UNIVERSITE DE MONTPELLIER

ECOLE DOCTORALE GAIA

Mémoire pour l'obtention de
l'Habilitation à Diriger des Recherches

Apports des approches fonctionnelles pour l'évaluation des risques associés aux changements de végétation induits par les activités humaines

Guillaume FRIED

Soutenu publiquement le vendredi 25 janvier 2019
à l'Amphithéâtre de la Délégation Régionale du CNRS,
devant le jury composé de :

Mme Anne Bonis, Chargée de Recherche, CNRS, UMR GeoLab, **Rapportrice**
M. Pierre-Olivier Cheptou, Directeur de Recherche, CNRS, UMR CEFE, **Rapporteur**
M. Guillaume Decocq, Professeur, Université de Picardie, Edysan, **Président du Jury**
Mme Elena Kazakou, Maître de conférences, Montpellier SupAgro, UMR CEFE, **Examinatrice**
M. Grégory Mahy, Professeur, Université de Liège, Gembloux, **Rapporteur**
Mme Sandrine Petit, Directrice de Recherche, INRA, UMR Agroécologie, **Examinatrice**

UNIVERSITE DE MONTPELLIER

ECOLE DOCTORALE GAIA

Mémoire pour l'obtention de
l'Habilitation à Diriger des Recherches

Apports des approches fonctionnelles pour l'évaluation des risques associés aux changements de végétation induits par les activités humaines

Guillaume FRIED

Soutenu publiquement le vendredi 25 janvier 2019
à l'Amphithéâtre de la Délégation Régionale du CNRS,
devant le jury composé de :

Mme Anne Bonis, Chargée de Recherche, CNRS, UMR GeoLab, **Rapportrice**
M. Pierre-Olivier Cheptou, Directeur de Recherche, CNRS, UMR CEFE, **Rapporteur**
M. Guillaume Decocq, Professeur, Université de Picardie, Edysan, **Président du Jury**
Mme Elena Kazakou, Maître de conférences, Montpellier SupAgro, UMR CEFE, **Examinatrice**
M. Grégory Mahy, Professeur, Université de Liège, Gembloux, **Rapporteur**
Mme Sandrine Petit, Directrice de Recherche, INRA, UMR Agroécologie, **Examinatrice**

A Aude, pour ton regard et ton amour qui me font avancer

A Chloé, qui embellit le monde de chaque nouvelle fleur qu'elle dessine

et à Clémence, qui me rappelle chaque jour

la joie à l'origine de la découverte et de la compréhension du monde

Table des matières

Curriculum vitae 11

Liste des travaux 19

1. Publications scientifiques dans des revues à comité de lecture 19

2. Ouvrages 22

3. Chapitres d'ouvrage 22

4. Articles scientifiques publiés dans des revues de vulgarisation scientifique (avec comité de lecture) 23

5. Articles scientifiques publiés dans des actes de colloques scientifiques (avec ou sans comité de lecture) 25

6. Autres communications scientifiques 27

Liste des Annexes 32

Remerciements 35

Avant-Propos 39

Contexte général 41

1. INTRODUCTION A L'ECOLOGIE DES CHANGEMENTS DE VEGETATION 44

1.1. Les règles d'assemblage, entre processus régionaux et locaux 44

1.1.1. Le concept de filtrage environnemental 44

1.1.2. Le concept de méta-communauté 46

1.1.3. Nécessité d'un cadre incluant explicitement les facteurs humains 48

1.2. Présentation des modèles écologiques étudiés 50

1.2.1. Les plantes exotiques envahissantes 51

1.2.2. La flore des champs cultivés et des bords de champs 54

1.2.3. Synthèse sur les deux modèles étudiés 56

2. APPROCHES FONCTIONNELLES ET DONNEES UTILISEES 58

2.1. Apports de l'écologie fonctionnelle pour comprendre les changements de végétations 58

2.1.1. Traduire la complexité des agrosystèmes cultivés en gradients environnementaux 58

2.1.2. Traits de réponses des adventices 60

2.1.3. Filtrage environnemental, différenciation de niche et hiérarchie compétitive 61

2.1.4. Des traits au fonctionnement de l'écosystème 63

2.2. Données et échelles spatio-temporelles utilisées 64

2.2.1. Les jeux de données utilisées 64

2.2.2. Echelles spatiales, gradients environnementaux et processus 66

2.2.3. Echelles temporelles 67

3. REGLES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES ET INVASIONS BIOLOGIQUES 70

3.1. Capacité d'établissement des espèces non-indigènes 70

3.1.1. Approches partielles : étude du filtrage par le climat, l'habitat et la nature du sol 72
3.1.2. Amélioration des modélisations de la niche climatique des espèces invasives à l'échelle régionale 76
3.1.3. Poids relatifs des filtres de dispersion, abiotiques et biotiques dans le succès de colonisation, d'établissement et de dominance d'une espèce invasive à l'échelle du paysage 77
3.1.4. Modélisation des performances d'une espèce invasive par intégration de différentes échelles spatiales 80
3.2. Dominance et impacts dans les milieux colonisés 82
La notion d'impacts dans nos travaux 82
Des impacts contexte-dépendants 82
3.2.1. Différentes approches pour mesurer les impacts 85
3.2.2. Facteurs biotiques et abiotiques déterminants la magnitude des impacts 87
3.2.3. Existe-t-il un seuil d'impact? 89
3.2.4. Comparaison des effets associés à la colonisation d'un arbuste exotique et d'un arbuste indigène analogue 91
3.2.5. Quantifier l'impact fonctionnel : vers une meilleure compréhension des effets sur le fonctionnement de l'écosystème envahi ? 93
4. REGLES D'ASSEMBLAGE DES ESPECES DANS LES CHAMPS CULTIVES : EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES ET DE LEUR EVOLUTION 98
4.1. Différentes approches pour mesurer le poids des filtres 98
4.1.1. De la phytosociologie aux métacommunautés adventices dans l'agrosystème 98
4.1.2. Approches synchroniques *versus* diachroniques 101
4.2. Poids du filtrage abiotique et des pratiques agricoles dans l'assemblage des communautés adventices des cultures 103
4.2.1. Composition des communautés adventices 103
4.2.2. Diversité des communautés adventices 107
4.3. Dynamique temporelle de l'assemblage des communautés adventices au cours des séquences culturales 108
4.3.1. Poids respectif des processus passés et contemporains sur l'assemblage des communautés 108
4.3.2. Effet de la diversité des successions de culture sur la diversité des communautés adventices 111
4.4. Changements à long-terme sur trois décennies 113
5. REGLES DE REPONSES DES COMMUNAUTES VEGETALES DES AGROSYSTEMES AUX INTRANTS CHIMIQUES 122
5.1. Effets de l'intensification des pratiques agricoles depuis les années 1970s sur sur la flore des champs cultivés 123
5.2. Effets non-intentionnels des pratiques agricoles et phytosanitaires sur la flore des bords de champs 126
5.2.1. Gradients de richesse et de composition du plein champ à la bordure herbacée extérieure 126
5.2.2. Effets des pratiques agricoles sur la végétation des bordures herbacées des champs cultivés. 127

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 132
6.1. Conclusions 132
6.2. Perspectives 133
6.2.1. Approfondir les approches diachroniques 133
6.2.2. Apports des traits pour une macro-écologie des espèces adventices et invasives 135
6.2.3. Traits fonctionnels sélectionnés dans les vignes : intégrer les variations intra-spécifiques 136
6.3. Retour sur l'enrichissement mutuel entre recherche et expertise 137
Références bibliographiques 140

Curriculum vitae

FRIED Guillaume
Né le 21 mars 1981 à Colmar (Haut-Rhin), 37 ans
Nationalité française
Marié, deux enfants (nés en 2012 et 2016)

Coordonnées professionnelles

Adresse : Anses, Laboratoire de la Santé des Végétaux ,Unité Entomologie et Plantes invasives
755 avenue du campus Agropolis , CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez cedex, France
Téléphone : 04.67.02.25.53
E-mail : guillaume.fried@anses.fr
Web : http://floralitenis.fr/publications

CURSUS UNIVERSITAIRE ET PROFESSIONNEL

Depuis 2011	Chargé de projet recherche à l'Anses
2008-2010	Ingénieur de l'Agriculture et de l'Environnement au Laboratoire National de la Protection des Végétaux du Ministère de l'Agriculture
2004-2007	Doctorat en Sciences de la Vie de l'Université de Bourgogne (UB), Spécialité : Biologie des Populations, Génétique et Ecoéthologie. Mention très honorable. Prix de thèse de la Société Botanique de France.
2001-2004	Diplôme d'ingénieur des techniques agricoles (en qualité de fonctionnaire) de l'Etablissement National d'Enseignement Supérieur Agronomique de Dijon (ENESAD, aujourd'hui AgroSup Dijon).
1999-2001	Classe Préparatoire aux Grandes Ecoles (BCPST)

RECHERCHE

Thèse (soutenue le 30 novembre 2007) : Inra, UMR Biologie et Gestion des Adventices, Dijon.
Directeur : François Bretagnolle, co-direction : Xavier Reboud
Titre : Variations spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France.

Mémoire d'ingénieur (soutenu le 17 septembre 2004) : Université Louis Pasteur, Strasbourg.
Directeur : Michel Hoff, co-direction : Jean-Pierre Reduron
Titre : La flore messicole en Alsace. Etat des lieux, analyses des capacités de maintien et perspectives de conservation.

ENCADREMENT DE LA RECHERCHE

Doctorant (1) :

-Thèse soutenue : Lucie MAHAUT (2014-2017), co-encadrement 50% (avec Sabrina Gaba (Inra Dijon) : Dynamiques temporelles de l'assemblage des communautés de plantes adventices : interactions entre pratiques agricoles et processus écologiques au cours des séquences culturales (financement bourse de l'école doctorale Environnement – Santé de l'Université Bourgogne-Franche-Comté). Soutenue le 7 mars 2018 à Dijon.
2 articles publiés (P32, P36), 1 article soumis (S38)

Masters (19 au total= 11 stages M2, 7 stages M1, 1 stage de césure de 6 mois)

- Insaf CHIDA (6 mois, 2018, co-encadrement 40%) Effets de la mise en place et de la gestion des enherbements sur la flore adventice des vignes. Formation Ingénieur Montpellier SupAgro [Co-encadrement avec Elena Kazakou & Aurélie Métay (Montpellier SupAgro)]

- Emmanuelle GUIBERT (6 mois, 2018, co-encadrement 50%) Peut-on rationaliser le choix des espèces utilisées pour l'enherbement de la vigne ? Formation Ingénieur AgroParisTech [Co-encadrement avec Bruno Chauvel (INRA Dijon, UMR Agroécologie)]

- Gwladys UGUEN (5 mois, 2018, encadrement 100%). Les traits permettent-ils de prédire la réponse des espèces adventices à l'évolution des pratiques agricoles? Master 2 Biologie, Écologie et Évolution, Parcours Darwin, Université de Montpellier.

- Maude Angaud (5 mois, 2018, co-encadrement 20%). Caractérisation de la flore adventice en viticulture : Importance du paysage, du pédo-climat et des pratiques agricoles dans la structuration des communautés. Rapport de stage de Master 1 - UniLaSalle Terre & Sciences. [Co-encadrement avec Stéphane Cordeau (INRA Dijon, UMR Agroécologie)].

- Clotilde PLANTUREUX (6 mois, 2017, encadrement 100%). Effets non-intentionnels des pratiques agricoles sur les populations floristiques des bordures de parcelles. Mémoire de fin d'études – Formation Ingénieur AgroSup Dijon – Formation Initiale, 49p.
1 projet d'article

- Margot PUIRAVEAU (6 mois, 2015, encadrement 100%). Analyse de la flore des vignes de trois bassins de productions : réponse aux pratiques agricoles et changements entre 2006 et 2012. Master Université d'Orsay-Paris-Sud.

- Sébastien BOINOT (5 mois, 2015, co-encadrement 50%, actuellement en thèse). Caractérisation des communautés adventices en agroforesterie tempérée. Rapport de stage de Master 2 – Université de Montpellier 2 – Master IEGB, 66 p. [Co-encadrement avec Delphine Mézière (INRA Montpellier, UMR System)]
1 article publié (A16)

- Lucie MAHAUT (5 mois, 2014, encadrement 100%, a soutenu sa thèse). Le houblon du Japon (*Humulus japonicus* (Siebold. & Zucc), une espèce locomotrice ou une simple passagère du train des changements? Rapport de stage de Master 2. Université de Montpellier 2 / Montpellier SupAgro – Master « Sciences et technologies », Mention « Ecologie Biodiversité », Spécialité « Biodiversité Evolution », Parcours Ecosystèmes », 44 p.
1 article publié (P33), 1 article soumis (S39)

- Aurélien BELAUD (6 mois, 2014, co-encadrement 75%). Historique de colonisation et impact d'une espèce invasive émergente grêles (*A. psilostachya* DC.). Rapport de stagde de Master 2. Université de

Nantes – Master Catographie et Gestion de l'Environnement, 47 p. [Co-encadrement avec Bruno Chauvel (INRA Dijon, Observatoire des Ambroisies)]
1 article publié (P19)

- Sofia DJEMAA (4 mois, 2014, co-encadrement 50%). Caractérisation de la banque de graines de l'Ambroisie à épis lisses *Ambrosia psilostachya* DC (Asteraceae) et moyens de contrôle de cette espèce envahissante et allergène. Rapport de stage de Master 1 – Université de Montpellier 2 – Master IEGB, 42 p. [Co-encadrement avec Nicolas Beck (Tour du Valat)]

- Amandine PINSTON (3 mois, 2013, encadrement 100%). Étude de la plasticité écologique d'une plante invasive, *Humulus japonicus*. Rapport de stage de Master 1. Université de Bourgogne – Master STS – ETE – Spécialité Biologie des Organismes et des Populations, 15p.
1 article publié (P33)

- Chloé PIERRE (6 mois, 2012, co-encadrement 75%). Impact de huit plantes invasives sur des communautés végétales de la région méditerranéenne. Mémoire de fin d'études – Formation Ingénieur AgroSup Dijon – Formation Initiale, 50p. [Co-encadrement avec Béryl Laitung (Université de Bourgogne)]
1 article publié (P16)

- Nicolas CHAGUE (5 mois, 2011, co-encadrement 75%). Impact de trois plantes invasives sur les communautés végétales des habitats côtiers méditerranéens. Rapport de stage de Master 2. Université de Bourgogne Master STS – ETE Spécialité Biologie des Organismes et des Populations, 27p. [Co-encadrement avec Béryl Laitung (Université de Bourgogne)]
2 articles publiés (A12, P16)

-Vincent LESNIAK (3 mois, 2011, encadrement 50%). Etude des dynamiques
des flores adventices pour différents modes d'entretien du sol en parcelles viticoles, stage de M1 Biologie et Environnement, Option Génomique, Ecophysiologie et Productions Végétales Université Blaise Pascal-Clermont II.
1 article publié (V15)

- Cécile JUILLARD-GOLLER (6 mois, 2010, co-encadrement 30%) Evaluation de la biodiversité des exploitations agricoles, Elaboration d'un outil de diagnostic de la flore messicole. Mémoire pour l'obtention du diplôme de Master II « Fonctionnement des écosystèmes et anthropisation » Parcours professionnel E.N.S.A. de Toulouse, Castanet Tolosan, 75p. [Co-encadrement avec Philippe Pointereau (SOLAGRO) et Sophie Lemmonier (SupAgro Florac)]

- Aurélie GOUDARD (3 mois, 2007, co-encadrement 50%). Evolution de flore adventice depuis les années 1970. Rapport de stage de Master 1. Université de Bourgogne – Master STS mention Biologie des Organismes et des Populations, 12p.

- Christophe GIROD (6 mois, 2006, co-encadrement 50%). Analyse de la diversité spatiale et temporelle de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole de Côte d'Or. Rapport de stage de césure, Agro Montpellier, 73p.
1 article publié (A2)

- Fabien GALMICHE (3 mois, 2006, co-encadrement 50%). Etude de la relation entre la spécificité d'un organisme à un milieu et sa rareté. Rapport de stage de Master 1. Université de Bourgogne – Master STS mention Biologie des Organismes et des Populations, 27p.

- Loïc ROSPARS (3 mois, 2006, co-encadrement 50%).Variations spatiales et temporelles des communautés de mauvaises herbes. Rapport de stage de Master 1. Université de Bourgogne – Master STS mention Biologie des Organismes et des Populations, 27p.

ACTIVITES D'ENSEIGNEMENT ET DE FORMATION

ENSEIGNEMENT SUPERIEUR AGRONOMIQUES

Interventions annuelles (depuis 2008) à Montpellier SupAgro dans l'option de 3ème année « Protection des Plantes et Environnement » :
- Plantes invasives (cours, 3h),
- Reconnaissance des Monocotylédones (TP, 3h)
- Reconnaissance des Dicotylédones (TP, 3h)
- Méthode d'échantillonnage de la flore adventice dans les parcelles (TD, 3h)

Intervention dans le module « Agroécologie » des 2ème année de Montpellier SupAgro
- Ecologie du paysage et protection intégrée des cultures (Cours, 3h)

PARTICIPATION A DES JURYS DE SOUTENANCES DE STAGE

- Jury de soutenances des stages de fin d'étude pour l'option " Protection des Plantes et Environnement" de Montpellier SupAgro (8 soutenances depuis 2016)
- Jury de soutenances de stages de fin d'étude AgroSup Dijon (2 soutenances depuis 2012)

ENCADREMENT DES STAGES DES ELEVES INGENIEURS

Dans le cadre de mon implication dans les enseignements à Montpellier SupAgro, j'ai encadré en tant que tuteur depuis 2015, 5 étudiants de l'Option Protection des Plantes et Environnement (niveau M2). La démarche d'encadrement est différente de celle des stages de recherche et consiste à valider le cadre et la démarche scientifique et du bon déroulement du stage de chaque élève (rôle de tuteur).

