOI: 10.1007/s11829-018-9652-7. 17, 81, 112, 175
- Hegland, S. J. and Boeke, L. (2006). Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology*, 31(5):532–538, DOI: 10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1365-2311.2006.00812.x). 113, 175
- Hegland, S. J. and Totland, (2005). Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in a temperate grassland. *Oecologia*, 145(4):586–594, DOI: 10.1007/s00442-005-0165-6. 15, 16, 80, 82, 87, 99, 112, 175
- Hernández-Villa, V., Vibrans, H., Uscanga-Mortera, E., and Aguirre-Jaimes, A. (2020). Floral visitors and pollinator dependence are related to floral display size and plant height in native weeds of central Mexico. *Flora*, 262:151505, DOI: 10.1016/j.flora.2019.151505. 82, 98, 113
- Herrero-Jáuregui, C. and Oesterheld, M. (2018). Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos*, 127(6):757–766, DOI: 10.1111/oik.04893. 168, 171
- Hicks, D. M., Ouvrard, P., Baldock, K. C. R., Baude, M., Goddard, M. A., Kunin, W. E.,

- Mitschunas, N., Memmott, J., Morse, H., Nikolitsi, M., Osgathorpe, L. M., Potts, S. G., Robertson, K. M., Scott, A. V., Sinclair, F., Westbury, D. B., and Stone, G. N. (2016). Food for Pollinators: Quantifying the Nectar and Pollen Resources of Urban Flower Meadows. *PLOS ONE*, 11(6):e0158117, DOI: 10.1371/journal.pone.0158117. 101
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., and Hijmans, M. R. J. (2017). Package ‘dismo’. *Circles*, 9(1):1–68. 40, 117
- Irwin, R. E., Adler, L. S., and Brody, A. K. (2004). THE DUAL ROLE OF FLORAL TRAITS: POLLINATOR ATTRACTION AND PLANT DEFENSE. *Ecology*, 85(6):1503–1511, DOI: 10.1890/03-0390. 101
- Jager, M. M., Richardson, S. J., Bellingham, P. J., Clearwater, M. J., and Laughlin, D. C. (2015). Soil fertility induces coordinated responses of multiple independent functional traits. *Journal of Ecology*, 103(2):374–385, DOI: 10.1111/1365-2745.12366. 63
- Jauzein, P. (2001). Biodiversité des champs cultivés: l’enrichissement floristique. *Les Dossiers de l’environnement de l’INRA*, (21):43–64. 2, 5
- Jauzein, P. (2020). Quelle biodiversité dans les champs cultivés ? *Sesame*, 8(2):58–59. Publisher: Mission Agrobiosciences-INRAE. 3, 4
- Jiménez-Alfaro, B., Frischie, S., Stolz, J., and Gálvez-Ramírez, C. (2020). Native plants for greening Mediterranean agroecosystems. *Nature Plants*, 6(3):209–214, DOI: 10.1038/s41477-020-0617-3. 24
- Jin, Y. and Qian, H. (2019). V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography*, 42(8):1353–1359, DOI: 10.1111/ecog.04434. 89
- Jin, Y. and Qian, H. (2022). V.PhyloMaker2: An updated and enlarged R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Plant Diversity*, 44(4):335–339, DOI: 10.1016/j.pld.2022.05.005. 89
- Jombart, T., Balloux, F., and Dray, S. (2010). adephylo: new tools for investigating the phylogenetic signal in biological traits. *Bioinformatics*, 26(15):1907–1909, DOI: 10.1093/bioinformatics/btq292. 89
- Jombart, T., Dray, S., and Dray, M. S. (2017). Package ‘adephylo’. URL <https://cran.r-project.org/web/packages/adephylo/index.html>. 89
- Josse, J. and Husson, F. (2016). missMDA: A Package for Handling Missing Values in Multivariate Data Analysis. *Journal of Statistical Software*, 70:1–31, DOI: 10.18637/jss.v070.i01. 90
- José-María, L., Armengot, L., Blanco-Moreno, J. M., Bassa, M., and Sans, F. X. (2010). Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields: Agriculture intensity and plant diversity. *Journal of Applied Ecology*, 47(4):832–

- 840, DOI: 10.1111/j.1365-2664.2010.01822.x. [3](#)
- Judd, C., Korányi, D., Zaller, J. G., and Batáry, P. (2023). Floral resources and ground covers promote natural enemies but not pest insects in apple orchards: A global meta-analysis. *Science of The Total Environment*, 903:166139, DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.166139. [183](#)
- Junker, R. R., Blüthgen, N., and Keller, A. (2015). Functional and phylogenetic diversity of plant communities differently affect the structure of flower-visitor interactions and reveal convergences in floral traits. *Evolutionary Ecology*, 29(3):437–450, DOI: 10.1007/s10682-014-9747-2. [17](#), [98](#), [100](#), [175](#)
- Junker, R. R. and Parachnowitsch, A. L. (2015). Working Towards a Holistic View on Flower Traits—How Floral Scents Mediate Plant–Animal Interactions in Concert with Other Floral Characters. 95:26. [80](#), [82](#)
- Kantsa, A., Raguso, R. A., Dyer, A. G., Sgardelis, S. P., Olesen, J. M., and Petanidou, T. (2017). Community-wide integration of floral colour and scent in a Mediterranean scrubland. *Nature Ecology and Evolution*, 1(10):1502–1510, DOI: 10.1038/s41559-017-0298-0. [98](#)
- Kavvadias, V. and Koubouris, G. (2019). Sustainable Soil Management Practices in Olive Groves. In Panpatte, D. G. and Jhala, Y. K., editors, *Soil Fertility Management for Sustainable Development*, pages 167–188. Springer Singapore, Singapore, DOI: 10.1007/978-981-13-5904-0_8. [130](#)
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., and Metay, A. (2016). A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Botany Letters*, 163(4):373–388, DOI: 10.1080/23818107.2016.1232205. [xv](#), [6](#), [8](#), [10](#), [11](#), [37](#), [63](#), [65](#), [103](#), [112](#), [146](#), [157](#), [169](#), [183](#)
- KAZI TANI, C. (2014). Les plantes dangereuses pour le bétail. Une première synthèse pour la flore d’Algérie. *Les plantes dangereuses pour le bétail. Une première synthèse pour la flore d’Algérie*, (217):105–114. Num Pages: 10 Place: Versailles Publisher: Association française pour la production fourragère. [60](#), [62](#), [174](#)
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of vegetation science*, 3(2):157–164. Publisher: Wiley Online Library. [7](#)
- Kelch, W. J., Kerr, L. A., Adair, H. S., and Boyd, G. D. (1992). Suspected buttercup (*Ranunculus bulbosus*) toxicosis with secondary photosensitization in a Charolais heifer. *Veterinary and human toxicology*, 34(3):238–239. [174](#)
- Kowalska, J., Antkowiak, M., and Sienkiewicz, P. (2022). Flower Strips and Their