FORMATIONS DE PROFESSIONNELS

Je donne 2 à 3 formations botaniques (reconnaissance des plantules d'adventices ou des plantes des bordures de champs) par an dans le cadre des réseaux de Surveillance Biologique du Territoire du Ministère de l'Agriculture. Les publics formes correspondent à des techniciens et ingénieurs des chambres d'agricultures, des instituts techniques ou des services du Ministère.

PROJETS DE RECHERCHE ET FINANCEMENTS

Ma position à l'Anses, entre expertise et recherche, et mon rôle de personne-ressource en appui scientifique au Ministère de l'Agriculture me donne accès à des jeux de données de suivi de la flore récoltés à l'échelle nationale (réseau Biovigilance Flore (2002-2010), réseau 500 ENI (2012->). La contrepartie de cet accès privilégié est une forte implication dans la vie de ces observatoires (mise au point des protocoles, formation des observateurs, réalisation de guides d'identification, validation et analyse des données). Compte tenu de ces responsabilités en termes d'expertise, il m'est plus difficile de rechercher activement des financements à l'instar d'un chercheur académique. La liste des projets ci-dessous montre toutefois une implication croissante dans la réponse à des appels à projets afin de financer régulièrement l'encadrement d'étudiants.

PROJETS FINANCES EN COURS

- Projet incitatif financé par Montpellier SupAgro (2018-2019) « *Ecologie fonctionnelle appliquée à l'évaluation et la gestion de systèmes viticoles enherbés* ». Porteurs : Aurélie Métay et Elena Kazakou (Montpellier SupAgro).
Somme : 11 551,80 euros
Finance 1 stage de Master 2 (2018)

- Projet EPHYRULES financé par l'Inra – métaprogamme SMaCH (2018-2019) « *Transfert des innovations agronomiques co-conçues à la filière viticole et conception d'enherbements écologiques, puis mise en place dans les vignes en s'appuyant sur la méthode de recherche-action Repère* ». Porteur : Jean Masson (Inra Colmar).
Somme : 21 000 euros
Finance 2 stages de Master 2 (2018, 2019)

- Projet ENI-VTH financé par le programme Ecophyto (2017-2019) : « *Effets non intentionnels associés à l'utilisation des variétés de tournesol tolérantes aux herbicides : impact sur les pratiques, la flore adventice et les populations d'ambroisies, proposition de nouveaux outils de surveillance et de gestion* ». Porteur : Valérie Le Corre (INRA, UMR Agroécologie, FR)
Work Package 1 : « *Bilan et évaluation des effets des tournesols résistants aux herbicides sur la flore adventice, la flore des bordures de champs et les populations d'ambroisies* » (responsable : Guillaume Fried)
Somme : 213 839 euros dont 43 530 euros pour le WP1
Finance 2 stages de Master 2 (2018, 2019)

- Groupement de Recherche (GdR) financé par l'INEE-CNRS (2016-2019) « *Inventaire des espèces végétales introduites sur le territoire national : Archéophytes et Néophytes de France (ANF)* ». Porteurs : Guillaume Fried et Cécile Brun. Somme : 14 000 € pour 2016 et 2017 (renouvelable jusqu'en 2019, soit 28 000 euros en tout).

- Projet DISCO-WEED financé par la FRB-Cesab (2016-2019): « *Assemblage des communautés adventices : entre processus écologiques et perturbations anthropiques*. » Porteur : Sabrina Gaba (INRA, UMR Agroécologie, FR).

- Projet GT Stats 500 ENI financé par Ecophyto (2015-2018). Porteur : Pascal Monestiez (INRA).

PROJETS FINANCES TERMINES

- Bourse de thèse de l'école doctorale Environnements-Santé de l'Université de Bourgogne-Franche-Comté (2014-2017) «*Variations spatiales et temporelles des assemblages de plantes adventices dans les agroécosystèmes : entre processus écologiques et pratiques agricoles* »
Finance 1 thèse (2014-2017)

- Projet COST SMARTER (2013-2016) financé par l'Union européenne : « *Sustainable Management of* Ambrosia artemisiifolia *in Europe* ». Porteur : Pr. Heinz Müller-Schärer (Univ. Fribourg, CH).

- Projet HOPRISK (2013-2015) financé par le Syndicat Mixte d'Aménagement et de Gestion Equilibrée des Gardons. Porteur : Guillaume Fried.
Somme : 11 000 euros.
Finance 1 stage de Master 1 (2013) et 1 stage de Master 2 (2014)

EXPERTISE

PARTICIPATION AUX CONSEILS ET COMITES ET GROUPES DE TRAVAIL SUIVANTS :

- Panel sur les Plantes Exotiques Envahissantes de l'Organisation Européenne et méditerranéenne de Protection des Plantes (OEPP) (2017->)

- Groupe de Travail de la Stratégie Nationale sur les Espèces Exotiques Envahissantes (SNEEE) du Ministère en charge de l'écologie (2017->).

- Forum Scientifique sur les Espèces Exotiques Envahissantes auprès de la Commission Européenne dans le cadre du Règlement (UE) n°1143/2014 du Parlement européen et du Conseil du 22 octobre 2014 relatif à la prévention et à la gestion de l'introduction et de la propagation des espèces exotiques envahissantes (2015-2016)

- Conseil de la Société Botanique de France (2013->)

- Conseil Scientifique du Conservatoire Botanique national du Bassin Parisien (2013->)

- Coordinateur-adjoint du Groupe de travail « Plantes invasives » de l'EWRS (2013->)

- Groupe d'Experts pour la réalisation d'Analyse du Risque Phytosanitaire (ARP) de l'Organisation Européenne et méditerranéenne de Protection des Plantes (OEPP) (2012->)

- Comité Technique de l'Observatoire des Ambroisies (2011->)

- Comité de suivi de la rédaction du Plan national d'actions en faveur des plantes messicoles 2012-2017 (2010->2012)

- Groupe de travail IBMA (Invasions Biologiques en Milieux Aquatiques) – ONEMA/UICN (2009->)

- Conseil Scientifique du projet européen LIFE+ LAG'Nature n° LIFE07NAT/F/000193 Conservatoire des Espaces Naturels du Languedoc-Roussillon (2009->2013)

PARTICIPATION A LA REDACTION DE RAPPORTS D'EXPERTISE COLLECTIVE

Depuis 2009, je participe régulièrement à la rédaction d'analyses de risque sur des plantes exotiques envahissantes à l'échelle de l'Europe. Ces documents permettent de règlementer ces espèces pour prévenir leur introduction et leur impact (inscription sur le Règlement N°1143/2014 de l'Union européenne).

- EPPO (2018) Pest risk analysis for *Humulus scandens*. EPPO, Paris. Available at: https://gd.eppo.int/download/doc/1381_pra_exp_HUMJA.pdf

- Anses (2018) Réalisation d'une analyse de risques relative au houblon du Japon (*Humulus scandens* (Lour.) Merr. synonyme de *Humulus japonicus* Siebold & Succ.) et élaboration de recommandations de gestion, 46p. https://www.anses.fr/fr/system/files/SANTVEG2016SA0091Ra.pdf

- Anses (2017) Analyse de risques relative à l'ambroisie à épis lisses (*Ambrosia psilostachya* D.C.) et élaboration de recommandation de gestion, 98 p. https://www.anses.fr/fr/system/files/SANTVEG2016SA0065Ra.pdf

- Anses (2017) Analyse de risques relative à l'ambroisie trifide (*Ambrosia trifida* L.) et élaboration de recommandation de gestion, 108 p. https://www.anses.fr/fr/system/files/SANTVEG2016SA0090Ra.pdf

- EPPO (2015) Pest risk analysis for *Alternanthera philoxeroides*. EPPO, Paris. Available at http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRA_intro.htm

EPPO (2014) Pest risk analysis for *Parthenium hysterophorus*. EPPO, Paris. Available at http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRA_intro.htm

EPPO (2013) Pest risk analysis for *Baccharis halimifolia*. EPPO, Paris. Available at http://www.eppo.int/QUARANTINE/Pest_Risk_Analysis/PRA_intro.htm

- Rapport au Comité National d'Epidémiosurveillance (2013) « Quelle place pour les adventices dans l'épidémiosurveillance ? », 98 p.

- EPPO (2012) Pest risk analysis for *Ludwigia grandiflora*. EPPO, Paris. Available at https://gd.eppo.int/download/doc/364_pra_full_LUDUR.pdf

- EPPO (2012) Pest risk analysis for *Ludwigia peploides*. EPPO, Paris. Available at https://gd.eppo.int/download/doc/367_pra_full_LUDPE.pdf

- EPPO (2009) Pest risk analysis for *Hydrocotyle ranunculoides*. EPPO, Paris. Available at : https://gd.eppo.int/download/doc/361_pra_full_HYDRA.pdf

- EPPO (2009) Pest risk analysis for *Lysichiton americanus* EPPO, Paris. Available at : https://gd.eppo.int/download/doc/371_pra_full_LYSAM.pdf

PARTICIPATION A DES JURYS ET DES COMITES DE THESE

Jury (examinateur) de thèse Rémi Perronne, Spécialisation Ecosystèmes et Sciences Agronomiques
Sujet: « *Caractérisation de la structure fonctionnelle des communautés adventices dans les agroécosystèmes* », soutenue le 18 novembre 2014.
Directeurs de thèse : Sabrine Gaba et Valérie Le Corre (Inra Dijon).

Participation aux comités de thèse suivants :

- Séverin Yvoz (2018-2020) « *Analyse multi-échelles de compromis entre services écosystémiques fournis par la flore adventice* », encadrement : Sandrine Petit (Inra Dijon) & Stéphane Cordeau (Inra Dijon)
- Damien Derrouch (2017-2019) « *Evolution de la flore adventice en système de culture utilisant le semis direct sous couvert végétal* », encadrement : Bruno Chauvel & Fabrice Dessaint (Inra Dijon)
- Xavier Bouteiller « *Rôle des stratégies d'histoire de vie et de l'adaptation dans la dynamique d'invasion par* Robinia pseudoacacia », encadrement Annabel Porté (Inra Bordeaux)
- Gabrielle Martin (2015-2018) « *Flore des villes et flore des champs* », encadrement : Emmanuelle Porcher & Nathalie Machon (MNHN)
- Loreleï Cazenave (2014-2015) « *Gestion de la flore adventice en viticulture* », encadrement : Stéphane Cordeau (Inra Dijon) & Didier Alard (Université de Bordeaux)
- Azaad Gaungoo (2011-2013) « *Le comportement des adventices lianescentes dans la culture de la canne à sucre à Maurice : Une approche biologique, écologique et agronomique* », encadrement : Thomas Le Bourgeois (Cirad).
- Benjamin Borgy (2008-2011) « *Dynamique et assemblage des communautés adventices : Approche par modélisation statistique* », encadrement : Xavier Reboud (Inra Dijon).
- Clément Tschudy (2008-2009) «*Effets attendus des évolutions récentes de l'agriculture sur la nature et dynamique des flores adventices* », encadrement : Bernard Nicolardot (AgroSup Dijon)
- Mélanie Le Guilloux (2008-2009) « *Structuration spatiale des espèces d'adventices de culture et leur utilisation de l'espace au sein d'une mosaïque paysagère hétérogène* », encadrement : Sandrine Petit (Inra Dijon)

PARTICIPATION A DES JURYS DE RECRUTEMENT

- Jury de recrutement d'un poste d'ingénieur d'étude « environnements géo-naturels et anthropisés » de l'Inra ouvert au concours externe en 2018.

EVALUATION DES ARTICLES SCIENTIFIQUES

- Evaluation des articles scientifiques pour les journaux suivants: *Agriculture, Ecosystems & Environment* (7), *Annals of Applied Biology* (1), *Applied Vegetation Science* (2), *The Botanical Review* (1), *Botany Letters* (5), *Crop Protection* (1), *Journal of Biogeography* (2), *Journal of Vegetation Science* (3), *Weed Research* (9), …

- Editeur associé pour *Weed Research* (depuis 2014), *Botany Letters* (depuis 2014) et *Invasive Plant Science & Management* (depuis 2015). Je suis également membre du Comité de Rédaction du *Journal de Botanique* de la Société Botanique de France.

- Depuis 2016, j'édite une série de monographie sur les plantes exotiques envahissantes en Europe dans une nouvelle section de la revue *Botany Letters*. Les trois premières sont parues de 2016 à 2018.

ANIMATION DE LA RECHERCHE

ORGANISATION DE WORKSHOPS, SEMINAIRES ET COLLOQUES

- Membre du comité scientifique et comité d'organisation du colloque international "*17th European Weed Research Society Symposium*" 23-26 June 2015 Montpellier SupAgro, France.

- Organisateur principal et coordinateur du comité d'organisation et du comité scientifique du colloque international "*4th International Symposium on Weeds & Invasive Plants* " 19-22 Mai 2014 Montpellier SupAgro, France. 171 participants de 35 pays.

- Membre du comité scientifique du colloque international "*2nd International WorkshopInvasive Plants in the Mediterranean Type Regions of the World*" 02/06 August 2010, Trabzon, Turquie.

PARTICIPATION A DES ATELIERS DE TRAVAIL

- EPPO Training course on the EPPO prioritization process for invasive alien plants (Paris, 2013-03-12/14)

APPARTENANCES A DES SOCIETES SAVANTES

- Société Botanique de France (SBF), Société Botanique du Centre-Ouest (SBCO), Société Botanique d'Alsace (SBA), Société d'Horticulture et d'Histoire naturelle de l'Hérault (SHHNH), Association Mycologique et Botanique de l'Hérault et des Hauts-Canton (AMBHH),
- Société française d'écologie et d'évolution (Sfe²)
- European Weed Research Society (EWRS)
- International Ragweed Society (IRS)

Liste des travaux

Abréviations : P = publié ou sous presse, S = soumis, Pr= en préparation pour soumission.
Le nom des personnes encadrées (Master, Doctorant) est souligné.

1. Publications scientifiques dans des revues à comité de lecture

Pr46 - Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Barhen, A., Chadoeuf, J., Cilly, D., Cluzeau, D., **Fried, G.**, Goulard, M., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J. and Monestiez, P. (2019) A nation-wide, long-term monitoring program to assess biodiversity response to the use of agrochemicals in farmlands. Journal visé : *Ecology & Evolution*

Pr45 - **Fried, G.**, Chauvel, B., Munoz, F., Reboud, X. (2019). The traits that make a weed successful in maize crops based on a diachronic prospection at the national scale of France between the 1970s and the 2000s. Journal visé : *Agriculture, Ecosystems & Environment*

S44 - Boinot, S., **Fried, G.**, Storkey, J., Metcalfe, H., Barkaoui, K., Lauri, P.E. & Mézière, D. (2019) Agroforestry systems: reservoirs for weeds or refugia for plant diversity? ***Agriculture, Ecosystems & Environment*** (soumis).

S43 - González-Moreno, P., Lazzaro, L., Vilà, M., Preda, C., Adriaens, T., Bacher, S ., Brundu, G., Copp, G.H., Essl, F., García-Berthou, E., Katsanevakis,S., Lucy, F., Nentwig, W., Roy, H., Srėbalienė, G., Talgø, V., Vanderhoeven, S., […], **Fried G.**, […] & M. Kenis (2019). Consistency of impact assessment protocols for non-native species. ***NeoBiota*** (soumis).

S42 - Krähmer, H., Andreasen, C., Economou-Antonaka, C., Holec, J., Kalivas, D., Kolářová, M., Novak, R., Panozzo, S., Pinke, G., Salonen, J., Sattin, M., Stefanic, E., Vanaga, I. & **Fried, G**. (2019) A review on weed mapping in Europe: state of the art and future tasks. ***Crop Protection*** (major revisions).

S41 - Munoz, F., **Fried, G.**, Armengot, L., Bourgeois, B., Bretagnolle, V., Chadoeuf, J., Mahaut, L., Plumejeaud, C., Storkey, J., Violle, C., Gaba, S. (2019). Into the biogeographical and ecological melting pot of weeds. ***Weed Research*** (major revisions).

S40 - **Fried, G.**, Armengot, L., Storkey, J., Bourgeois, B., Gaba, S., Mahaut, L., Violle, C., Munoz, F. (2019). Mass effect and adaptation to arable fields enhance local abundance of weeds, while other traits influence regional frequency through crop specialization. ***Journal of Biogeography*** (soumis).

S39 - **Fried, G.**, Carboni, M., Mahaut, L., Violle, C. (2019). Functional traits help shedding light on the impacts of plant invasions. ***Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*** (major revisions)

S38 - Mahaut, L., Gaba, S., **Fried, G.** (2019) A functional diversity approach of crop sequences reveals that weed diversity and abundance differentially respond to temporal variability. ***Journal of Applied Ecology*** (major revisions)

P37 – **Fried, G.**, Cordeau, S., Métay, A. & Kazakou, E. (2019). Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping plant communities structure and composition in French vineyard. ***Agriculture, Ecosystems & Environment*** 275: 1-13.

P36 – Bourgeois, B., Munoz F., **Fried, G.**, Mahaut, L., Armengot, L., Denelle P., Storkey, J., Gaba, S. & 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): 1–11.

P35 - **Fried, G.**, Villers, A. & Porcher, E. (2018) Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. ***Agriculture, Ecosystems & Environment*** 261: 33-44.

P34 - Lommen, S.T.E., Hallmann, C.A., Jongejans, E., Chauvel, B., Leitsch-Vitalos, M., Alexanyan, A., Toth, P., Preda, C., Šćepanović, M., Onen, H., Tokarska-Guzik, B., Anastasiu, P., Dorner, Z., Fenesi, A., Karrer, G., Nagy, K., Pinke, G., Tiborcz, V., Zagyvai, G., Zalai, M., Kazinczi, G., Leskovsek, R., Stesevic, D., **Fried, G.**, Kalatozishvili, L., Lemke, A. & Müller-Schärer, H. (2018). Explaining variability in the production of seed and allergenic pollen by invasive Ambrosia artemisiifolia across Europe. ***Biological invasions*** https://doi.org/10.1007/s10530-017-1640-9

P33 - **Fried, G.**, Mahaut, L., Pinston, A., Carboni, M. (2018). Abiotic constraints and biotic resistance control the establishment success and abundance of invasive *Humulus japonicus* in riparian habitats. ***Biological invasions*** 20 (2): 315-331.

P32 - Mahaut, L., **Fried, G.**, Gaba, S. (2018). Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. ***Oikos*** 127(1): 147-160.

P31 - Tanner, R., Branquart, E., Brundu, G., Buholzer, S., Chapman, D., Ehret, P., **Fried, G.**, Starfinger, U., van Valkenburg, J. (2017). The prioritisation of a short list of alien plants for risk analysis within the framework of the Regulation (EU) No. 1143/2014. ***NeoBiota*** 35: 87-118

P30 – Gaba, S., Perronne, R., **Fried, G.**, Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, C., Guillemin, J.-P., Louviot, G., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., Reboud, X. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. ***Weed Research*** 57(3): 123-147.

P29 – Branquart, E., Brundu, G., Buholzer, S., Chapman, D., Ehret, P., **Fried, G.**, Starfinger, U., van Valkenburg, J., Tanner, R. (2016). The prioritization of invasive alien plants for risk assessment within the framework of the Regulation (EU) No. 1143/2014. ***EPPO Bulletin*** 46(3): 603-617.

P28 – Kazakou, E., **Fried, G.,** Violle, C., Gimenez, O., Richarte, J., Metay, A. (2016). A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. ***Botany Letters*** 163 (4): 373-388.

P27 – **Fried, G.**, Dessaint F., Reboud, X. (2016). Local and regional changes in taxonomic and functional diversity of arable weed communities in Burgundy (France) between the 1970s and the 2000s. ***Botany Letters*** 163 (4): 359-371.

P26 – Gaba, S., Reboud, X., **Fried, G.** (2016) Agroecology and conservation of weed diversity in agricultural lands. ***Botany Letters*** 163 (4) 351-354.

P25 – Colbach, N., Bertrand, M., Busset, H., Colas, F., Dugué, F.,Farcy, P., **Fried, G.**, Granger, S. , Meunier, D., Munier-Jolain, N. M. , Noilhan, C., Strbik, F., Gardarin, A. (2016) Uncertainty analysis and evaluation of a complex, multi-specific weed dynamics model with diverse and incomplete data sets. ***Environmental Modelling & Software*** 86 184-203.

P24 – **Fried, G.**, Caño, L., Brunel, S., Beteta, E., Charpentier, A., Herrera, M., Starfinger, U., Panetta F.D. (2016). Monographs on Invasive Plants in Europe: *Baccharis halimifolia* L. ***Botany Letters*** 163 (2) : 127-153.

P23 – **Fried, G.** (2016) Monographs on invasive plants in Europe. A new series for *Botany Letters*. Rationale and instructions. ***Botany Letters*** 163 (2): 125.

P22 – **Fried G.** & Panetta F.D. (2016). Comparing an exotic shrub's impact with that of a native life form analogue: *Baccharis halimifolia* L. versus *Tamarix gallica* L. in Mediterranean saltmarsh communities. ***Journal of Vegetation Science*** 27 (4): 812-823

P21 – Kriticos D.J., Brunel S., Ota N., **Fried G.**, Oude Lansink A.G.J.M., Panetta F.D., et al. (2015) Downscaling Pest Risk Analyses: Identifying Current and Future Potentially Suitable Habitats for *Parthenium hysterophorus* with Particular Reference to Europe and North Africa. ***PLoS ONE*** 10(9): e0132807.

P20 – Cucherousset, J., **Fried, G.**, Cote, J., Renaud, D. (2015). « Invasions biologiques et fonctionnement des écosystèmes caractérisation des impacts écologiques liés aux espèces invasives. ***Revue d'Ecologie (Terre et Vie)***, 70 : (Sup. 12 « Espèces invasives »): 49-52.

P19 – **Fried, G.**, Belaud, A., Chauvel, B. (2015). Ecology and impact of an emerging invasive species in France: western ragweed (*Ambrosia psilostachya* DC.). ***Revue d'Ecologie (Terre et Vie)***, 70 (Sup. 12 « Espèces invasives »): 53-67.

P18 – **Fried, G.**, Chauvel, B., Reboud, X. (2015). Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. ***Weed Research***, 55: 514-524.

P17 – Brunel, S., Panetta, D., **Fried, G.**, Kriticos, D., Prasad, R., Lansink,A. O., Shabbir, A., Yaacoby, T. (2014). Preventing a new invasive alien plant from entering and spreading in the Euro-Mediterranean region: the case study of *Parthenium hysterophorus*. ***EPPO Bulletin*** 44(3) : 479-489.

P16 – **Fried, G.**, Laitung, B., Pierre, C., Chagué, N., Panetta, F.D. (2014). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. ***Biological Invasions*** 16 (8) : 1639-1658 DOI: 10.1007/s10530-013-0597-6

P15 – Gaba,S., **Fried, G.**, Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.-L. (2014). Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. ***Agronomy for Sustainable Development*** 34 : 103-119. DOI 10.1007/s13593-013-0166-5

P14 – Fried, G., Balmès, V., Germain, J.-F. (2013). A contribution to the inventory and impacts of phytophagous insects found on *Baccharis halimifolia* in its introduced range in France. ***EPPO Bulletin*** 43 : 285-289.

P13 – Brunel, S., Brundu, G., **Fried, G.** (2013). Eradication and control of invasive alien plants in the Mediterranean Basin: towards better coordination to enhance existing initiatives. ***EPPO Bulletin*** 43 : 290-308.

P12 – Fried, G., Kazakou, E., Gaba.,S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. ***Agriculture, Ecosystems & Environment*** 158 : 147-155. doi 10.1016/j.agee.2012.06.005

P11 – Petit, S. & **Fried, G.** (2012). Patterns of weed co-occurrence at the field and lanscape level. ***Journal of Vegetation Science*** 23 : 1137-1147. doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01421.x

P10 – Brundu, G., Aksoy, N., Brunel, S., Eliàs, P., **Fried, G.** (2011). Rapid surveys for inventorying alien plants in the Black Sea region of Turkey. ***EPPO Bulletin*** 41 : 208-216.

P9 – Fried, G., Petit, S., Reboud, X. (2010). A specialist-generalist classification of the French arable flora and its response to changes in agricultural practices. ***BMC Ecology***, 10:20 doi:10.1186/1472-6785-10-20

P8 – Brunel, S., Branquart, E., **Fried, G.**, van Valkenburg, Y., Brundu, G., Starfinger, U., Buholzer, S., Uludag, A., Joseffson, M., Baker, R. (2010). EPPO Prioritization process for Invasive Alien Plants. ***EPPO Bulletin*** 40 : 407-422.

P7 – Brunel, S., Schrader, G., Brundu, G., **Fried, G.** (2010). Emerging invasive alien plants for the Mediterranean Basin. ***EPPO Bulletin*** 40 : 219-238.

P6 – Fried, G. (2010). Résumé de thèse : Variations spatiales et temporelles des communautés adventices des cultures annuelles en France. ***Acta Botanica Gallica*** 157 : 183-192.

P5 – Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X. (2009). A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. ***Journal of Vegetation Science***, 20 : 49-58.

P4 – Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? ***Biological Conservation*** 142 : 238-243.

P3 – Fumanal, B., Girod, C., **Fried, G.**, Bretagnolle, F., Chauvel, B. (2008). Can the large ecological amplitude of *Ambrosia artemisiifolia* explain its invasive success in France? ***Weed Research*** 48: 349-359.

P2 – Fried G., Norton L.R., Reboud X. (2008). Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. ***Agriculture, Ecosystems & Environment*** 128: 68-76.

P1 – Fried G., Reboud X. (2007). Evolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. ***Oléagineux, Corps gras, Lipides*** 14: 130-138.

2. Ouvrages

O4 – Fried, G. (2017). *Guide des plantes invasives*. Nouvelle Edition. Collection « L'indispensable guide des…Fous de Nature! (Ed. G. Eyssartier). Editions Belin, 302 p.

O3 – Branquart, E. & **Fried, G.** (2016). *Espèces envahissantes d'ici et d'ailleurs*. Collection Repères. Editions du Gerfaut, 192 p.

O2 – Fried, G. (2012). *Guide des plantes invasives*. Collection « L'indispensable guide des…Fous de Nature! (Ed. G. Eyssartier). Editions Belin, 272 p.

O1 – Fried, G. (2009). *Les plantes messicoles et les plantes remarquables des cultures en Alsace. Atlas écologique et floristique*. DIREN Alsace – Conseil général du Bas-Rhin – Université Louis Pasteur de Strasbourg – Société Botanique d'Alsace, Strasbourg, France, 174 p.

3. Chapitres d'ouvrage

CO3 – **Fried, G.** (2018). Le cas des espèces exotiques envahissantesdans les champs cultivés. In: Chauvel, B., Darmency, H., Munier-Jolain, N., Rodriguez, A. (eds.), *Gestion durable de la flore adventice des cultures*. Editions Quae, 257-273.

CO2 – **Fried, G.**, Maillet, J. (2018). Diversité et réponses de la flore des champs cultivés à l'évolution des pratiques agricoles en France. In: Chauvel, B., Darmency, H., Munier-Jolain, N., Rodriguez, A. (eds.), *Gestion durable de la flore adventice des cultures*. Editions Quae, 39-57.

CO1 – **Fried, G.**, Chauvel, B., Reynaud, P., Sache, I. (2017). Decreases in Crop Production by Non-native Weeds, Pests, and Pathogens. In: M. Vilà, P.E. Hulme (eds.), Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services, Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology 12: 83-101 DOI 10.1007/978-3-319-45121-3_6

4. Articles scientifiques publiés dans des revues de vulgarisation scientifique (avec comité de lecture)

V32 - Kessler, F., Brousseau, C., Dao, J. & **Fried, G.** (2018). Découverte d'une plante nouvelle pour l'Ariège et la France métropolitaine. ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 82: 17-24

V31 - Chauvel, B., **Fried, G.**, Monty, A., Rossi, J.-P., Tassus X., Le Bourgeois T. (2018). Ambroisie trifide, ambroisie à épis lisses : deux poids, deux mesures. ***Phytoma – La Santé des Végétaux*** 712: 47-51.

V30 – **Fried, G.** (2017). A propos de l'extension de *Bothriochloa barbinodis* (Lag.) Herter en France. ***Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*** 48: 119-126.

V29 - Le Bourgeois, T., Rodriguez, A., Vela, E., Marnotte, P. & **Fried, G.** (2017). Focus sur une espèce : *Ibicella lutea* (Lindl.) Vand Eselt. Nouvelle observation d'une curieuse plante dans la Haute Garonne. ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 79 : 53-56.

V28 – Fried, G. (2017). La recherche sur les plantes invasives au début du XXIème siècle: résumé du 4ème Symposium International sur les Plantes Invasives, Montpellier 19-23 mai 2014. ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 77: 87-107

V27 – Chauvel, B., Rodriguez, A., Fried, G. (2017). Focus sur une espèce : *Abutilon theophrasti* Medik. : Abutilon theophrasti, pas encore la fibre pour s'installer en France ? ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 77: 41-48

V26 – Fried, G. (2016). Faut-il continuer à planter des stipes cheveux d'ange? ***Phytoma – La Santé des Végétaux*** 697 : 31-35.

V25 – Streito, J.-C. & Fried, G. (2016). Petit tour d'horizon des invasions d'insectes et autres ravageurs de végétaux. ***La Garance Voyageuse*** 113 : 12-18.

24 – Fried, G. (2015) Focus sur une espèce : *Atriplex halimus* L. (Amaranthaceae). ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 72: 69-71.

V23 – Chauvel, B., Rodriguez, A., Moreau, C., Martinez, Q., Bilon, R. & Fried, G. (2015) Développement d'*Ambrosia trifida* L. en France: connaissances historiques et écologiques en vue d'une éradication de l'espèce. ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 71(3): 25-38

V22 – Fried, G. & Dumbardon-Martial, E. (2015). Premier signalement et extension rapide d'*Erigeron* bellioides DC. (Asteraceae) en Martinique. ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France***, 70 : 23-33.

V21 – Fried, G., Girod, C., Tison, J.-M. (2014). Focus sur une espèce : *Solanum mauritianum* Scop. en Corse et sur la Riviera, une naturalisation presque passée inaperçue. ***Journal de Botanique de la Société Botanique de France*** 67 : 107-110.

V20 – Fried, G., Chauvel, B., Gaba, S., Jullien, J., Pointereau, P., Rodriguez, A., Reboud, X. (2014). Flore du blé d'hiver : les facteurs qui influencent sa composition et sa diversité. ***Phytoma – La santé des végétaux*** 679 : 39-43

V19 – Fried, G., Chauvel, B., Rodriguez, A., Jullien, J., Reboud, X. (2014). Flore du blé d'hiver : quarante ans d'évolution. ***Phytoma – La santé des végétaux*** 678 : 42-47

V18 – Fried, G., Tison, J.-M. (2014). Redécouverte de *Cuscuta monogyna* Vahl (Convolvulaceae) dans l'Hérault et discussion sur le statut de l'espèce en France. ***Biocosme mésogéen*** 31 (1) : 5-23.

V17 – Reboud, X., Gaba, S., Borgy, B., Bonneau, M., Délos, M., Fried, G. (2013). Que nous disent les réseaux d'observatoires sur les réactions de la flore adventice aux évolutions des pratiques agricoles ? ***Innovations Agronomiques*** 28 : 127-140

V16 – Fried, G., Chauvel, B., Rodriguez, A., Jullien, J., Reboud, X. (2013). Biovigilance flore adventice : le point dans trois bassins de production de colza. ***Phytoma – La santé des végétaux*** 664 : 8-14.

V15 - Kazakou , E., **Fried, G.**, Richarte, J., Lesniak , V., Guilpart, N., Andrieux, P., Metay, A. (2012). Réponses de la flore adventice aux différents modes d'entretien du sol et effets sur la croissance de la vigne : le cas du Domaine du Chapitre (Sud de la France). ***Progrès Agricole et Viticole***, 129 (19), 453-457.

V14 – Fried, G. (2011). Session Sud-Corse. 17-24 avril 2010. Troisième jour : 20 avril 2010. Mare temporaire de Padulu et plateau calcaire de Bonifacio : Pertusato et Saint Roch. ***Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest (nouv. sér.)*** 42 : 507-518

V13 – Mandon-Dalger, I., Fried, G., Ehret, P., Poulet, N., Mazaubert, E., Dutartre, A. (2011). Anticipation et rapidité sont la base d'une gestion efficace. ***Sciences Eaux & Territoires*** 6 : 78-85.

V12 – Mandon-Dalger, I., Fried, G., Marco, A., Leblay, E. (2011). Protocoles de hiérarchisation des plantes invasives en vue de leur gestion : existant et perspectives en France. ***Sciences Eaux & Territoires*** 6 : 86-91.

V11 – Chauvel, B., Fried, G. (2009). Dans la jungle des milieux cultivés. ***Dossier Pour la Science*** 65 : 32-37.

V10 – Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X. (2008). Evolution de la flore adventice des champs cultivés au cours des dernières décennies : vers la sélection de groupes d'espèces répondant aux systèmes de culture. ***Innovations Agronomiques*** 3 : 15-26.

V9 – Gasquez, J., Fried, G., Délos, M., Gauvrit, C., Reboud, X. (2008). Vers un usage raisonné des herbicides : analyse des pratiques en blé d'hiver de 2004 à 2006. ***Innovations Agronomiques*** 3 : 145-156.

V8 – Fried, G. & Cadet, E. (2007). Le lieu-dit « Beuchail » à Fleurey-sur-Ouche (21) : un site remarquable pour la flore messicole. ***Le Monde des Plantes*** 493: 19-23.

V7 – Fried, G., Reboud, X., Gasquez, J., Délos, M. (2007). Réseau Biovigilance flore en grandes culture. ***Phytoma-LDV*** 610: 10-16.

V6 – Girod, C., Cadet, E., Fried, G. (2007). *Salvia reflexa* Hornem. (Lamiaceae), adventice nouvelle pour la France, découverte en Côte-d'Or. ***Le Monde des Plantes*** 493: 24-26.

V5 – Fried G., Chauvel B, Reboud X, Chollet D, Bombarde M, Delos M (2006). Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol ?, ***Phytoma-LDV*** 596: 37-43.

V4 – Fried, G., Reboud, X., Bibard, V., Bombarde, M., Delos, M. (2006). Mauvaises herbes du maïs. 25 ans d'évolution dans les grandes régions de production. ***Perspectives Agricoles*** 320: 68-74.