- Ecological Multifunctionality in Agricultural Fields. *Agriculture*, 12(9):1470, DOI: 10.3390/agriculture12091470. Number: 9 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute. [24](#)
- Kratschmer, S., Pachinger, B., Gaigher, R., Pryke, J. S., van Schalkwyk, J., Samways, M. J., Melin, A., Kehinde, T., Zaller, J. G., and Winter, S. (2021). Enhancing flowering plant functional richness improves wild bee diversity in vineyard inter-rows in different floral kingdoms. *Ecology and Evolution*, 11(12):7927–7945, DOI: 10.1002/ece3.7623. [82](#)
- Kratschmer, S., Pachinger, B., Schwantzer, M., Paredes, D., Guernion, M., Burel, F., Nicolai, A., Strauss, P., Bauer, T., Kriechbaum, M., Zaller, J. G., and Winter, S. (2018). Tillage intensity or landscape features: What matters most for wild bee diversity in vineyards? *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 266:142–152, DOI: 10.1016/j.agee.2018.07.018. [65](#), [176](#), [178](#), [182](#)
- Kratschmer, S., Pachinger, B., Schwantzer, M., Paredes, D., Guzmán, G., Gómez, J. A., Entrenas, J. A., Guernion, M., Burel, F., Nicolai, A., Fertil, A., Popescu, D., Macavei, L., Hoble, A., Bunea, C., Kriechbaum, M., Zaller, J. G., and Winter, S. (2019). Response of wild bee diversity, abundance, and functional traits to vineyard inter-row management intensity and landscape diversity across Europe. *Ecology and Evolution*, 9(7):4103–4115, DOI: 10.1002/ece3.5039. [98](#), [112](#), [113](#), [142](#), [172](#), [175](#)
- Kuppler, J., Neumüller, U., Mayr, A. V., Hopfenmüller, S., Weiss, K., Prosi, R., Schanowski, A., Schwenninger, H.-R., Ayasse, M., and Burger, H. (2023). Favourite plants of wild bees. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 342:108266. Publisher: Elsevier. [24](#), [25](#), [113](#), [129](#)
- Kuppler, J., Wieland, J., Junker, R. R., and Ayasse, M. (2021). Drought-induced reduction in flower size and abundance correlates with reduced flower visits by bumble bees. *AoB PLANTS*, 13(1):plab001, DOI: 10.1093/aobpla/plab001. [113](#), [128](#)
- Lambrecht, S. C. and Dawson, T. E. (2007). Correlated variation of floral and leaf traits along a moisture availability gradient. *Oecologia*, 151(4):574–583, DOI: 10.1007/s00442-006-0617-7. [82](#), [102](#)
- Larson, J. E. and Funk, J. L. (2016). Regeneration: an overlooked aspect of trait-based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104(5):1284–1298, DOI: 10.1111/1365-2745.12613. [99](#)
- Lavorel, S. and Garnier, (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5):545–556. Publisher: Wiley Online Library. [6](#)
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R. D., de Bello, F., Berg, M. P., Le Roux, X., Moretti,

- M., Mulder, C., Pakeman, R. J., Díaz, S., and Harrington, R. (2013). A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, 24(5):942–948, DOI: 10.1111/jvs.12083. [5](#)
- Lazcano, C., Gonzalez-Maldonado, N., Yao, E. H., Wong, C. T., Merrilees, J. J., Falcone, M., Peterson, J. D., Casassa, L. F., and Decock, C. (2022). Sheep grazing as a strategy to manage cover crops in Mediterranean vineyards: Short-term effects on soil C, N and greenhouse gas (N₂O, CH₄, CO₂) emissions. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 327:107825, DOI: 10.1016/j.agee.2021.107825. [36](#), [65](#), [142](#)
- Lefcheck, J. S. (2016). `piecewiseSEM`: Piecewise structural equation modelling in `r` for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(5):573–579, DOI: 10.1111/2041-210X.12512. [44](#), [122](#)
- Lefcheck, J. S., Byrnes, J. E., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J. N., Eisenhauer, N., Hensel, M. J., Hector, A., Cardinale, B. J., and Duffy, J. E. (2015). Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature communications*, 6(1):1–7. Publisher: Nature Publishing Group. [112](#)
- Lehman, C. L. and Tilman, D. (2000). Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist*, 156(5):534–552. Publisher: The University of Chicago Press. [113](#)
- Lundin, O., Ward, K. L., and Williams, N. M. (2019). Identifying native plants for coordinated habitat management of arthropod pollinators, herbivores and natural enemies. *Journal of Applied Ecology*, 56(3):665–676, DOI: 10.1111/1365-2664.13304. [15](#), [82](#), [87](#), [99](#), [125](#), [148](#)
- Lázaro, A., Jakobsson, A., and Totland, (2013). How do pollinator visitation rate and seed set relate to species' floral traits and community context? *Oecologia*, 173(3):881–893, DOI: 10.1007/s00442-013-2652-5. [15](#), [17](#), [87](#), [99](#), [175](#)
- Lê, S., Josse, J., and Husson, F. (2008). **FactoMineR** : An *R* Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1), DOI: 10.18637/jss.v025.i01. [44](#), [122](#)
- MacLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., and Dehnen-Schmutz, K. (2020). An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 40(4):24, DOI: 10.1007/s13593-020-00631-6. [xv](#), [7](#), [11](#), [12](#), [102](#), [185](#)
- Mahaut, L., Cheptou, P.-O., Fried, G., Munoz, F., Storkey, J., Vasseur, F., Violle, C., and Bretagnolle, F. (2020). Weeds: Against the Rules? *Trends in Plant Science*,