V3 – Fried, G., Bombarde, M., Delos, M., Gasquez, J., Reboud, X (2005). Les mauvaises herbes du maïs : ce qui a changé en 30 ans. ***Phytoma-LDV*** 586: 47-51.

V2 – Boeuf, R., Fried, G., Royer, J.M. (2004). Les Festuco-Brometea en Alsace. Sortie SBA du 22 juin 2004. ***Bulletin de liaison de la Société Botanique d'Alsace*** 18 : 32-33.

V1 – Mercier, L., **Fried, G.** (2004). Preliminary Study of the Tracks of Captive Otters (Lutra lutra) as a Tool for Field Research. ***IUCN Otter Spec. Group Bull.*** 21(2): 94 – 99

5. Articles scientifiques publiés dans des actes de colloques scientifiques (avec ou sans comité de lecture)

NB : le nom souligné par un double trait est la personne ayant présenté la communication. Le nom souligné une fois est l'étudiant.e encadré.e

A17 – **Fried, G.** (2016). Faut-il continuer à planter des stipes cheveux d'ange (*Nassella tenuissima*) ? ***4ème Conférence sur l'entretien des jardins végétalisés et infrastructures.*** AFPP, Toulouse, France, 19-20 octobre 2016.

A16 - Mézière D., Boinot, S., de Waal ,L., Cadet, E., **Fried, G.** (2016). Arable weeds in alley cropping agroforestry systems - Results of a first year study. ***3rd European Agroforestry conference***, Montpellier, 23-25 May 2016.

A15 – **Fried , G.**, Chauvel , B., Reboud, X. (2013). Exploitation des données d'épidemiosurveillance a l'échelle de la décade : les pratiques culturales en colza influencent aussi indirectement la composition de la flore adventice du blé d'hiver. ***22e Conférence du COLUMA – Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.*** AFPP, Dijon, France, 10-12 Décembre 2013, 153-162.

A14 – Ehret, P., **Fried, G.**, Brunel, S. (2013). Présentation d'un outil de hiérarchisation rapide des plantes exotiques devant faire l'objet d'une analyse de risque phytosanitaire. ***3ème Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles.*** AFPP, Toulouse, France, 15-17 octobre 2013, 701-711.

A13 – **Fried, G.**, Mandon-Dalger, I. (2013). Le point sur quelques espèces invasives émergentes en France. ***3ème Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles.*** AFPP, Toulouse, France, 15-17 octobre 2013, 691-700. [PDF]

A12 – Chagué, N. & **Fried, G.** (2011). Community-level impacts of three invasive alien plants in Mediterranean coastal habitats. In: Bohren, C.; Bertossa, M.; Schönenberger, N.; Rossinelli, M.; Conedera, M. (ed) ***3rd International Sympolsium of Environmental Weeds and Invasive Plants.*** October 2 to 7 2011. Monte Verità, Ascona, Switzerland.

A11 – **Fried, G.** (2010). Prioritization of potential invasive alien species in France. In: Brunel, S., Uludag, A., Fernadez-Galiano, E., Brundu, G. (ed.) ***2nd International Workshop Invasive Plants in the Mediterranean Type Regions of the World***, 2010-08-02/06, Trabzon, Turkey, 120-138. [PDF]

A10 – Ehret P., **Fried G.**, Mandon-Dalger I. (2009). Vers une stratégie nationale de lutte contre les plantes invasives en France ? ***2ème Conférence sur l'entretien des espaces verts, jardins, gazons, forêts, zones aquatiques et autres zones non agricoles***. Angers, France, 28-29 octobre 2009, 315-327. [PDF]

A9 – **Fried, G.**, Brunel, S. (2009). Un nouvel outil de hiérarchisation des plantes exotiques : premiers résultats de son application sur une liste de 217 especès présentes en France. ***XIIIème Colloque international sur la Biologie des Mauvaises Herbes***. Dijon, France, 8 – 10 septembre 2009, 477-489. [PDF]

A8 – **Fried, G.** (2009). Changement d'habitat d'*Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) au cours de son invasion en France. ***XIIIème Colloque international sur la Biologie des Mauvaises Herbes.*** Dijon, France, 8 – 10 septembre 2009, 473-476. [PDF]

A7 – **Fried, G.**, Mandon-Dalger, I., Ehret, P. (2009). L'analyse de risque comme outil dans une stratégie de lutte contre les plantes invasives (emergentes) en France. ***XIIIème Colloque international sur la Biologie des Mauvaises Herbes.*** Dijon, France, 8 – 10 septembre 2009, 434-445.

A6 – Dessaint, F., **Fried, G.**, Barralis, G. (2007). Déclin et changements au sein de la flore adventice : quelle évolution en 30 ans ? ***20ème conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.*** Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 417-426.

A5 – Granger, S., **Fried, G.**, Thomas, J. (2007). Typologie des pratiques culturales et mauvaises herbes associées : le cas du maïs. ***20ème conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.*** Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 393-402.

A4 – Cadet, E., **Fried, G.**, Chauvel, B. (2007). Diversité floristique en jachère faune sauvage : quels risques d'apparition d'espèces envahissantes ? ***20ème conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.*** Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 382-392.

A3 – **Fried G.**, Reboud X. (2007). Au-delà du simple constat, comment analyser et prévoir les évolutions de la flore adventice ? ***20ème conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.*** Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 367-376.

A2 – **Fried G.**, Girod C., Jacquot M., Dessaint F. (2007). Répartition de la flore adventice à l'échelle d'un paysage agricole : analyse de la diversité des pleins champs et des bordures. ***20ème conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes***. Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007, 346-355.

A1 – **Fried G.**, Reboud X., Gasquez J. Delos M. (2007). Le réseau « Biovigilance Flore » : Présentation du dispositif et première synthèse des résultats. ***Vingtième conférence du Columa. Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes.*** Dijon, France, 11 et 12 Décembre 2007 : 315-325.

6. Autres communications scientifiques

C41 - Fried, G., 2018. Les disservices des adventices et les bases écologiques de leurs interactions avec les maladies et les ravageurs Conséquences pour la gestion. ***Journées d'information SNHF, Plantes spontanées et jardinage : quelles cohabitations ?*** SNHF, Paris, 11 décembre 2018. Communication orale.

C40 - **Fried, G.**, Brun, C., 2018. Qui ? Quand ? Comment ? D'où ? Inventaire des espèces végétales introduites sur le territoire national : Archéophytes et Néophytes de France. ***Colloque du GdR 3647 CNRS 'Invasions Biologiques'***, Rennes, 22 octobre. Communication orale.

C39 - **Fried, G.**, Villers, A., Porcher, E., 2018. Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. ***International Conference on Ecological Sciences. Sfe²***, Rennes, France, 22-25 octobre 2018. Communication orale.

C38 - Mahaut, L., Perronne, R., **Fried, G.**, Gaba, S. (2017). Weed cohort succession as a main driver of weed diversity dynamic throughout winter cereal cropping season in both presence and absence of crop species. ***EASY Conference, Groupe « Ecologie & Agriculture » de la Société Française d'Ecologie (Sfe), Ecology & Agriculture Summit for Young scientists***, Chizé, France, 22-24 mars 2017. Communication orale.

C37 – Bourgeois, B., Denelle, P., Munoz, F., **Fried, G.**, Gaba, S., Storkey, J. and Violle C. (2017). What makes a weed a weed? Towards a functional characterization. ***Functional Ecology and Environment conference***. Toulouse, France. July 11-12, 2017. Université Toulouse III, INPT-ENSAT & CNRS. Communication orale.

C36 - Villers, A., Andrade, C., **Fried, G.**, Cluzeau, D., Pillon, O., Julliard, R., Balent, G., Carles, M., Calatayud, F., Sheeren, D., Jullien, J., Lenne, N., Monestiez, P. (2016). Monitoring the consequences of the use of agro-chemicals on common biodiversity in French farmlands. ***Sfécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences***, Marseille, France, 24-27 octobre 2016. Communication orale.

C35 - Mahaut, L., Fried, G., **Gaba, S.** (2016). Patch dynamics as a principal driver of weed species assembly. ***Sfécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences***, Marseille, France, 24-27 octobre 2016. Communication orale.

C34- Mahaut, L., Gaba, S., Fried, G. (2016). Weed diversity responses to crop sequence: a conceptual framework to test ecological predictions. ***Sfécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences***, Marseille, France, 24-27 octobre 2016. Communication affichée.

C33 - Mahaut, L., Laviron, X., Gaba, S., **Fried, G.** (2016). Assessing the effect of herbicide on crop-weed interaction with weed-crop phylogenetic and functional similaries. ***Sfécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences***, Marseille, France, 24-27 octobre 2016. Communication affichée.

C32 - Gaba, S., Bourgeois, B., Armengot, L., Bonneu, F., Bretagnolle, V., Chadoeuf, J., **Fried, G.**, Gabriel, E., Poggio, S., Mahaut, L., Munoz, F., Plumejeaud, C., Storkey, J., Violle, C. (2016). The DISCO-WEED project : disentangling the role of anthropic DISturbances and eCOlogical processes on WEED community assembly. ***Sfécologie-2016, International Conference of Ecological Sciences***, Marseille, France, 24-27 octobre 2016. Communication affichée.

C31 - Mahaut, L., Bourgeois, B., **Fried, G.**, Bretagnolle, V., Bretagnolle, F., Gaba, S. (2016). Spatial and temporal presence of grasslands maintain local weed diversity thanks to spatio-temporal dispersal process. ***Seed Ecology V. Conference***, Caeté, Brazil, 21-25 August 2016. Communication affichée

C30 - Mahaut, L., Bretagnolle, V., Gaba, S., **Fried, G.** (2016). Is the effect of grassland on weed diversity similar when present in the landscape or in the crop succession ? ***Seed Ecology V. Conference***, Caeté, Brazil, 21-25 August 2016. Communication affichée

C29 - Mézière, D., Boinot, S., Cadet, E., **Fried, G.** (2015). Quel impact de l'agroforesterie associant grandes cultures et arbres sur les communautés adventices ? ***Journée GIS HP2E RMT Florad***, Paris, France, 15 décembre 2015. Communication affichée

C28 - González-Moreno, P., Uludağ, A., Juárez, A., Andjelković, A., Montero, A., D'hondt, B., Foggi, B., Giuliani, C., Marchante, E., Essl F., **Fried G.**, Marchante, H., Onen, H., Pergl, J., Morais, M.C. S.M., Vilà, M., Vanderhoeven, S. (2015). Assessment of impacts of biological invasions: an analysis across established protocols. ***13th European Ecological Federation (EEF)***, Rome, Italy, 21- 25 September 2015. Communication orale

C27 – Mahaut, L., **Fried, G.**, Gaba, S. (2015). Comment la succession des pratiques agricoles affecte la structure et la composition des communautés adventices ? ***Journée des Doctorants, École Doctorale E2S***, Dijon, France, 16 mars 2015. Communication affichée

C26 – Mahaut, L., **Fried, G.** (2015). Impact of an invasive vine (Humulus japonicus) on species composition and diversity in riparian habitats. ***17th EWRS Symposium***, Montpellier, France, 23-26th June 2015. Communication affichée

C25 - Belaud, A., **Fried, G.**, Chauvel, B. (2014). Introduction et dispersion des Ambroisies en France : Approche comparative ***Colloque de lancement du GdR 'INVASIONS BIOLOGIQUES'*** Rennes, France, 20–22 Octobre 2014

C24 - Belaud, A., **Fried, G.**, Chauvel, B. (2014). Invasion de l'ambroisie a épis lisses en France : un succès relatif et des impacts modérés ? ***Colloque de lancement du GdR 'INVASIONS BIOLOGIQUES'*** Rennes, France, 20–22 Octobre 2014

C23 – Mahaut, L., **Fried, G.** (2014). ***4th International Symposium on Weeds and Invasive Plants (Agricultural Weeds and Plant Invaders)***, Montpellier, France, 18-23 May 2014. Communication affichée

C22 – **Fried, G.**, Panetta, F.D. (2014). Looking for a threshold impact of groundsel tree (Baccharis halimifolia L.) on Mediterranean saltmarsh communities: comparison with a native shrub. ***4th International Symposium on Weeds and Invasive Plants (Agricultural Weeds and Plant Invaders)***, Montpellier, France, 18-23 May 2014. Communication affichée

C22 - Gaba, S., Perronne, R., **Fried, G.**, Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, C., Guillemin, J.-P., Louviot, G., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., Reboud, X. (2014). WEED-DATA. Base de données 'Traits' des plantes adventices des agroécosystèmes. ***Colloque ECOVEG 10***, Lyon, France, 9-11 avril 2014. Communication affichée

C21 - van Valkenburg, J., Starfinger, U., Branquart, E., Buholzer, S., Brundu, G., **Fried, G.**, Brunel, S. (2012). How to distinguish the worst of the bad guys ? ***Neobiota 2012, 7th European Conference on Biological Invasions***, Pontevedra (Spain), 12-14 September 2012. Communication affichée

C20 - Petit, S., Gaba, S., Bretagnolle, F., Reboud, X., **Fried, G.** (2012). Evolution de la flore des champs cultivés en 30 ans : quelles causes et quelles conséquences ?. ***4ème Journées Francophones des Sciences de la Conservation. Le réveil du Dodo IV***, Dijon, FRA (2012-05-02 - 2012-05-04).

C19 – **Fried, G.**, Bretagnolle, V., Gaba, S. (2012). Impact des techniques agricoles sur l'assemblage des communautés adventices. ***Colloque ECOVEG 8***, Nancy, France, 28-30 mars 2012. Communication orale

C18 – **Fried, G.**, Chauvel, B. (2012). Predicting the potential European range of *Ambrosia artemisiifolia* L. ***Colloque Ambrosia 2012***, Lyon, France, 29-30 mars 2012. Communication affichée

C17 – Girod, C., **Fried, G.** (2011). *Euphorbia davidii* Subils, an agricultural emerging invader in France ? ***3rd International Sympolsium of Environmental Weeds and Invasive Plants***. Monte Verità, Ascona, Switzerland, 2-7 October 2011. Communication affichée

C16 – **Fried, G.**, Martinez, M. (2011). Relative importance of arable weeds for phytophagous insects. ***4th Workshop of the EWRS Working Group: Weeds and Biodiversity***, Dijon, 28 february-3 March 2011, Communication affichée

C15 - Gaba S., Amiaud B., Bretagnolle V., Le Guilloux M., Borgy B., **Fried G.** & Petit S. (2010). Les communautés des agro-écosystèmes ont-elles les mêmes règles d'assemblage que les communautés des milieux naturels ? ***Colloque Ecologie 2010***, Montpellier, France, 2-4 septembre 2010, Communication orale

C14 - **Fried, G.**, Brunel, S. (2010). Prioritization of potential Invasive Alien Plants in France. ***Colloque Ecologie 2010***, Montpellier, France, 2-4 septembre 2010, Communication affichée

C13 - **Fried, G.** (2010). Impact of *Humulus japonicus* on riparian communities in the south of France. ***2nd International Workshop Invasive Plants in the Mediterranean Type Regions of the World***, Trabzon, Turkey, 2-6 August 2010. Communication affichée

C12 – **Fried, G.**, Al Mouemar, A., Darmency, H. (2010). A proposal for a cooperation program on modeling the spread of invasive weeds. ***2nd International Workshop Invasive Plants in the Mediterranean Type Regions of the World***, Trabzon, Turkey, 2-6 August 2010. Communication affichée

C11 - **Fried, G.**, Mandon-Dalger, I., Ehret, P. (2009). Toward a framework to implement European strategy on invasive species in France. ***10th International Conference on the Ecology and Management of Plant Invasions (EMAPI)***, Stellenbosch, South Africa, 23–27 August 2009, Communication affichée

C10 - Fried, G. (2009). Changes in habitat preferences of Heracleum mantegazzianum (Apiaceae) during its invasion in France. ***10th International Conference on the Ecology and Management of Plant Invasions (EMAPI)***, Stellenbosch, South Africa, 23–27 August 2009, Communication affichée

C9 - **Fried, G.**, Brunel, S. (2009). A new screening process for prioritizing alien plants: application on 217 species in France. ***10th International Conference on the Ecology and Management of Plant Invasions (EMAPI)***, Stellenbosch, South Africa, 23–27 August 2009, Communication affichée

C8 - Cordeau, S., Gardarin, A., **Fried, G.**, Chauvel, B. (2008). Field boundary: an atypic area and flora. ***IALE annual conference: «Landscape Ecology and Conservation»***, September 2008 – Cambridge (UK). Communication affichée

C7 - **Fried, G.**, Cadet, E., Hoff, M., Mignotte, Y. (2007). Évolution de la distribution des espèces messicoles en Alsace et en Côte-d'Or. ***GéoFlore2007, Cartographie de la flore, de la végétation et des milieux*** - Velaine-en-Haye, 10-12 mai 2007. Communication affichée

C6 - Fumanal, B., Girod, C., **Fried, G.**, Bretagnolle, F., Chauvel, B. (2007). L'amplitude écologique d'Ambrosia artemisiifolia L. explique-t-elle son succès d'envahissement en France ? ***Colloque d'Écologie des Communautés Végétales « ECOVEG 3 »*** ; Bordeaux, 14-16 mars 2007. Communication affichée

C5 - **Fried, G.**, Bretagnolle, F., Reboud, X. (2007). Dynamique spatio-temporelle des populations d'adventices des cultures annuelles : existent-il des différences entre le centre et la marge de la niche écologique ? ***Colloque d'Écologie des Communautés Végétales « ECOVEG 3 »*** ; Bordeaux, 14-16 mars 2007. Communication affichée

C4 - **Fried, G.**, Bretagnolle, F., Reboud, X. (2006). La notion d'espèces généralistes/spécialistes comme clef de lecture de l'évolution des communautés. ***Colloque GDR « ComEvol »***, Montpellier, 13-15 novembre 2006. Communication affichée

C3 - **Fried G.**, Reboud X. (2006). Qu'est-ce que les communautés adventices nous apprennent sur les changements du milieu ? ***Réunion du Groupe de Biologie et Génétique des Populations, 28ème édition du Petit Pois Déridé***, Lille, France, 28-31 Août 2006. Communication orale

C2 - **Fried, G.**, Bretagnolle, F., Reboud, X. (2006). Assemblage des espèces adventices des champs cultivés : entre pratiques culturales et caractéristiques du milieu. ***Symposium "Écologie des Communautés Végétales" - ECOVEG 2***, Avignon, 5-7 avril 2006. Communication affichée

C1 – **Fried, G.**, Marage, D., Reboud, X. (2005). Analyse des groupes fonctionnels d'adventices dans les grandes cultures en France, ***Journées d'Ecologie Fonctionnelle***, Super-Besse, 8-10 mars 2005. Communication affichée.