- 25(11):1107–1116, DOI: 10.1016/j.tplants.2020.05.013. [37](#), [82](#)
- Marten, G. C. and Andersen, R. N. (1975). Forage Nutritive Value and Palatability of 12 Common Annual Weeds ¹. *Crop Science*, 15(6):821–827, DOI: 10.2135/cropsci1975.0011183X001500060024x. [36](#)
- Marten, G. C., Sheaffer, C. C., and Wyse, D. L. (1987). Forage nutritive value and palatability of perennial weeds. *Agronomy Journal*, 79(6):980–986. Publisher: Wiley Online Library. [36](#)
- Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Lendínez, S., Pérez, A. J., Ruiz-Valenzuela, L., and Rey, P. J. (2019). Interacting effects of landscape and management on plant–solitary bee networks in olive orchards. *Functional Ecology*, 33(12):2316–2326, DOI: 10.1111/1365-2435.13465. [142](#), [175](#)
- Massaccesi, L., Cartoni Mancinelli, A., Mattioli, S., De Feudis, M., Castellini, C., Dal Bosco, A., Marongiu, M. L., and Agnelli, A. (2019). Geese reared in vineyard: soil, grass and animals interaction. *Animals*, 9(4):179. Publisher: MDPI. [21](#)
- Mazoyer, M. and Roudart, L. (2017). *Histoire des agricultures du monde. Du néolithique à la crise contemporaine*. Média Diffusion. [3](#)
- Merfield, C. N. (2022). Redefining weeds for the post-herbicide era. *Weed Research*, 62(4):263–267, DOI: 10.1111/wre.12544. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/wre.12544](#). [2](#)
- Meyer, C. (2023). Dictionnaire des Sciences Animales. [22](#), [174](#)
- Meyer, S., Wesche, K., Krause, B., and 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, DOI: 10.1111/ddi.12102. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ddi.12102](#). [xv](#), [3](#), [4](#), [5](#), [8](#), [112](#)
- Mhazo, N., Chivenge, P., and Chaplot, V. (2016). Tillage impact on soil erosion by water: Discrepancies due to climate and soil characteristics. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 230:231–241, DOI: 10.1016/j.agee.2016.04.033. [185](#)
- Michaels, J., Batzer, E., Harrison, S., and Eviner, V. T. (2021). Grazing affects vegetation diversity and heterogeneity in California vernal pools. *Ecology*, 102(4), DOI: 10.1002/ecy.3295. [168](#), [171](#)
- Moreira, X., Castagnyrol, B., Abdala-Roberts, L., and Traveset, A. (2019). A meta-analysis of herbivore effects on plant attractiveness to pollinators. *Ecology*, page e02707, DOI: 10.1002/ecy.2707. [168](#), [171](#)
- Morugán-Coronado, A., Linares, C., Gómez-López, M. D., Faz, , and Zornoza, R. (2020). The impact of intercropping, tillage and fertilizer type on soil and crop yield in fruit orchards under Mediterranean conditions: A meta-analysis of field studies. *Agricultural*

- Systems*, 178:102736, DOI: 10.1016/j.agsy.2019.102736. [181](#), [182](#)
- Nakagawa, S. and Schielzeth, H. (2013). A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in ecology and evolution*, 4(2):133–142. Publisher: Wiley Online Library. [45](#), [122](#)
- Nascimbene, J., Marini, L., and Paoletti, M. G. (2012). Organic Farming Benefits Local Plant Diversity in Vineyard Farms Located in Intensive Agricultural Landscapes. *Environmental Management*, 49(5):1054–1060, DOI: 10.1007/s00267-012-9834-5. [142](#)
- Nicholls, C. I. and Altieri, M. A. (2013). Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(2):257–274, DOI: 10.1007/s13593-012-0092-y. [103](#)
- Niles, M. T., Garrett, R. D., and Walsh, D. (2018). Ecological and economic benefits of integrating sheep into viticulture production. *Agronomy for Sustainable Development*, 38(1):1, DOI: 10.1007/s13593-017-0478-y. [19](#), [21](#), [36](#), [65](#), [66](#), [142](#), [167](#)
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, B., Stevens, M. H. H., Oksanen, M. J., and Suggests, M. (2007). The vegan package. *Community ecology package*, 10(631-637):719. [122](#)
- Ordoñez, J. C., van Bodegom, P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B., and Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2):137–149, DOI: 10.1111/j.1466-8238.2008.00441.x. [63](#)
- Ortiz, P. L., Fernández-Díaz, P., Pareja, D., Escudero, M., and Arista, M. (2021). Do visual traits honestly signal floral rewards at community level? *Functional Ecology*, 35(2):369–383, DOI: 10.1111/1365-2435.13709. [80](#)
- Paiola, A., Assandri, G., Brambilla, M., Zottini, M., Pedrini, P., and Nascimbene, J. (2020). Exploring the potential of vineyards for biodiversity conservation and delivery of biodiversity-mediated ecosystem services: A global-scale systematic review. *Science of The Total Environment*, 706:135839, DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.135839. [18](#), [36](#)
- Parachnowitsch, A. L., Manson, J. S., and Sletvold, N. (2019). Evolutionary ecology of nectar. *Annals of Botany*, 123(2):247–261, DOI: 10.1093/aob/mcy132. [81](#), [86](#), [101](#)
- Patiny, S. (2011). *Evolution of plant-pollinator relationships*, volume 81. Cambridge University Press. [15](#)
- Paut, R., Dufils, A., Derbez, F., Dossin, A.-L., and Penvern, S. (2021). Orchard Grazing in France: Multiple Forms of Fruit Tree–Livestock Integration in Line with Farmers’ Objectives and Constraints. *Forests*, 12(10):1339, DOI: 10.3390/f12101339. Number:

- 10 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute. [19](#), [21](#)
- Pavoine, S., Ollier, S., Pontier, D., and Chessel, D. (2008). Testing for phylogenetic signal in phenotypic traits: New matrices of phylogenetic proximities. *Theoretical Population Biology*, 73(1):79–91, DOI: [10.1016/j.tpb.2007.10.001](#). [89](#)
- Pelletier, L. and McNeil, J. N. (2003). The Effect of Food Supplementation on Reproductive Success in Bumblebee Field Colonies. *Oikos*, 103(3):688–694. Publisher: [Nordic Society Oikos, Wiley]. [129](#)
- Pernal, S. F. and Currie, R. W. (2001). The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(1):53–68, DOI: [10.1007/s002650100412](#). [99](#), [101](#)
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., Buffa, G., Nyakunga, O. C., Reich, P. B., Caccianiga, M., Mangili, F., Ceriani, R. M., Luzzaro, A., Brusa, G., Siefert, A., Barbosa, N. P. U., Chapin, F. S., Cornwell, W. K., Fang, J., Fernandes, G. W., Garnier, E., Le Stradic, S., Peñuelas, J., Melo, F. P. L., Slaviero, A., Tabarelli, M., and Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes worldwide. *Functional Ecology*, 31(2):444–457, DOI: [10.1111/1365-2435.12722](#). [xv](#), [xxiv](#), [12](#), [88](#), [90](#), [95](#), [102](#), [107](#), [146](#)
- Piseddu, F., Bellocchi, G., and Picon-Cochard, C. (2021). Mowing and warming effects on grassland species richness and harvested biomass: meta-analyses. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(6):74, DOI: [10.1007/s13593-021-00722-y](#). [130](#)
- Pittarello, M., Lonati, M., Ravetto Enri, S., and Lombardi, G. (2020). Environmental factors and management intensity affect in different ways plant diversity and pastoral value of alpine pastures. *Ecological Indicators*, 115:106429, DOI: [10.1016/j.ecolind.2020.106429](#). [130](#)
- Poinas, I. (2023). *Impact des pratiques agricoles sur la dynamique spatio-temporelle des communautés de plantes et de coléoptères des bords de champs : approches fonctionnelles et multi-échelles*. PhD thesis. [127](#)
- Poinas, I., Fried, G., Henckel, L., and Meynard, C. N. (2023a). Spatial scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities. DOI: [10.1101/2023.03.02.530797](#). Pages: 2023.03.02.530797 Section: New Results. [146](#)
- Poinas, I., Meynard, C. N., and Fried, G. (2023b). Functional trade-offs: exploring the effects of climate change and agricultural practices as drivers of field margin plant

- communities. DOI: 10.1101/2023.03.03.530956. Pages: 2023.03.03.530956 Section: New Results. [4](#), [11](#), [146](#)
- Pontes, L. D. S., Soussana, J.-F., Louault, F., Andueza, D., and Carrère, P. (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21(5):844–853, DOI: 10.1111/j.1365-2435.2007.01316.x. [22](#), [36](#), [37](#), [61](#), [63](#), [114](#)
- Poorter, H. and De Jong, R. O. B. (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *The New Phytologist*, 143(1):163–176. Publisher: Cambridge University Press. [22](#)
- Poorter, H., Niinemets, , Poorter, L., Wright, I. J., and Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3):565–588, DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>. [88](#)
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., and Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(6):345–353, DOI: 10.1016/j.tree.2010.01.007. [4](#), [111](#), [112](#), [148](#), [169](#)
- Pywell, R. F., Meek, W. R., Carvell, C., Hulmes, L., and Nowakowski, M. (2007). The Buzz project: biodiversity enhancement on arable land under the new agri-environment schemes. Publisher: Association of Applied Biologists. [24](#)
- Pérez, E., de Vega, A., Delgado, I., and Pueyo, Y. (2009). Weed selection by sheep grazing dryland lucerne. (85):7. [60](#), [174](#)
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J. G., Thompson, K., Morgan, H. D., ter Steege, H., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V., Conti, G., Staver, A. C., Aquino, S., and Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3):167, DOI: 10.1071/BT12225. [13](#), [41](#), [88](#)
- Qasem, J. R. (2007). Allelopathic activity of white rocket [*Diploaxis erucoides* (L.) DC.]. *Allelopathy: new concepts and methodology*. Science Publishers, Enfield, NH, USA, pages 139–164. [60](#)
- Ramos, M. E., Robles, A. B., Sánchez-Navarro, A., and González-Rebollar, J. L. (2011). Soil responses to different management practices in rainfed orchards in semiarid environments. *Soil and Tillage Research*, 112(1):85–91, DOI:

- 10.1016/j.still.2010.11.007. 185
- Rapidel, B., Ripoche, A., Allinne, C., Metay, A., Deheuvels, O., Lamanda, N., Blazy, J.-M., Valdés-Gómez, H., and Gary, C. (2015). Analysis of ecosystem services trade-offs to design agroecosystems with perennial crops. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(4):1373–1390, DOI: 10.1007/s13593-015-0317-y. 183
- Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., and Bretagnolle, V. (2015). Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*, 25(4):881–890, DOI: 10.1890/14-1011.1. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1890/14-1011.1>. 25
- Revelle, W. R. (2017). psych: Procedures for personality and psychological research. 90
- Rezgui, F., Yahmed, J. B., and Leauthaud, C. (2023). Quelle agroforesterie dans les oliveraies de Tunisie ? Analyse des associations de cultures pratiquées et des perceptions des agriculteurs. *Cahiers Agricultures*, 32:24, DOI: 10.1051/cagri/2023017. Publisher: EDP Sciences. 180
- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H. P., and Walter, T. (2015). Reviewing change in the arable flora of Europe: a meta-analysis. *Weed Research*, 55(1):1–13, DOI: 10.1111/wre.12123. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/wre.12123>. 3, 112
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., and Bockstaller, C. (2014). A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecological Indicators*, 45:320–331, DOI: 10.1016/j.ecolind.2014.03.022. 87
- Rigal, S., Dakos, V., Alonso, H., Auniņš, A., Benkő, Z., Brotons, L., Chodkiewicz, T., Chylarecki, P., de Carli, E., del Moral, J. C., Domşa, C., Escandell, V., Fontaine, B., Foppen, R., Gregory, R., Harris, S., Herrando, S., Husby, M., Ieronymidou, C., Jiguet, F., Kennedy, J., Klvaňová, A., Kmecl, P., Kuczyński, L., Kurlavičius, P., Kålås, J. A., Lehikoinen, A., Lindström, , Lorrillière, R., Moshøj, C., Nellis, R., Noble, D., Eskildsen, D. P., Paquet, J.-Y., Péliissié, M., Pladevall, C., Portolou, D., Reif, J., Schmid, H., Seaman, B., Szabo, Z. D., Szép, T., Florenzano, G. T., Teufelbauer, N., Trautmann, S., van Turnhout, C., Vermouzek, Z., Vikstrøm, T., Voříšek, P., Weiserbs, A., and Devictor, V. (2023). Farmland practices are driving bird population decline across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(21):e2216573120, DOI: 10.1073/pnas.2216573120. Publisher: Proceedings of the National Academy of Sciences. 4
- Riva, E. G. d. l., Olmo, M., Poorter, H., Ubera, J. L., and Villar, R. (2016). Leaf Mass per Area (LMA) and Its Relationship with Leaf Structure and Anatomy in

- 34 Mediterranean Woody Species along a Water Availability Gradient. *PLOS ONE*, 11(2):e0148788, DOI: 10.1371/journal.pone.0148788. Publisher: Public Library of Science. [xv](#), [9](#)
- Roddy, A., Guilliams, M., Fine, P., Mambelli, S., Dawson, T., and Simonin, K. (2023). Flowers are leakier than leaves but cheaper to build. *bioRxiv*, pages 2023–04. Publisher: Cold Spring Harbor Laboratory. [113](#)
- Roddy, A. B., Brodersen, C. R., and Dawson, T. E. (2016). Hydraulic conductance and the maintenance of water balance in flowers. *Plant, Cell and Environment*, 39(10):2123–2132, DOI: 10.1111/pce.12761. [_eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/pce.12761](#). [81](#)
- Roddy, A. B., Martínez-Perez, C., Teixido, A. L., Cornelissen, T. G., Olson, M. E., Oliveira, R. S., and Silveira, F. A. O. (2021). Towards the flower economics spectrum. *New Phytologist*, 229(2):665–672, DOI: 10.1111/nph.16823. [13](#), [14](#), [15](#), [80](#), [81](#), [85](#), [98](#), [100](#), [101](#), [102](#)
- Rotchés-Ribalta, R., Marull, J., and Pino, J. (2023). Organic farming increases functional diversity and ecosystem service provision of spontaneous vegetation in Mediterranean vineyards. *Ecological Indicators*, 147:110023, DOI: 10.1016/j.ecolind.2023.110023. [18](#), [113](#), [157](#), [176](#)
- Roulston, T. H. and Goodell, K. (2011). The role of resources and risks in regulating wild bee populations. *Annual review of entomology*, 56:293–312. Publisher: Annual Reviews. [111](#)
- Roumet, C., Birouste, M., Picon-Cochard, C., Ghestem, M., Osman, N., Vrignon-Brenas, S., Cao, K., and Stokes, A. (2016). Root structure–function relationships in 74 species: evidence of a root economics spectrum related to carbon economy. *New Phytologist*, 210(3):815–826, DOI: 10.1111/nph.13828. [13](#), [81](#)
- Rowe, L., Gibson, D., Bahlai, C. A., Gibbs, J., Landis, D. A., and Isaacs, R. (2020). Flower traits associated with the visitation patterns of bees. *Oecologia*, 193(2):511–522, DOI: 10.1007/s00442-020-04674-0. [15](#), [16](#), [80](#), [82](#), [87](#), [98](#), [99](#), [101](#), [112](#), [113](#), [125](#), [148](#), [175](#)
- Rundlöf, M., Persson, A. S., Smith, H. G., and Bommarco, R. (2014). Late-season mass-flowering red clover increases bumble bee queen and male densities. *Biological Conservation*, 172:138–145, DOI: 10.1016/j.biocon.2014.02.027. [112](#)
- Ryschawy, J., Tiffany, S., Gaudin, A., Niles, M. T., and Garrett, R. D. (2021). Moving niche agroecological initiatives to the mainstream: A case-study of sheep-vineyard integration in California. *Land Use Policy*, 109:105680, DOI: 10.1016/j.landusepol.2021.105680. [19](#), [20](#), [167](#)