Nombre de citations totales : 727 (Scopus), 1136 (Google Scholar),

H-index : 12 (Scopus), 15 (Google Scholar)

Tableau 1. Synthèse des travaux publiés (P) ou soumis (S), facteur d'impact (IF) en janvier 2019.

Journal	IF (2017)	Nb d'articles publiés	1er auteur	Dernier auteur	Co-signé avec étudiants	
					P	S ou Pr
Agriculture Ecosystems and Environment	3.541	4	4			
Agronomy For Sustainable Development	4.503	1				
American Journal of Botany	2.788	1			1	
Biological Conservation	4.660	1	1			
Biological Invasions	3.054	3	2		2	
BMC Ecology	2.315	1	1			
Botany Letters (anciennement Acta Botanica Gallica)	1.342	6	4	1		
Environmental Modelling and Software	4.177	1				
EPPO Bulletin	0.508	7	1	1		
Journal of Applied Ecology	5.740	0		1		1
Journal of Vegetation Science	2.658	3	2	1		
NeoBiota	3.405	1				
OCL Oleagineux Corps Gras Lipides	0.188	1	1			
Oikos	3.709	1			1	
Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics	2.820	0				1
PLoS One	2.766	1				
Revue d'Ecologie (Terre & Vie)	0.164	2	1		1	
Weed Research	1.766	3	1			
Total		**37**	**17**	**3**	**5**	**2**
Total dans des revues à IF>1		27	10	2	4	2

Liste des Annexes

6 articles représentatifs de mon parcours sont disponibles en annexe et introduits ci-dessous par quelques commentaires.

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

Il s'agit du premier article issu de mes travaux de thèse. Il est devenu l'un des articles les plus cités en écologie des communautés adventices (161 citations dans Scopus). Il mesure le poids des principaux facteurs abiotiques et des pratiques culturales qui déterminent la composition et la diversité des communautés adventices à l'échelle de la France. Il a été finalisé lors d'un séjour au Centre for Ecology & Hydrology à Lancaster (collaboration avec Lisa Norton).

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

Cet article fut l'un des premiers à appliquer les approches d'écologie fonctionnelle aux communautés adventices testant sur une large échelle spatio-temporelle l'idée que les pratiques culturales et leur évolution filtrent les adventices selon leurs valeurs de traits. Il montre que les espèces « gagnantes » qui ont progressé depuis les années 1970 ont des valeurs de traits différentes des espèces « perdantes » qui ont régressé sur cette même période. Les espèces en progression étant concentrées au sein d'un groupe fonctionnel particulier, avec des valeurs de traits en partie mimétique de ceux tournesol, des prédictions peuvent être faites quant à la probabilité de voir les autres espèces de ce groupe fonctionnel progresser en cas de maintien des mêmes conditions écologiques dans cette culture.

3. Fried, G., Laitung, B., Pierre, C., Chagué, N., Panetta, F.D. (2014). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. ***Biological Invasions*** 16 (8): 1639-1658.

C'est avec une grande joie que j'ai vu paraître cet article dans *Biological Invasions*. Il compare l'impact de huit plantes invasives dans différents habitats de la région méditerranéenne. Il est l'aboutissement d'un investissement important sur le terrain accompli à travers deux stages de Master 2 en 2011 et 2012 (420 quadrats répartis dans l'ex-région Languedoc-Roussillon sur une vaste zone entre Banyuls, le Grau du Roi et Alès). Il a permis de concrétiser mon travail de recherche engagé sur l'écologie des invasions à partir de 2011. C'est aussi ma première publication dans une revue de rang A avec des étudiants encadrés en Master 2 et il marque le début d'une collaboration fructueuse avec F. Dane Panetta (Université de Melbourne, Australie).

4. Fried, G., Mahaut, L., Pinston, A., Carboni, M. (2018). Abiotic constraints and biotic resistance control the establishment success and abundance of invasive *Humulus japonicus* in riparian habitats. ***Biological invasions*** 20 (2): 315-331

Cet article, issu d'un projet financé à l'échelle locale (projet HOPRISK), a permis d'encadrer deux stagiaires. Il s'agit d'un travail intégré avec des données récoltées sur le terrain et des expérimentations effectuées en conditions contrôlées en serres, combinant les résultats d'un stage de Master 1, d'un stage de Master 2 et d'une répétition de ces résultats une seconde année. Il montre la pertinence de l'utilisation des règles d'assemblage des communautés pour comprendre le succès d'établissement d'une espèce non-indigène à l'échelle d'un bassin versant. Il montre aussi l'importance relative des facteurs abiotiques et biotiques à différentes étapes du cycle de l'espèce invasive.

5. Mahaut, L., **Fried, G.**, Gaba, S. (2018). Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. ***Oikos*** 127(1): 147-160

Il s'agit du premier article publié par ma première doctorante (dont j'avais précédemment encadré le stage M2). Cette thèse exploite le même jeu de données (enrichi de données plus récentes) que j'ai analysé durant ma thèse (réseau Biovigilance Flore). Ce travail est l'un des premiers à mesurer le poids des conditions environnementales passées versus contemporaines dans l'assemblage des communautés adventices. Nous avons montré que la dispersion temporelle des adventices entre les communautés d'une séquence de culture peut permettre aux espèces de persister à travers une dynamique source-puit. Dans cette méta-communauté temporelle, la banque de graines joue le rôle de source de propagules à partir de laquelle les espèces adventices ayant un cycle de vie synchrone avec la disponibilité du patch peuvent le coloniser. Après la phase de colonisation du patch, certaines de ces espèces adventices sont filtrées en fonction de leur adéquation avec la qualité d'habitat du patch faisant de la saison de culture un compartiment « puit ».

6 - Fried, G., Villers, A. & Porcher, E. (2018) Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. ***Agriculture, Ecosystems & Environment*** 261: 33-44.

Si ce travail n'a pas impliqué d'étudiants, il est représentatif de mon travail d'animation de la recherche sur les réseaux de suivi de la biodiversité pilotés par le Ministère de l'Agriculture Depuis 2012, je suis impliqué dans le réseau 500 ENI qui suit 500 parcelles agricoles pour mesurer les effets non-intentionnels sur 4 taxons indicateurs de biodiversité non cibles des traitements (vers de terre, oiseaux, carabes, flore des bords de champs). Mon application est très intégrée : mise en place du protocole d'observation de la flore, formation des observateurs et réalisation d'un guide d'identification de 150 espèces des bords de champs, participation à l'écriture de la lettre semestrielle du réseau, validation et analyse des données, présentations auprès de différentes instances, etc. Cet article est le premier à valoriser les données du réseau. Il montre qu'au-delà de la gestion directe des bordures et du contexte paysager, les intrants chimiques appliqués dans la parcelle (fertilisation, herbicides) ont des effets décelables sur la composition et la diversité des communautés des bordures herbacées des parcelles.

Remerciements

Je voudrais commencer par remercier chaleureusement les membres du jury d'avoir accepté de consacrer une partie de leur temps précieux à évaluer mes travaux et à venir discuter de mon projet de recherche. Merci à Anne Bonis, Pierre-Olivier Cheptou, Guillaume Decocq, Elena Kazakou, Grégory Mahy et Sandrine Petit. J'ai été très touché par vos félicitations unanimes et vos encouragements à mettre en œuvre les perspectives ouvertes dans mon projet.

La réussite individuelle est un mythe et mon parcours dans la recherche depuis 2008 n'a été possible que grâce à de nombreuses collaborations avec des chercheurs, des ingénieurs et des techniciens de différents laboratoires, en France et à l'international. Je tiens à remercier toutes les personnes avec qui j'ai pu construire et déposer des projets, encadrer des étudiants, récolter des données sur le terrain, les analyser et publier les résultats. La liste est longue et j'espère n'avoir oublié personne, à commencer par les collègues :

de l'UMR Agroécologie de Dijon : Emilie Cadet (notre article dans le *Monde des Plantes* restera toujours un des plus chers à mon cœur), Bruno Chauvel (trois ans dans le même bureau et 15 ans à te côtoyer dans divers projets ! merci pour les bières, les vieilles flores et ton soutien continu), Stéphane Cordeau, Fabrice Dessaint, Sabrina Gaba, Valérie Le Corre, Sandrine Petit, Benoît Ricci et Xavier Reboud ;

mais aussi ceux *du MNHN* : Emmanuelle Porcher et Camila Andrade (j'espère que l'on aura encore longtemps l'occasion de travailler ensemble sur le réseau 500 ENI !);

de l'unité unité BioSP d'Avignon : Joël Chadoeuf, Pascal Monestiez et Alexandre Villers (super séminaire très convivial à la Grande Motte) ;

de Montpellier SupAgro : Elena Kazakou, Marie-Laure Navas, Jean Richarte (merci pour le partage de tes connaissances sur les adventices des vignobles méditerranéens et pour ton amitié sincère),

de l'UMR System de Montpellier : Aurélie Metay (je crois que les enherbements vont encore nous occuper quelques années !), Léo Garcia et Delphine Mézière (content d'avoir pu découvrir un petit bout de l'agroforesterie grâce à toi),

de l'UMR SVQV de INRA de Colmar : Jean Masson (bravo pour l'approche réussie de recherche action participative qui fait évoluer les pratiques viticoles vers l'enherbement, et merci pour l'accueil et l'excellent Pinot Noir !),

du CEFE-CNRS : Olivier Gimenez et Cyrille Violle,

du Cirad : Thomas Le Bourgeois, Pascal Marnotte et Bernard Reynaud (merci pour ton accueil lors de ma mission à la Réunion),

de l'ACTA : Alain Rodriguez,

de l'Université de Bourgogne : Beryl Laitung et François Bretagnolle,

de l'Université Grenoble-Alpes : Marta Carboni, François Munoz (enfin un chercheur botaniste avec qui je peux discuter plantouzes !),

et *de l'Université de Toulouse* : Cécile Brun (grâce à toi, la boucle est bouclée, des néophytes je reviens aux archéophytes et aux messicoles !).

Merci également à tous les membres du GdR ANF (avec de belles perspectives encore à venir !).

Je remercie également les collègues avec qui je travaille sur les plantes invasives au sein du *Panel sur les plantes invasives de l'OEPP* : Etienne Branquart (merci de m'avoir embarqué dans la belle aventure des *espèces envahissantes d'ici et d'ailleurs* !), Giuseppe Brundu, Sarah Brunel (merci pour ta confiance, pour ton dynamisme et ton optimisme contagieux, ce fut un plaisir de travailler toutes ces années avec toi pour l'OEPP), Johan van Valkenburg, Uwe Starfinger, Rob Tanner ; les collègues du *projet européen COST SMARTER* : Heinz Müller-Schärer et Suzanne Lommen ; les chercheurs australiens du *CSIRO* (Darren Kriticos) et *de l'Université de Melbourne* (F. Dane Panetta) avec qui j'ai initié des travaux de recherche complémentaires suite à des analyses de risque. Merci à Montserrat Vilà (EBD-CSIC) de m'avoir accordé la possibilité de rédiger un chapitre de synthèse sur les invasions dans les milieux cultivés dans un ouvrage de référence. Merci à Christian Bohren (animateur du groupe de travail « plantes invasives » de l'EWRS) de m'avoir confié l'organisation du 4ème symposium international sur les plantes invasives qui s'est tenu à Montpellier en mai 2014, et merci à la super équipe du comité d'organisation locale (Mireille, Janine, Dominique, René, Marie-Claude, Matthew, Thomas, Elena, Pierre, Jean-Marie). Merci à Paul Hatcher et Jon Marshall de m'avoir invité à devenir éditeur associé pour la revue *Weed Research*, merci à Toni DiTommaso d'avoir fait de même pour la revue *Invasive Plant Science & Management*. Je remercie Jordi Recasens, Alejandro Juárez-Escario, Xavier O. Sole-Senan et Irene Robleño Moreno pour leur grande hospitalité catalane et pour m'avoir invité à donner un séminaire à l'Université de Lleida.

A l'origine de mon parcours, je reste toujours très reconnaissant envers les botanistes, enseignants-chercheurs et chercheurs qui ont accompagné et encouragé mes premiers pas dans la recherche : Jean-Pierre Reduron (Via Apia !), Michel Hoff à l'Herbier de l'Université de Strasbourg (le goût des bases de données est peut-être né avec toi lorsque j'ai entrevu la richesse de la base Brunfels de la Société Botanique d'Alsace), Philippe Royer (qui enseignait à l'Enesad une écologie profondément ancrée sur *le terrain*), et Xavier Reboud qui a encadré ma thèse et qui a sûrement posé les bases de ma démarche scientifique actuelle. Je tiens à adresser un remerciement spécial à Marie-Laure Navas qui m'a accueilli durant deux ans dans les locaux de Montpellier SupAgro dans une étape importante de ma carrière juste après mon doctorat. Merci à Jacques Maillet qui a œuvré pour que la malherbologie et l'agro-écologie continuent de se développer à Montpellier. Et un grand merci à Elena Kazakou pour les collaborations qui commencent à porter leurs fruits, pour m'avoir fortement impliqué dans l'enseignement supérieur agronomique et pour nos futurs projets à venir !

Mes remerciements vont aussi naturellement aux collègues entomologistes de mon unité : Valérie Balmès, Jean-François Germain, Raphaëlle Mouttet, Jean-Marie Ramel et Fabien Rothlisberger. Merci aux collègues du CBGP avec qui je partage des cafés et des discussions passionnantes, naturalistes ou politiques : Henri-Pierre Aberlenc, Emma Artige, Philippe Auger, Gérard Delvare, Franck Dorkeld, Benoît Facon, Odile Fossati, Antoine Foucart, Guenaelle Genson, Bernhard Gschloessl, Sylvie Hart, Emmanuelle Jousselin, Serge Kreiter, Jean Le Fur, Vincent Lesieur, Christine Meynard, Bruno Michel, Alain Migeon, Maria Navajas, Mélodie Ollivier, Eric Pierre, Jean-Pierre Rossi (heavy metal !), Christine Silvy, Laurent Soldati, Réjane Streiff, Marie-Stéphane Tixier... J'ai une reconnaissance particulière envers mon ancien et mon actuel chef d'unité, Jean-Claude Streito et Philippe Reynaud, pour la confiance et le soutien qu'ils m'ont toujours accordé dans le développement de mes activités de recherche. Merci également aux directeurs successifs du Laboratoire de la Santé des Végétaux : David Caffier, Pascale Parisot, Nathalie Franquet, Géraldine Anthoine et Philippe Reignault pour avoir toujours soutenu les grandes orientations de mes travaux. Enfin merci à mes interlocuteurs des Ministères en charge de l'agriculture, de l'écologie et de la santé, sur la Biovigilance (Frédéric Vey, Mélanie Picherot, Nicolas Lenne, Jérôme Jullien) et les plantes invasives (Pierre Ehret, Laurence Bouhot-Delduc, Nadia Le Botlan, François Delaquaize, Marie Fiori et Caroline Paul). Je remercie aussi les collègues experts à l'AFB (Arnaud Albert, Johan Gourvil), à l'Anses (Xavier Tassus, Ohri Yamada), à l'Observatoire des Ambroisies (Marilou

Mottet, Olivier Péchamat), à l'UICN (Emmanuelle Sarat, Yohann Soubeyran). Plus localement, je remercie les collègues de la Fredon Occitanie (Philippe Tixier-Malicorne, Anne-Marie Ducasse, Nicolas André) et de la Chambre d'Agriculture de l'Hérault (Séverine Hénin). Sans oublier toutes les personnes (agriculteurs, conseillers agricoles et naturalistes, …) impliquées sur le terrain à la base du réseau 500 ENI.