- Sargent, R. D., Goodwillie, C., Kalisz, S., and Ree, R. H. (2007). Phylogenetic evidence for a flower size and number trade-off. *American Journal of Botany*, 94(12):2059–2062, DOI: 10.3732/ajb.94.12.2059. [80](#), [98](#)
- Sastre, B., Álvarez, B., Antón, O., Pérez, M., Marques, M. J., Bienes, R., and García-Díaz, A. (2020). Groundcovers in Olive Groves in Semiarid Climates: Are They Always Beneficial? *Water*, 12(8):2230, DOI: 10.3390/w12082230. [181](#), [183](#)
- Scheper, J., Reemer, M., van Kats, R., Ozinga, W. A., van der Linden, G. T. J., Schaminée, J. H. J., Siepel, H., and Kleijn, D. (2014). Museum specimens reveal loss of pollen host plants as key factor driving wild bee decline in The Netherlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(49):17552–17557, DOI: 10.1073/pnas.1412973111. [4](#), [111](#), [169](#)
- Scheromm, P., Laurens, L., Rixen, A., and Amri Hasnaoui, N. (2021). Restaurer le pastoralisme autour des villes: L'exemple de Montpellier Méditerranée Métropole. *Études rurales*, pages 100–119. Publisher: Cairn. [180](#), [181](#)
- Schiestl, F. P., Kirk, H., Bigler, L., Cozzolino, S., and Desurmont, G. A. (2014). Herbivory and floral signaling: phenotypic plasticity and tradeoffs between reproduction and indirect defense. *New Phytologist*, 203(1):257–266, DOI: 10.1111/nph.12783. [eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/nph.12783](#). [168](#)
- Schoof, N., Kirmer, A., Hörl, J., Luick, R., Tischew, S., Breuer, M., Fischer, F., Müller, S., and von Königslöw, V. (2021). Sheep in the Vineyard: First Insights into a New Integrated Crop–Livestock System in Central Europe. *Sustainability*, 13(22):12340, DOI: 10.3390/su132212340. [xvi](#), [19](#), [21](#), [66](#), [167](#), [175](#)
- Serée, L., Barbottin, A., Chiron, F., Valantin-Morison, M., and Gardarin, A. (2023). Within-field floral resources have the potential to increase parasitism rates in winter oilseed rape pests more than resources at field margins. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 344:108288, DOI: 10.1016/j.agee.2022.108288. [103](#)
- Shipley, B. (2009). Confirmatory path analysis in a generalized multilevel context. *Ecology*, 90(2):363–368. Publisher: Wiley Online Library. [45](#)
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L. W., Baraloto, C., Carlucci, M. B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L. D. S., Fonseca, C. R., Freschet, G. T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S. W., Kichenin, E., Kraft, N. J. B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y. L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J. M., Peltzer, D. A., Pérez-Ramos, I. M., Pillar, V. D., Prentice, H. C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B. S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M. T., Vandewalle, M., and Wardle, D. A. (2015).

- A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18(12):1406–1419, DOI: 10.1111/ele.12508. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ele.12508>. 142
- Simon, S., Bouvier, J.-C., Debras, J.-F., and Sauphanor, B. (2010). Biodiversity and pest management in orchard systems. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30(1):139–152, DOI: 10.1051/agro/2009013. 36
- Sonnier, G., Shipley, B., and Navas, M.-L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities: Trait-environment linkages in early successional communities. *Journal of Vegetation Science*, 21(6):1014–1024, DOI: 10.1111/j.1654-1103.2010.01210.x. 6, 119
- Steele, K. P., Ickert-Bond, S. M., Zarre, S., and Wojciechowski, M. F. (2010). Phylogeny and character evolution in *Medicago* (Leguminosae): Evidence from analyses of plastid trnK/matK and nuclear GA3ox1 sequences. *American Journal of Botany*, 97(7):1142–1155. Publisher: Wiley Online Library. 119
- Stokes, A., Bocquého, G., Carrere, P., Salazar, R. C., Deconchat, M., Garcia, L., Gardarin, A., Gary, C., Gaucherel, C., Gueye, M., Hedde, M., Lescourret, F., Mao, Z., Quérou, N., Rudi, G., Salles, J.-M., Soubeyran, R., Subervie, J., Vialatte, A., Vinatier, F., and Thomas, M. (2023). Services provided by multifunctional agroecosystems: Questions, obstacles and solutions. *Ecological Engineering*, 191:106949, DOI: 10.1016/j.ecoleng.2023.106949. xxii, 177
- Storkey, J. and Neve, P. (2018). What good is weed diversity? *Weed Research*, 58(4):239–243, DOI: 10.1111/wre.12310. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/wre.12310>. 12
- Suni, S., Kuwana, A., and Ibañez, N. (2023). Responses of floral traits to water limitation across soil types and along climatic gradients. *Flora*, 304:152295, DOI: 10.1016/j.flora.2023.152295. 155
- Swerczek, T. W. (2016). Abortions in Thoroughbred mares associated with consumption of bulbous buttercups (*Ranunculus bulbosus* L). *Journal of the American Veterinary Medical Association*, 248(6):669–672, DOI: 10.2460/javma.248.6.669. Publisher: American Veterinary Medical Association Section: Journal of the American Veterinary Medical Association. 174
- Syswerda, S. and Robertson, G. (2014). Ecosystem services along a management gradient in Michigan (USA) cropping systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 189:28–35, DOI: 10.1016/j.agee.2014.03.006. 36
- Sánchez-Moreno, S., Castro, J., Alonso-Prados, E., Alonso-Prados, J. L., García-Baudín,

- J. M., Talavera, M., and Durán-Zuazo, V. H. (2015). Tillage and herbicide decrease soil biodiversity in olive orchards. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2):691–700, DOI: 10.1007/s13593-014-0266-x. [65](#)
- Tarifa, R., Martínez-Núñez, C., Valera, F., González-Varo, J. P., Salido, T., and Rey, P. J. (2021). Agricultural intensification erodes taxonomic and functional diversity in Mediterranean olive groves by filtering out rare species. *Journal of Applied Ecology*, 58(10):2266–2276, DOI: 10.1111/1365-2664.13970. [eprint: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/1365-2664.13970](#). [112](#), [172](#), [182](#), [185](#)
- Tasset, E., Boulanger, T., Diquélou, S., Lainé, P., and Lemauviel-Lavenant, S. (2019). Plant trait to fodder quality relationships at both species and community levels in wet grasslands. *Ecological Indicators*, 97:389–397, DOI: 10.1016/j.ecolind.2018.10.035. [37](#), [61](#)
- Team, R. C. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>. [44](#), [89](#), [122](#)
- Teixido, A. L., Barrio, M., and Valladares, F. (2016). Size Matters: Understanding the Conflict Faced by Large Flowers in Mediterranean Environments. *The Botanical Review*, 82(2):204–228, DOI: 10.1007/s12229-016-9168-8. [96](#), [101](#)
- Teixido, A. L. and Valladares, F. (2014). Disproportionate carbon and water maintenance costs of large corollas in hot Mediterranean ecosystems. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(2):83–92, DOI: 10.1016/j.ppees.2014.02.002. [101](#), [113](#), [154](#)
- Thompson, J. D. (2020). *Plant Evolution in the Mediterranean: Insights for Conservation*. Oxford University Press. Google-Books-ID: lxT0DwAAQBAJ. [xv](#), [8](#), [9](#)
- Trouillard, M., Lèbre, A., and Heckendorn, F. (2021). Grazing Sheep in Organic Vineyards: An On-Farm Study about Risk of Chronic Copper Poisoning. *Sustainability*, 13(22):12860, DOI: 10.3390/su132212860. Number: 22 Publisher: Multidisciplinary Digital Publishing Institute. [23](#)
- Tuell, J. K., Fiedler, A. K., Landis, D., and Isaacs, R. (2008). Visitation by Wild and Managed Bees (Hymenoptera: Apoidea) to Eastern U.S. Native Plants for Use in Conservation Programs. *Environmental Entomology*, 37(3):707–718, DOI: 10.1603/0046-225X(2008)37[707:VBWAMB]2.0.CO;2. [15](#), [82](#), [87](#), [99](#)
- Uyttenbroeck, R., Piqueray, J., Hatt, S., Mahy, G., and Monty, A. (2017). Increasing plant functional diversity is not the key for supporting pollinators in wildflower strips. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 249:144–155, DOI: 10.1016/j.agee.2017.08.014. [15](#), [16](#), [17](#), [175](#)