La botanique est la « science aimable », peut-être parce qu'au-delà de son objet d'étude, elle associe dans la convivialité des passionnés sur le terrain. Je remercie les collègues botanistes des CBN (Frédéric Andrieu, Philippe Antonetti, Olivier Bardet, Laurent Chabrol, Cyril Cottaz, Jérôme Dao, Julien Geslin, Francis Kessler, James Molina, Yohan Petit, Benoît Toussaint, Marc Vuillemenot) et du milieu associatif à la SBA (Hugues Tinguy, Jean-Pierre Berchtold), la SBCO, la SHHNH (Sarah Silvéréano), la SSNB et l'ABMHHC (Patrice Delaumone)… Je remercie plus particulièrement les collègues de la Société Botanique de France qui m'ont accueilli au sein du Conseil : Jean Vallade, Philippe Thiebault, Marc-André Selosse, ainsi que Florence Le Strat et Elisabeth Dodinet qui m'accordent leur confiance au sein du comité de rédaction du *Journal de Botanique* et dans le comité éditorial de *Botany Letters*. Merci aux amis montpelliérains de Tela Botanica : Daniel Mathieu, Elodie Masseguin, Audrey Tocco et Christel Vignau : de beaux projets sont encore à construire ! Grand merci aux amoureux des messicoles que j'ai côtoyés plusieurs années au sein du Réseau Relais Messicoles, puis au sein du comité de rédaction du Plan National d'Action pour la conservation des messicoles: Sophie Lemonnier, Pierre Sellenet, Marie-Claire Chardes, Philippe Jauzein, Jocelyne Cambecèdes, Philippe Pointereau, … Merci à toute l'équipe du MOOC Herbes Folles : Sophie Nadot, Audrey, Valéry Malécot, Christophe Girod, Audrey Muratet et tous les autres !

Merci aux amis pour les apéros, les bons repas partagés, les discussions à n'en plus finir, et les belles balades : Kali & Sylvie, Marti & Stéphanie, Pierre-Marie, Céline & Salim, Emilie, Louis, Seb, Bertrand & Sandy, Elena & Olivier, Bruno & Isabelle, Lucie & François, Benoît & Cécile, Isa & Thierry, Fabien & Caro, Sarah & Eric...

« *Sans musique la vie serait une erreur* » disait fort justement Nietzsche. La musique donne aussi du courage pour avancer tous les jours, et permet parfois de trouver de l'inspiration dans la rédaction des articles : Black Sabbath, Led Zeppelin, Jordi Savall, Tom Waits, Neil Young, Bob Dylan, Earth, les Beatles, les Stones, Pink Floyd, the Doors, the Who, the White Stripes, Deep Purple, AC/DC, 1349, Absu, Arckanum, Aura Noir, Autopsy, Bathory, Bolt Thrower, Bloody Sign, Candlemass, Cathedral, Celtic Frost, Chaos Echoes, Dark Angel, Darkthrone, Death, Deicide, Deathhammer, Destruction, Dissection, Dødheimsgard, Emperor, Enslaved, Entombed, Gojira, Gorgoroth, Immolation, Incantation, Immortal, Iron Maiden, Isengard, King Diamond, Kreator, Luciferion, Massacra, Mayhem, Melechesh, Mercyful Fate, Metallica, Metalucifer, Ministry, Morbid Angel, Motörhead, Mysticum, Napalm Death, Nifelheim, Obliteration, Possessed, Rainbow, Satyricon, Slayer, Sepultura, Sodom, Suicidal Tendencies, Tiamat, Trust, Watain, Fabulous Trobadors, Tiken Jah Fakoly, Jain, Anna Calvi, Arno, Arthur H, Dick Annegarn, Fauve, Fishbach, Serge Gainsbourg, la Grande Sophie, Emily Loiseau, Keren Ann, Lhasa, Léo Ferré, Monteverdi, Vivaldi, J.S. Bach, Mozart, Chopin, Ravel, Erik Satie, Giacinto Scelsi, Philip Glass, Ballaké Cissoko, Miles Davis, John Coltrane, Charles Mingus, Fela Kuti, … J'en oublie sûrement mais cette *playlist* donne un aperçu du fond sonore qui a baigné mes réflexions durant l'écriture de ce mémoire.

Enfin, *last but not least*, je remercie vivement tous les étudiants que j'ai encadrés depuis 2006 : Loïc, Fabien, Christophe, Aurélie, Cécile, Vincent, Nicolas, Chloé, Amandine, Sofia, Aurélien, Lucie, Sébastien, Margot, Clotilde, Maude, Insaf, Emmanuelle et Gwladys. La richesse de mon travail réside sans aucun doute dans cette possibilité de transmettre des connaissances, mais aussi des pratiques scientifiques, de recherche et d'expertise.

Pour clore ces remerciements, je n'oublie pas mes parents et ma famille, qui m'ont toujours soutenu et surtout, j'adresse mes remerciements les plus profonds à mes trois plus belles fleurs : Aude, Chloé et Clémence, pour leur patience et pour le temps que la rédaction de ce mémoire leur a volé !

Avant-Propos

Depuis ma formation d'ingénieur de l'agriculture et de l'environnement (corps des IAE du Ministère de l'Agriculture) à AgroSup Dijon (2001-2004), mon activité scientifique a porté sur l'étude des effets des activités anthropiques sur l'environnement et plus précisément sur l'influence des activités humaines sur les changements de végétation au cours du temps. Ma thèse de doctorat a été réalisée dans le cadre d'un dispositif de Formation Complémentaire Par la Recherche (FCPR) qui permet au Ministère de l'Agriculture de doter ses services d'agents ayant une fonction de recherche, à la fois pour assurer le lien entre l'administration et le monde scientifique, et pour renforcer les délégations françaises dans les négociations internationales.

Le Ministère de l'Agriculture, en tant qu'Organisation Nationale de la Protection des Végétaux (ONPV) a pour missions de réglementer et d'organiser la surveillance et la gestion des organismes dits « nuisibles », réglementés ou émergents, avec pour objectif de garantir la sécurité phytosanitaire du territoire et de tous milieux végétaux : cultures, forêts, espaces publics et milieux naturels. La Surveillance Biologique du Territoire (SBT) a pour objet de s'assurer de l'état sanitaire et phytosanitaire des végétaux cultivés sur le territoire français, mais aussi de suivre l'apparition d'effets non intentionnels des pratiques agricoles sur l'environnement. Les services de l'Etat ont donc en charge des missions relatives à la protection des végétaux cultivés et sauvages mais aussi un rôle dans l'évaluation des risques posés par les activités humaines : effets des pratiques agricoles, en particulier phytosanitaires, et effets des introductions d'organismes exotiques sur le territoire.

Depuis mon recrutement au Laboratoire National de la Protection des Végétaux (LNPV) du Ministère de l'Agriculture en 2008, puis de notre intégration au Laboratoire de la Santé des Végétaux (LSV) de l'Anses en 2011, mes missions consistent en un appui scientifique et technique auprès des ministères de tutelle, principalement celui en charge de l'Agriculture mais assez régulièrement aussi ceux en charge de l'Environnement et de la Santé. J'ai participé à de nombreux rapports d'expertises sous forme d'Analyses du Risque Phytosanitaire (ARP) à l'échelle internationale dans le cadre de l'Organisation Européenne et méditerranéenne de Protection des Plantes (OEPP) ou à l'échelle nationale au sein du Comité d'Experts Spécialisés (CES) « Santé des Végétaux » de l'Anses. Ces analyses permettent de justifier la mise en place de mesures règlementaires, comme l'interdiction d'introduire certaines espèces sur le territoire.

Si mes travaux de recherche ont été logiquement orientés par cette expertise à laquelle ils viennent en appui, ils s'articulent autour de deux axes de recherche cohérents : i) la recherche des traits associés à la capacité des espèces végétales exotiques à s'établir dans et/ou à impacter les communautés végétales résidentes, et plus généralement, la recherche des traits qui assurent le maintien des plantes au sein des agrosystèmes ; ii) l'effet de l'évolution des pratiques agricoles sur les communautés végétales des milieux cultivés et de leur bordure.

Contexte général

Dans un contexte de mondialisation et de changements globaux, comprendre comment la végétation répond à l'évolution du milieu est devenu un enjeu majeur de l'écologie, en lien d'une part avec la sécurité alimentaire et d'autre part avec le maintien d'une biodiversité fonctionnelle assurant un niveau satisfaisant de services écosystémiques. Les humains bouleversent les écosystèmes à travers leurs activités industrielles, agricoles, récréatives et à travers les échanges internationaux, qui conduisent à un changement d'usage des terres, une modification des cycles biogéochimiques et le déplacement d'espèces en dehors de leur zone d'origine (Vitousek et al. 1997b).

Parmi les changements globaux, le changement d'utilisation des terres et le développement de l'agriculture sont considérés comme des forces majeures avec des impacts sur l'environnement liés à l'utilisation et la libération de ressources limitantes (azote, phosphore et eau) et la diffusion de pesticides qui influencent le fonctionnement de l'écosystème (Tilman et al. 2001). Cependant, au sein même des agroécosystèmes, l'intensification des pratiques agricoles depuis les années 1950 a profondément altéré les communautés biologiques (Robinson and Sutherland 2002). Avec la globalisation des échanges, les êtres humains déplacent volontairement ou accidentellement des espèces animales et végétales en dehors de leur aire de répartition naturelle (Vitousek et al. 1997a). Certaines de ces espèces introduites parviennent à s'établir dans leur nouvel environnement, à se répandre voire à causer des dommages économiques et écologiques.

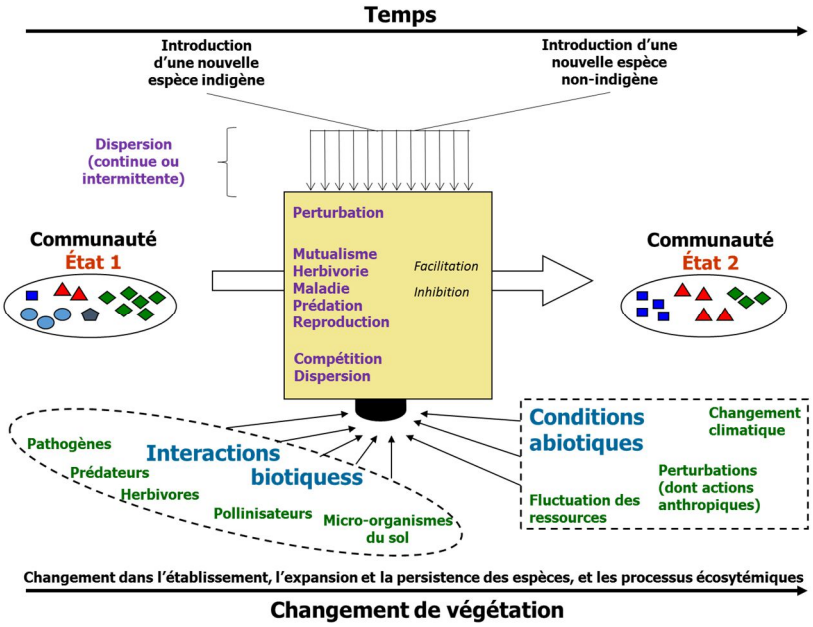


Figure 1. Facteurs influençant les changements de végétation (D'après Davis et al. 2005b). *Que l'origine du changement de végétation soit liée à une modification des conditions abiotiques et/ou des interactions biotiques, et que ce changement mette en jeu l'introduction d'une espèce non-indigène ou indigène, les mêmes processus (en violet) peuvent être impliqués et conduisent à une modification dans l'établissement, l'expansion, et/ou la persistance d'espèces, ainsi que des changements conséquents au niveau des processus écosystémiques.*

Les études portant sur l'effet de l'établissement d'espèces non-indigènes sur les communautés végétales, tout comme les études portant sur l'effet des changements globaux (dont les pratiques agricoles), étudient des végétations en flux, c'est-à-dire des végétations qui connaissent des changements de composition. Même si ces sous-disciplines de l'écologie sont souvent restées isolés, les processus écologiques sous-jacents sont fondamentalement les mêmes (Davis et al. 2005b) : au cours du temps, des processus de colonisation, d'établissement, de dispersion et d'expansion, mais aussi d'extinction,

interagissent pour produire un changement de végétation. Ces changements peuvent être initiés par une perturbation (pratiques agricoles : labour, désherbage) ou un changement dans les régimes de perturbation, par une modification des conditions abiotiques ou une modification des interactions biotiques, et très souvent par une interaction entre ces différents facteurs (**Figure 1**). Comprendre les mécanismes produisant les changements de végétation et leurs conséquences doit permettre d'identifier les risques associés à certaines activités humaines (pratiques agricoles, introduction et utilisation de végétaux exotiques), d'orienter vers des pratiques plus durables, et d'établir des scénarii pour l'avenir. L'ensemble des travaux de recherche permettant une meilleure compréhension des changements de végétation permet donc d'orienter les politiques publiques

.

- I -

INTRODUCTION A L'ECOLOGIE DES CHANGEMENTS DE VEGETATION

"Rien n'est permanent, sauf le changement." Héraclite d'Ephèse

1. INTRODUCTION A L'ECOLOGIE DES CHANGEMENTS DE VEGETATION

1.1. Les règles d'assemblage, entre processus régionaux et locaux

En écologie, une communauté est un assemblage ou une association de populations de deux ou plusieurs espèces occupant la même portion de l'espace et du temps (Begon et al. 2006). L'écologie des communautés est l'étude des relations entre les espèces et leur environnement et des interactions entre espèces au sein des communautés, à différentes échelles spatiales et temporelles. Un des objectifs de l'écologie des communautés est de comprendre i) les *règles d'assemblage* : comment une communauté se forme localement à partir du *pool d'espèces* présent au niveau régional, et ii) les *règles de réponse* : comment une communauté assemblée répond au changement d'un facteur environnemental (Keddy 1992).

1.1.1. Le concept de filtrage environnemental

Le concept de *pool d'espèces* est une notion fondamentale pour appréhender les processus qui opèrent à l'échelle régionale et qui expliquent en partie les patrons de végétation observés à l'échelle locale (Zobel 2016) (**Figure 2**). Un *pool d'espèces* correspond à l'ensemble des espèces d'une région particulière (pool d'espèces *régional*) ou d'un site particulier (pool d'espèces *local*). A chacune de ces échelles, il y a deux manières de caractériser un pool. Le pool d'espèces *sensu lato* ou pool *non filtré* – qu'on appelle plus communément et plus simplement la *flore* d'une région - correspond à toutes les espèces végétales présentes dans une région ou un site donnée sans référence particulière à un habitat (Belyea and Lancaster 1999). Le pool *sensu stricto* ou pool *filtré* correspond aux espèces d'une région ou d'un site qui peuvent potentiellement occuper une communauté du fait de conditions écologiques appropriées (de Bello et al. 2012, Zobel 2016). Ainsi, pour l'habitat « champ cultivé », le pool régional *filtré* correspond au pool d'espèces adventices présent dans une région donnée, c'est-à-dire toutes les espèces potentiellement capables de se développer dans une culture.

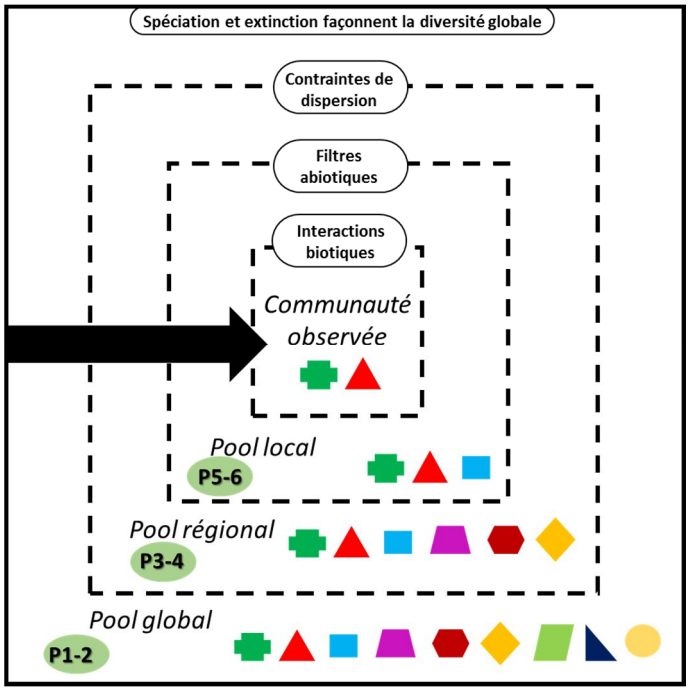


Figure 2. Règles d'assemblage hiérarchiques du pool global à la communauté observée. *Les différents figurés colorés représentent différentes espèces filtrées.* ***P1 :*** *le pool global est l'ensemble des espèces du globe présentes dans différents habitats sur différents continents et différents sites.* ***P2 :*** *le pool global filtré est l'ensemble des espèces du même habitat que la communauté observée.* ***P3 :*** *le pool régional est l'ensemble des espèces d'un continent dans différents habitats et différents sites.* ***P4 :*** *le pool régional filtré est l'ensemble des espèces d'un continent du même habitat que la communauté observée.* ***P5 :*** *le pool local est l'ensemble des espèces d'un site dans différents habitats.* ***P6 :*** *le pool local filtré est l'ensemble des espèces d'un site du même habitat que la communauté observée.*
En comparant ***P2*** *et* ***P4*** *ou* ***P4*** *et* ***P6****, on peut tester l'influence des filtres de dispersion au sein d'un même habitat. En comparant* ***P1*** *et* ***P2, P3*** *et* ***P4****, ou* ***P5*** *et* ***P6*** *on peut tester le filtrage par l'habitat à différentes échelles.*

Trois processus d'assemblages principaux (ou *filtres*, selon la métaphore du filtrage écologique, (Keddy 1992)) sont reconnus comme influençant la formation de communautés à partir d'un *pool d'espèces régional*: un filtre de dispersion (D), un filtre abiotique (A), et un filtre d'interactions biotiques (B). Ces

différents filtres ont souvent été présentés de manière séquentielle, selon des règles d'assemblage hiérarchiques (**Figure 2**). Ainsi toute espèce d'un pool global doit être dispersé jusqu'à un pool régional (*filtres de dispersion*). Pour s'établir dans un site donné, une espèce d'un pool régional doit être adaptée aux conditions abiotiques (*filtres abiotiques*). Enfin, pour s'installer et persister dans une communauté particulière au sein d'un site, elle doit pouvoir se reproduire en dépit de la compétition, de l'herbivorie et/ou du développement de maladies ou de parasites (*filtres biotiques*) (Belyea and Lancaster 1999).