- Van Soest, P. v., Robertson, J. B., and Lewis, B. A. (1991). Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber, and nonstarch polysaccharides in relation to animal nutrition. *Journal of dairy science*, 74(10):3583–3597. Publisher: Elsevier. [42](#)
- Verhoeven, K. J., Simonsen, K. L., and McIntyre, L. M. (2005). Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos*, 108(3):643–647, DOI: 10.1111/j.0030-1299.2005.13727.x. [90](#)
- Villéger, S., Mason, N. W. H., and Mouillot, D. (2008). NEW MULTIDIMENSIONAL FUNCTIONAL DIVERSITY INDICES FOR A MULTIFACETED FRAMEWORK IN FUNCTIONAL ECOLOGY. *Ecology*, 89(8):2290–2301, DOI: 10.1890/07-1206.1.6, [122](#)
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5):882–892, DOI: 10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x. [5](#), [80](#)
- Waser, N. M. and Price, M. V. (2016). Drought, pollen and nectar availability, and pollination success. *Ecology*, 97(6):1400–1409, DOI: 10.1890/15-1423.1. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1890/15-1423.1>. [155](#)
- Weemstra, M., Mommer, L., Visser, E. J. W., van Ruijven, J., Kuyper, T. W., Mohren, G. M. J., and Sterck, F. J. (2016). Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *New Phytologist*, 211(4):1159–1169, DOI: 10.1111/nph.14003. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/nph.14003>. [81](#)
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199(2):213–227. Publisher: Springer. [11](#), [37](#)
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., and Wright, I. J. (2002). Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1):125–159, DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452. [102](#)
- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Golemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., and Yutani, H. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4(43):1686, DOI: 10.21105/joss.01686. [44](#), [89](#)
- Wilkinson, D. M. (1999). The disturbing history of intermediate disturbance. *Oikos*, 84(1):145–147. Publisher: JSTOR. [127](#)
- Winter, S., Bauer, T., Strauss, P., Kratschmer, S., Paredes, D., Popescu, D., Landa, B., Guzmán, G., Gómez, J. A., Guernion, M., Zaller, J. G., and Batáry, P. (2018). Effects of vegetation management intensity on biodiversity and ecosystem services

- in vineyards: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55(5):2484–2495, DOI: 10.1111/1365-2664.13124. [18](#), [36](#), [112](#), [130](#), [142](#), [169](#), [182](#), [183](#)
- Worley, A. C. and Barrett, S. C. H. (2000). EVOLUTION OF FLORAL DISPLAY IN EICHHORNIA PANICULATA (PONTEDERIACEAE): DIRECT AND CORRELATED RESPONSES TO SELECTION ON FLOWER SIZE AND NUMBER. *Evolution*, 54(5):1533–1545, DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00699.x. [80](#), [98](#)
- Wray, J. C., Neame, L. A., and Elle, E. (2014). Floral resources, body size, and surrounding landscape influence bee community assemblages in oak-savannah fragments. *Ecological Entomology*, 39(1):83–93, DOI: 10.1111/een.12070. _eprint: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/een.12070>. [113](#)
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, , Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., and Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985):821–827, DOI: 10.1038/nature02403. [11](#), [37](#), [63](#), [81](#)
- YAQOOB, M. and JAVED, I. (2008). Mineral composition, palatability and digestibility of free rangeland grasses of northern grasslands of Pakistan. *Pak. J. Bot*, 40(5):2059–2070. [60](#)
- Yvoz, S., Cordeau, S., Ploteau, A., and Petit, S. (2021a). A framework to estimate the contribution of weeds to the delivery of ecosystem (dis)services in agricultural landscapes. *Ecological Indicators*, 132:108321, DOI: 10.1016/j.ecolind.2021.108321. [41](#), [183](#)
- Yvoz, S., Petit, S., Cadet, E., Dessaint, F., and Cordeau, S. (2021b). Taxonomic and functional characteristics of field edge weed communities along a gradient of crop management intensity. *Basic and Applied Ecology*, 57:14–27, DOI: 10.1016/j.baae.2021.10.001. [127](#)
- Zhang, F.-P., Yang, Y.-J., Yang, Q.-Y., Zhang, W., Brodribb, T. J., Hao, G.-Y., Hu, H., and Zhang, S.-B. (2017). Floral Mass per Area and Water Maintenance Traits Are Correlated with Floral Longevity in Paphiopedilum (Orchidaceae). *Frontiers in Plant Science*, 08, DOI: 10.3389/fpls.2017.00501. [81](#), [86](#), [101](#)
- Zhang, W., Ricketts, T. H., Kremen, C., Carney, K., and Swinton, S. M. (2007). Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecological Economics*, 64(2):253–260, DOI: 10.1016/j.ecolecon.2007.02.024. [18](#), [36](#), [65](#)
- Zimdahl, R. L. (2018). *Fundamentals of Weed Science*. Academic Press. Google-Books-ID:

10E7DwAAQBAJ. 2

Résumé de la thèse

La biodiversité végétale spontanément présente dans les cultures, dite flore adventice, participe au fonctionnement des agroécosystèmes et peut rendre des services écosystémiques. Les agroécosystèmes à base de plantes pérennes ont un fort potentiel pour accueillir les adventices, car les inter-rangs sur lesquels elles poussent peuvent représenter jusqu'à deux tiers de la surface de la parcelle agricole. Les traits fonctionnels des plantes permettent d'évaluer leur fourniture de service, ainsi que la réponse de la végétation aux conditions abiotiques, comme les pratiques agricoles ou le pédoclimat. Si les services de soutien ou de régulation rendus par les adventices ont déjà été étudiés dans ces agroécosystèmes, les services d'approvisionnement qu'elles peuvent rendre ont été peu explorés. Dans cette thèse nous nous intéressons au potentiel des adventices à fournir i) une ressource fourragère pour les animaux d'élevage et ii) une ressource florale pour les insectes floricoles. Les objectifs de la thèse sont (1) d'évaluer la production et la qualité de ces deux ressources dans deux agroécosystèmes méditerranéennes patrimoniaux, les vignes et les oliveraies, et (2) de comprendre les effets du climat, du sol et des pratiques agricoles, via les traits fonctionnels des adventices. Pour répondre à ces objectifs, les ressources fourragère et florale, la composition floristique ainsi que les traits des communautés adventices ont été caractérisés dans un réseau de 32 parcelles oléicoles et viticoles en production dans le Montpellierais. De plus, les traits floraux de 19 espèces communes d'adventices ont été mesurés dans une expérimentation en conditions contrôlées, sous serre.

La thèse montre que la ressource fourragère, évaluée via la digestibilité de la biomasse des adventices récoltées, est de bonne qualité dans les deux types d'agroécosystème mais qu'elle est plus élevée en vignes (737 ± 104 g kg⁻¹) qu'en oliveraies (644 ± 109 g kg⁻¹). Le travail du sol, plus fréquent en vignes, fait augmenter la digestibilité en sélectionnant des stratégies plus rudérales, bien qu'il diminue la fourniture d'autres services liés à la présence et la diversité adventice. La thèse indique également qu'une ressource florale abondante et avec un long pic de floraison est favorisée dans les oliveraies par une pratique de tonte modérée, de 2 à 3 tontes par an, via son effet sur la richesse et la composition spécifique des communautés adventices. De plus, la ressource florale varie en fonction des traits floraux des communautés, qui sont impactés par les pratiques agricoles. Par exemple, les communautés tondues sont plus riches en espèces, sont composées d'espèces qui fleurissent plus tôt et ont une plus longue durée du pic de floraison, permettant de fournir des ressources florales plus longtemps. Enfin, le dernier apport de la thèse est l'exploration du phénotype floral des adventices, rarement étudié, en lien avec les stratégies écologiques. Elle a révélé un compromis fonctionnel dans la production des fleurs. Les espèces adventices peuvent produire de nombreuses fleurs de petite taille, de basse stature, produisant peu de pollen et un nectar peu sucré ou, au contraire, produire peu de fleurs, mais de grande taille, de haute stature, produisant beaucoup de pollen et un nectar sucré. Ce compromis dans la production de fleurs est corrélé aux stratégies adaptatives de Grime. En effet les espèces rudérales produisent beaucoup de petites fleurs tandis que les espèces compétitives produisent peu de grandes fleurs.

La thèse a donc permis de montrer le potentiel des adventices à être valorisées comme une composante productive et diversifiée de l'agroécosystème, devant faire l'objet d'une gestion appropriée, afin de rendre des services sans affecter le rendement des plantes cultivées.

Abstract

The plant biodiversity spontaneously present in crops, known as weeds, contributes to the functioning of agroecosystems and can provide ecosystem services. Perennial agroecosystems have a high potential for hosting weeds, as the inter-rows can represent up to two-thirds of the surface area of the plot. Plant functional traits can be used to assess the delivery of service, as well as the response of vegetation to abiotic conditions, such as agricultural practices or soil climate. While the support or regulation services provided by weeds in these agroecosystems have already been studied, the provisioning services they can provide have been little explored. In this thesis we explore the potential of weeds to provide i) a forage resource for domestic animals and ii) a floral resource for flower-visiting insects. The aims of the thesis are (1) to evaluate these two resources in two Mediterranean heritage agroecosystems, vines and olive groves, and (2) to understand the effects of agricultural practices, climate and soil via the functional traits of weeds. To meet these objectives, forage and floral resources, floristic composition as well as weed community traits were sampled in 32 in production olive groves and vineyards in the Montpellier area. In addition, the floral traits of 19 common species were measured in a greenhouse experiment under controlled conditions.

The thesis shows that the forage resource, assessed via digestibility, is qualitative in both agroecosystems, but that it is higher in vineyards (737 ± 104 g kg⁻¹) than in olive groves (644 ± 109 g kg⁻¹) because tillage increases digestibility by selecting ruderal strategies, although it reduces the supply of many other services based on weed biomass and diversity. The thesis also indicates that an abundant floral resource with a long flowering peak is favoured by a moderate mowing practice of 2 to 3 mowings per year, via its effect on the richness and composition of weed communities. Floral resources vary according to the richness and floral traits of the communities, which are impacted by farming practices. For example, mown communities are richer and composed of species that flower earlier. Communities with a high species richness and composed of species that flower earlier have a longer peak flowering period, making it possible to provide floral resources for longer. Finally, the last contribution of the thesis is the exploration of the rarely studied floral phenotype of weeds in relation to their ecological strategies. It revealed a functional compromise in flower production. Weed species can produce many small flowers of low stature, producing little pollen and nectar of low sugar content or, conversely, produce few but large flowers of high stature, producing a lot of pollen and nectar of high sugar content. This compromise is linked to Grime's CSR strategies: ruderal species produce many flowers that are cheap to produce, while competitive species produce few expensive flowers.

The thesis therefore made it possible to evaluate weed forage and floral resources, demonstrating their potential to be valued as a productive component of the agroecosystem, so as not to affect the yield of the cultivated plants.