En réalité, les différents filtres interagissent constamment aux différentes échelles pour déterminer les assemblages (Catford et al. 2009, Kraft et al. 2015). Par exemple, à l'échelle locale, il doit y avoir la bonne combinaison du type de graine (D), de l'agent de dispersion (B) et/ou des conditions environnementales (A) pour que la dispersion se produise. La **Figure 3** permet de mieux visualiser ces interactions.

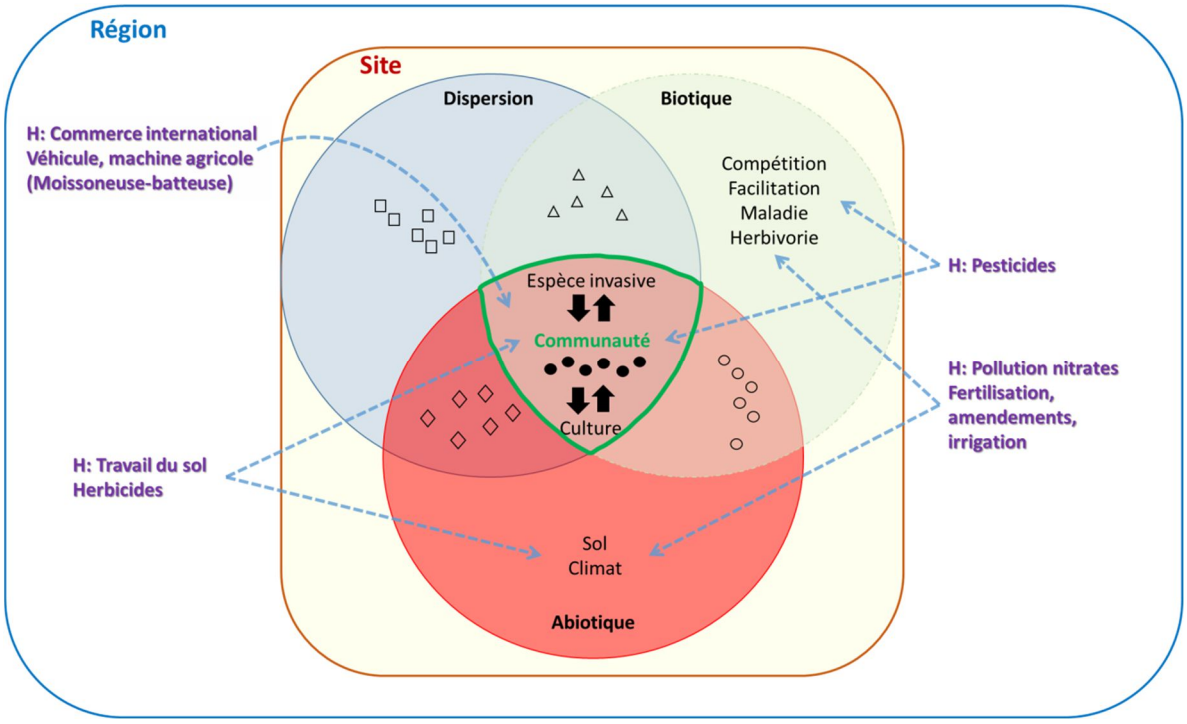


Figure 3. Règles d'assemblage des communautés mettant en évidence les interactions des filtres de dispersion, abiotiques et biotiques à l'échelle d'un site. *La figure introduit également l'influence des facteurs humains (H) qui peuvent moduler les contraintes naturelles, et les deux modèles étudiés : communauté adventices dominées par une espèce cultivée et communautés dominées par une espèce invasive.*

Filtre de dispersion (D). La différence de composition entre le pool d'espèces local et la communauté met en évidence les contraintes de dispersion des espèces à l'échelle d'un paysage. Une espèce adaptée aux conditions abiotiques et biotiques d'un site peut être absente de la communauté observée du fait d'une capacité de dispersion limitée (cercles vides sur la **Figure 3**). A l'inverse, on peut trouver des populations occasionnelles d'espèces dans un site où elles ne persisteront pas dans les communautés car non adaptées aux conditions abiotiques et biotiques locales (carrés vides, *source-sink dynamic*, Holt (1985); Pulliam (1988)). La capacité de dispersion à l'échelle locale dépend des caractéristiques intrinsèques des propagules (masse des graines, forme, adaptations particulières) mais aussi de la configuration du paysage (corridors) et de certaines conditions abiotiques (vents dominants) qui expliquent que les propagules ne sont pas dispersés de manière homogène dans l'espace.

Filtre abiotique ou environnemental (A). Le concept de filtrage abiotique capture une étape importante dans le processus d'assemblage des communautés durant lequel les espèces arrivent sur un site mais

échouent à s'installer ou à persister du fait d'une incapacité à tolérer les conditions abiotiques (sol, climat) (triangles vides de la **Figure 3**). Une conséquence attendue d'un tel filtrage environnemental est l'existence de relations entre les gradients environnementaux et l'abondance des espèces en fonction de leurs valeurs de traits (Shipley et al. 2006). Ainsi, le filtrage environnemental force les espèces d'une même communauté à converger autour de valeurs de traits optimales adaptées aux conditions locales (**Figure 4**). Les espèces fonctionnellement dissemblables sont exclues car elles ne peuvent pas supporter les conditions abiotiques du site et le stress associé (Grime 1973, Mayfield and Levine 2010). Cependant, le filtrage biotique (ou interactions biotiques) peut également conduire à un patron de convergence des traits (Grime 2006).

Filtre d'interactions biotiques (B). Certaines espèces arrivées dans un site où elles sont adaptées aux conditions abiotiques peuvent être localement exclues (losanges vides de la **Figure 3**) par compétition ou par d'autres interactions biotiques négatives (présence d'herbivores, de maladies, de parasites, etc.). L'issue de la compétition entre espèces d'une même communauté dépend à la fois de la différence de *fitness* et de la différenciation de niche (Chesson 2000) (**Figure 4**).

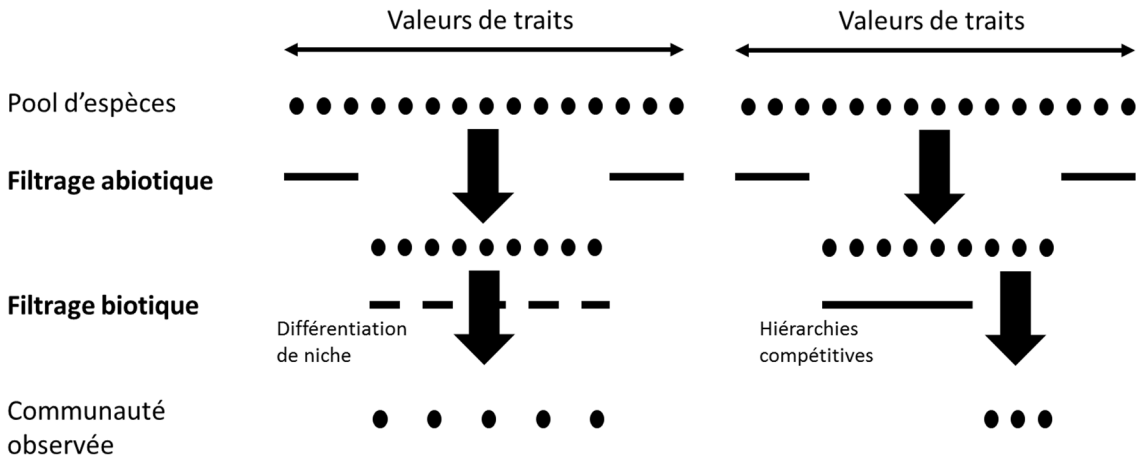


Figure 4. Règles d'assemblage et patrons de traits observés à l'échelle de la communauté suite au filtrage abiotique et biotique.

La différence de *fitness* provient de la différence entre espèces dans leur capacité à prélever une ressource limitante ou à tolérer un ennemi naturel généraliste commun. Si la valeur moyenne de *fitness* est liée à certaines valeurs de traits particuliers, alors l'exclusion compétitive peut conduire à une convergence de traits : les espèces restantes sont les meilleures compétitrices, ce qui conduit à une équivalence compétitive (**Figure 4**, à droite). La coexistence entre espèces ayant une *fitness* différente est cependant possible si les espèces possèdent des valeurs de traits suffisamment différentes pour l'acquisition des ressources : cela leur permet une utilisation complémentaire des ressources dans l'espace et/ou le temps. Une différence de valeurs de traits plus grandes qu'attendues par chance est alors interprétée comme le résultat d'une différenciation de niche (**Figure 4**, à gauche).

1.1.2. Le concept de méta-communauté

A l'échelle du paysage, l'ensemble des communautés qui interagissent via la dispersion de différentes espèces potentiellement en interaction forment une *méta-communauté* (Leibold et al. 2004). Selon l'importance du filtre de dispersion, de l'hétérogénéité abiotique et biotique des patches d'habitats et de l'équivalence fonctionnelle entre espèces, quatre grands paradigmes ont été proposés pour expliquer les patrons locaux à partir de processus régionaux : l'effet de masse (*mass effect*), la dynamique des patches (*patch dynamic*), le tri des espèces (*species sorting*) et le modèle neutre (*neutral model*) (**Figure 5**). L'avantage de

ce concept est la meilleure prise en compte des processus de dispersion et leurs interactions avec les conditions environnementales locales.

Dans la perspective de la *dynamique des patches*, les conditions environnementales sont identiques dans les différentes patches, dans lesquelles des extinctions stochastiques et déterministes se produisent, en lien avec la compétition interspécifique, compensées par des évènements de colonisation. Dans cette vision la coexistence des espèces repose donc sur le compromis entre capacité de colonisation et capacité de compétition (Tilman 1982). Dans la perspective de *tri des espèces*, chaque patch présente des conditions environnementales différentes et celles-ci influencent la survie des espèces et leurs interactions. A la différence de la dynamique des patches, la coexistence repose sur un compromis entre espèces spécialisées pour différentes conditions abiotiques. Par rapport au modèle d'assemblage classique basé sur la niche, l'échelle de la méta-communauté intègre l'idée que la composition des communautés au sein des patches change dans le temps en fonction des perturbations ou des changements graduels des conditions. La dispersion des espèces leur permet alors de « suivre » les patches dans lesquelles elles trouvent des conditions locales favorables.

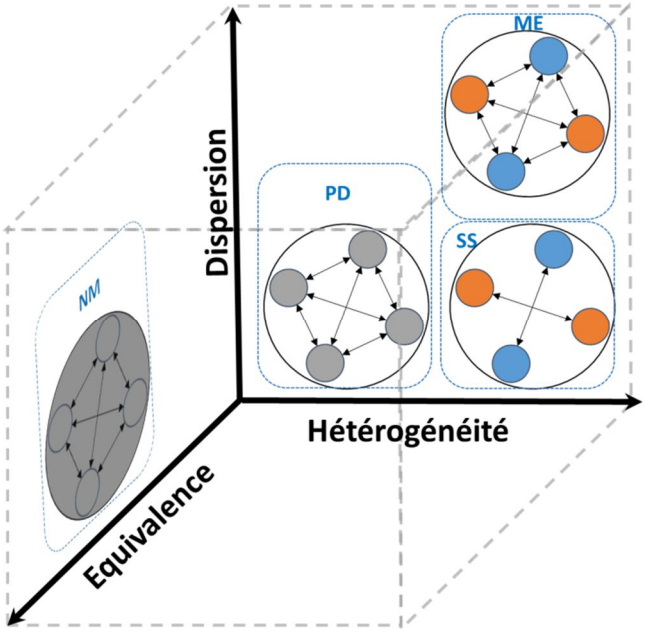


Figure 5. Les quatres paradigmes associés au concept de méta-communauté, replacés selon l'importance de l'hétérogénéité environnementale des patches, l'équivalence fonctionnelle entre espèces et l'importance du processus de dispersion. *Légende : ME mass effect, PD : patch dynamic, SS : species sorting, NM : neutral model. Les différentes couleurs symbolisent des conditions du milieu différentes dans les patches. Les flèches noires indiquent les processus de dispersion entre patches.*

Dans la perspective de l'effet de masse (*mass effect*), les conditions locales entre patches sont différentes comme dans la perspective de tri des espèces. Mais un fort taux de propagules produites par une population source à proximité peut expliquer la présence d'une espèce dans un patch aux conditions suboptimales (Shmida and Wilson 1985). Dans le *modèle neutre*, les patches ont toutes les mêmes conditions, les différences de composition s'expliquent alors uniquement par les évènements stochastiques de dispersion et d'extinction (Hubbell 1997).

En combinant le cadre des méta-communautés avec le cadre des règles d'assemblage, on conçoit mieux que l'assemblage des communautés résulte d'interactions entre des processus régionaux de dispersion et des processus locaux de filtrage environnemental. Le cadre des méta-communautés permet ainsi de mieux expliquer le maintien local des espèces par les dynamiques de dispersion, dont on peut supposer qu'elles sont importantes dans des milieux où les perturbations induisent de forts taux d'extinction (effet de sauvetage ou *rescue effect* (Brown and Kodric-Brown 1977)).

1.1.3. Nécessité d'un cadre incluant explicitement les facteurs humains

Si les concepts de filtrage environnemental et de méta-communautés fournissent un cadre utile pour comprendre l'assemblage des espèces en communautés, ils présentent rarement de façon explicite l'ensemble des facteurs humains qui peuvent être à l'origine des changements de végétation. Les facteurs humains peuvent modifier la « porosité » des filtres soit de manière directe (transport volontaire ou involontaire au-delà des capacités de dispersion naturelle) soit de manière indirecte en modifiant les conditions locales. Nous avons représenté en partie ces facteurs humains sur la **Figure 3**. Ainsi, pour les plantes exotiques envahissantes et les adventices des cultures, la dispersion aidée par l'homme (transport accidentelle par véhicule, …) joue souvent un rôle déterminant dans la colonisation de nouveaux sites. La fertilisation, les amendements et l'irrigation des terres arables modifient les conditions abiotiques et permettent à certaines espèces de s'établir au-delà des limites de leur aire naturelle (ex. : irrigation en zone méditerranéenne). L'augmentation du niveau de ressources disponibles peut alors également modifier l'issue de la compétition entre cultures et espèces adventices, et entre adventices. Plus généralement, l'eutrophisation des milieux naturels par lixiviation des nitrates et déposition atmosphérique d'azote peut favoriser les espèces les plus compétitives, dont de nombreuses plantes exotiques envahissantes montrant souvent une grande plasticité phénotypique (Davis et al. 2000). Enfin les pesticides appliqués dans les agrosystèmes peuvent avoir un effet direct sur les communautés adventices (herbicides) mais aussi un effet indirect en diminuant les interactions compétitives entre adventices ou en affectant leur reproduction par limitation de la présence des pollinisateurs (insecticides) (Kearns et al. 1998).

Le cadre proposé dans la **Figure 6** établit un lien entre les principaux types de réorganisations des communautés dues à l'homme (boîtes noires entre la communauté A et B) et les cinq facteurs clés qui déterminent ces changements (bandes colorées) (Franklin et al. 2016, Inderjit et al. 2017). Cette figure présente les échelles spatiales auxquelles les facteurs modifiés par l'homme agissent et les échelles temporelles auxquelles les assemblages de plantes répondent.

L'étude des changements de végétation dans le temps s'est historiquement focalisée sur l'étude des successions végétales (Clements 1916). Un site mis à nu par une perturbation (*nudation*) est colonisé par des dispersants (*migration*). Ces derniers vont s'installer sur le site et atteindre l'âge adulte (*ecesis*). Ils vont modifier leur environnement biotique et abiotique (*réaction*) et empêcher l'établissement d'autres organismes par exclusion compétitive (*compétition*). Ces phénomènes aboutissent au maintien de la communauté (*stabilisation*) jusqu'à la prochaine perturbation qui remettra à nu le site. Connell and Slatyer (1977) ont établi 3 modèles de successions en fonction du type d'interaction entre les espèces : i) le *modèle de facilitation* où les espèces pionnières vont faciliter l'installation des espèces compétitrices en modifiant l'environnement; ii) le *modèle de tolérance* où la présence d'espèces pionnières n'influence pas la colonisation du milieu par les espèces suivantes ; iii) le *modèle d'inhibition* où seule une perturbation impactant les espèces pionnières permet aux espèces compétitrices de s'installer (patch-gap dynamic) (Denslow 1980). Plus récemment, le développement d'approches fonctionnelles a démontré que des traits facilement mesurables pouvaient capturer les aspects clés permettant de mieux comprendre la réponse des communautés aux changements d'usage des terres (Garnier et al. 2004, Garnier et al. 2007). Appliquées dans le cas des successions post-culturales sur des chronoséquences de 2 à 42 ans, ces approches fonctionnelles pourraient aussi s'appliquer dans d'autres cas de changement de végétation en réponse aux changements climatiques, au dépôt d'azote, à l'invasion d'espèces, etc. (**Figure 6**) (Garnier et al. 2007). Notre apport a été d'utiliser ce cadre fonctionnel : i) pour comprendre l'effet de l'établissement d'espèces non-indigènes dans différentes communautés, et surtout ii) de l'appliquer au milieu cultivé, pour comprendre la trajectoire des communautés adventices à long terme. Bien que la végétation des champs cultivés soit maintenue à un stade pionnier par des perturbations régulières, les communautés adventices des cultures voient leur composition évoluer à long terme du fait des changements de régime de perturbations

(évolution des pratiques) qui sont « enregistrés » dans la banque de graines du sol (Ghersa and León 1999, Davis et al. 2005a).

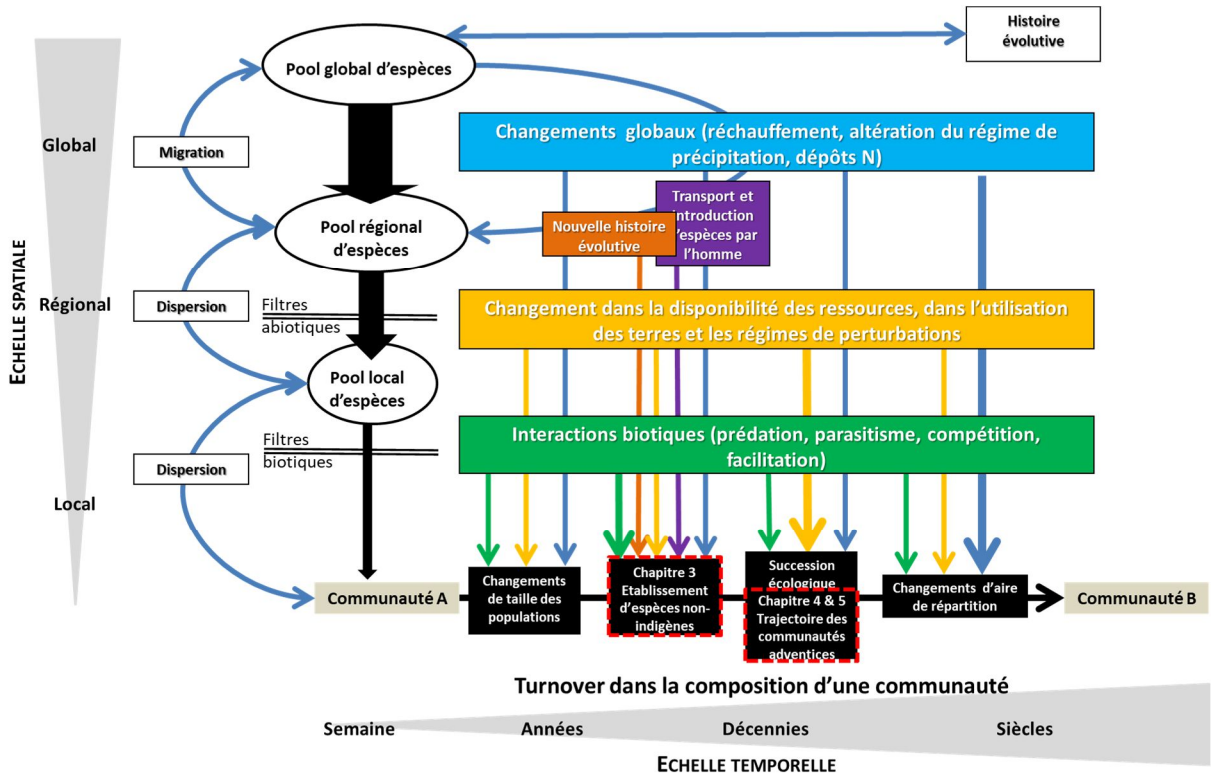


Figure 6. Synthèse des processus spatio-temporels affectant la composition d'une communauté dans le temps et l'espace (d'après Inderjit et al., 2017). *A gauche : les flèches noires symbolisent la sélection des espèces appartenant à un pool donné par des filtres environnementaux représentés par des doubles traits noirs (filtres abiotiques et biotiques). Il existe des interactions (non représentées dans un souci de clarté) entre les différents types de filtres. Les flèches bleues indiquent les processus modifiant la composition des pools d'espèces. Le pool global est influencé par l'histoire évolutive des espèces (extinction, spéciation). Le pool régional est influencé par des processus de migration à long terme, par l'introduction d'espèces par l'homme induisant de nouvelles histoires évolutives, par les dynamiques de dispersion à l'échelle des méta-communautés. Le pool local est déterminé par la dispersion depuis le pool régional et les conditions abiotiques. A droite : au cours du temps, on distingue différents types de changements des communautés (taille des populations, établissement d'espèces non-indigènes, succession écologique, changements d'aire de répartition) selon la modification de différents types de filtres. Ces changements sont perceptibles à des échelles temporelles variables. Il existe des interactions entre ces différents types de changements (ex. : invasion facilitée par changement climatique, trajectoire de la succession modifiée par invasion, etc.)*

D'un point de vue temporel, mes travaux se situent entre l'échelle de l'année et l'échelle de quelques décennies (cf. boîtes noires entourées d'une ligne pointillée rouge sur la **Figure 6**). Les changements induits par l'établissement de plantes non-indigènes à l'échelle locale sont principalement en lien avec une modification des interactions biotiques (compétition, plus rarement facilitation). Les changements de fréquence régionale et/ou d'abondance locale des plantes adventices des cultures à l'échelle de plusieurs décennies sont surtout en lien avec une modification des régimes de perturbations (nouvelles cultures, apparition ou disparition de molécules herbicides, modification du mode et de la profondeur de travail du sol, etc.). Cependant à chacune des échelles, s'il y a un facteur a priori dominant (représenté par une flèche plus large sur la **Figure 6**), il existe évidemment des interactions entre les différents types de facteurs (matérialisées par les multiples flèches qui partent de différents niveaux et déterminent chaque type de changement de végétation).

Replacées dans le cadre spécifique des changements de végétation dus à l'homme, la théorie des règles d'assemblage, et dans une moindre mesure la théorie des méta-communautés, ont servi de bases

théoriques à nos travaux sur les plantes exotiques envahissantes et les adventices des cultures dont nous présentons les principales caractéristiques dans les paragraphes suivants.

1.2. Présentation des modèles écologiques étudiés

Mes travaux de recherche portent en grande partie sur la **végétation des agrosystèmes** qui est intimement liée aux activités humaines. Cette végétation comprend principalement les **espèces adventices des champs cultivés** (**Planche 1a**), liées à un habitat artificiel créé par les humains (**Chapitre 4**), mais aussi les espèces des bordures herbacées des champs (**Planche 1b**), milieu semi-naturel de transition entre les cultures et les milieux voisins (**Chapitre 5**). Dans nos travaux, la végétation des bordures de champs a été étudiée, soit en tant que zone refuge pour des espèces (temporairement) éliminées des cultures, soit en tant que zone de biodiversité indicatrice des effets non-intentionnels des pratiques agricoles sur des organismes non-cibles.

Planche 1: **(a)** ci-contre : communautés adventices dans un seigle d'hiver **(b)** ci-dessus : communautés de bordures de champs en région méditerranéenne (avec un quadrat de 2m sur 0,5m utilisé dans le réseau 500 ENI); **(c)** en bas à gauche : Pré salé à jonc maritime colonisé par *Baccharis halimifolia* ; **(d)** ci-dessous : Quadrat de 1m² dans lequel *Humulus scandens* (envahissant autour) a été supprimé.

L'impact des activités humaines se manifeste également dans d'autres habitats. Leur dégradation facilite l'installation d'espèces exotiques qui peuvent devenir envahissantes dans certaines conditions.

Ainsi, mes travaux se sont plus récemment étendu aux questions relatives à l'écologie des invasions dans une grande diversité de milieux (berges de rivières, prés salés, dunes, prairies naturelles ou agricoles, forêts riveraines) variablement colonisés et impactés par des **plantes exotiques envahissantes** (**Chapitre 3, Planche 1 c et d**). L'ensemble de mes travaux portent donc sur des plantes anthropophiles (c'est-à-dire des plantes liées aux activités humaines, e.g. adventices des cultures, plantes exotiques introduites par l'homme) et des habitats sous une forte influence des activités humaines.

1.2.1. Les plantes exotiques envahissantes

Définitions

Les plantes exotiques ou non-indigènes sont des plantes introduites par les activités humaines en dehors de leur aire de distribution naturelle (Richardson et al. 2000, Pyšek et al. 2004). Le processus d'invasion biologique peut être divisé en une série d'étapes séparées par des barrières que les individus ou les populations d'une espèce doivent franchir pour atteindre l'étape suivante. Différents cadres conceptuels ont été proposés pour décrire ces étapes (Richardson et al. 2000, Colautti and MacIsaac 2004), nous proposons ici de nous baser sur celui de Blackburn et al. (2011) (**Figure 7**). Des individus d'une plante indigène dans sa zone d'origine (étape **A**) peuvent être transportés en dehors de leur aire de répartition (étape de transport qui permet de franchir la *barrière géographique*). Les individus introduits peuvent être uniquement cultivés (étape **B2**) avec des soins particuliers pour leur maintien (arrosage, température contrôlé en serres) et des précautions prises pour éviter leur dispersion : *barrière de la culture*). Ces individus cultivés peuvent toutefois finir par s'échapper des cultures, quand d'autres individus peuvent être directement introduits dans l'environnement, notamment dans le cas d'introductions accidentelles (étape **B3**). Débute alors la phase d'établissement qui comprend deux barrières (*survie* et *reproduction*). Parmi les individus dispersés dans l'environnement, certains sont incapables de survivre aux conditions environnementales (étape **C0**). D'autres, peuvent survivre mais n'arriveront pas à se reproduire (étape **C1**). Enfin, certains individus capables de survivre et de se reproduire n'arriveront pas à former des populations autonomes (étape **C2**) et finiront par disparaître en l'absence d'événements d'introduction continue (Richardson et al. 2000). Les catégories **C0** à **C2** correspondent aux espèces qualifiées d'**occasionnelles** (*casual alien*). Les individus capables de survivre et de se reproduire à long terme (au moins sur 10 ans selon la plupart des définitions (Pyšek et al. 2004), à nuancer selon l'âge de première reproduction) forment des populations autonomes, qui peuvent être considérées comme **naturalisées** (*naturalized*) (étape **C3**). Du fait de l'autocorrélation spatiale, plus une population naturalisée étend son aire, plus les conditions environnementales vont être dissimilaires de celles du point d'introduction (Blackburn et al. 2011). Ainsi, l'étape d'extension d'une population correspond à de multiples évènements d'établissement dans une gamme croissante de conditions environnementales. Dans les étapes **D**, les populations sont autonomes et des individus, se trouvant à une distance importante du point initial d'introduction survivent (**D1**) voire se reproduisent (**D2**). Certaines populations deviennent **invasives** (étape **E**), ce qui signifie que des individus de diverses populations produisent un grand nombre de propagules qui sont dispersés, survivent et se reproduisent dans plusieurs sites couvrant un spectre plus ou moins large d'habitats et de zone d'occurrence.

L'intérêt de ce schéma est qu'il attire aussi l'attention sur la possibilité d'échecs à toutes les étapes du processus, au niveau de l'introduction, de l'établissement et de l'invasion. Ainsi, certaines espèces qui ont été naturalisées durant des siècles ont fini par disparaître suite aux changements de pratiques culturales (cas des messicoles, voir **Chapitre 5**). On peut aussi citer le cas de l'Elodée du Canada (*Elodea canadensis*), une des premières plantes aquatiques invasives en Europe qui est finalement en régression, remplacée par l'Elodée de Nuttall (*Elodea nuttallii*). D'autres espèces, considérées comme envahissantes dès leur introduction (*Ludwigia peploides*) ou quelques années après (*Baccharis halimifolia*) le sont toujours un siècle plus tard.

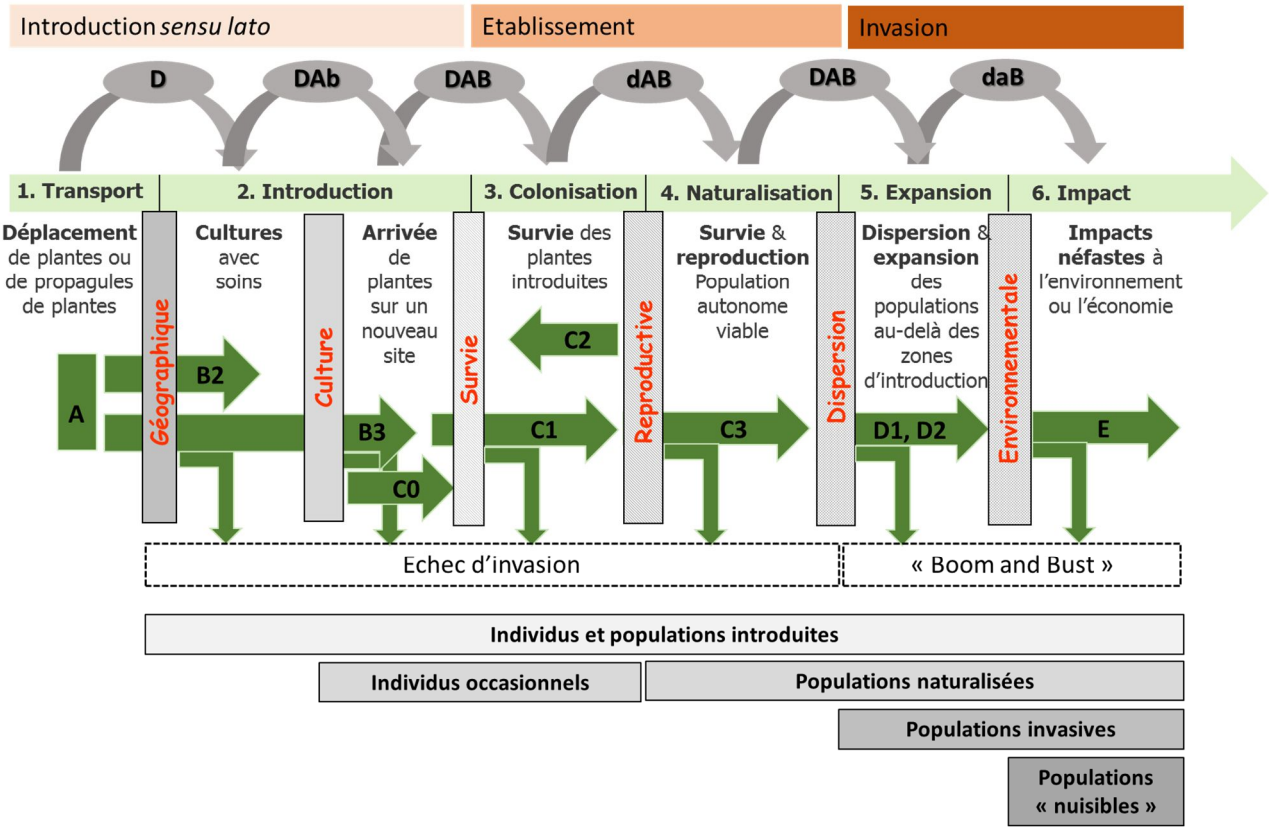


Figure 7. Les étapes du processus d'introduction-établissement-invasion séparées par différentes barrières (complétée d'après Blackburn et al., 2011). *Les codes alphanumériques correspondent aux statuts des individus ou des populations introduites détaillés dans le texte. Le passage des différentes barrières dépend de la capacité à franchir des filtres de dispersion (D), des filtres abiotiques (A) et des filtres biotiques (B) présentés dans les* ***Figures 2*** *et* ***3****. Les lettres sont en minuscules (d, a, b,) ou en majuscules (D, A, B) pour indiquer l'importance relative du filtre à différentes étapes.*

Ecologie des communautés et invasions

Ce cadre conceptuel où les différents stades d'invasion sont séparés par des barrières est directement en lien avec le cadre des règles d'assemblage et les trois filtres de dispersion, abiotique et biotique (**1.1.1.**). Une question majeure de l'écologie des invasions est de comprendre les facteurs qui expliquent le succès ou l'échec des espèces le long du continuum introduction-établissement-invasion. A cet effet, Catford et al. (2009) ont proposé le cadre **PAB** qui prévoit qu'une invasion résulte de l'interaction de la pression de **P**ropagules (P), des conditions **A**biotiques (A) et des caractéristiques **B**iotiques (B) de l'espèce invasive et de la communauté réceptrice. L'importance de ces trois facteurs varie selon le stade d'invasion considéré (**Figure 7**).

Evaluer les risques associés à l'introduction d'une plante exotique revient à évaluer sa probabilité d'introduction, d'établissement et d'impact, autrement dit sa capacité à franchir les différentes barrières de la **Figure 7**. Nos travaux de recherche s'inscrivent dans le cadre d'un appui scientifique à ces évaluations du risque, ce qui nous a amené à évaluer le rôle de différents types de filtres sur le succès des espèces introduites à différentes étapes du processus d'invasion. La **Tableau 2** resitue l'ensemble de nos travaux en fonction du type de facteurs pris en compte (pression de propagules, abiotiques, biotiques). Nous avons évalué la capacité d'établissement: i) à l'échelle continentale, en fonction des conditions climatiques et des grands types d'habitats (**P21**), ii) à l'échelle régionale en fonction des conditions abiotiques (**P3**, **P19**), et iii) à l'échelle d'un bassin versant, en fonction de la pression de propagules, des conditions abiotiques, des conditions biotiques et de leurs interactions, **P33**). Dans **P34**, le succès d'une espèce a été

modélisé en utilisant des variables à résolution variant de l'échelle du site à l'échelle régionale. Enfin, les processus d'exclusion compétitive et de différentiation de niche ont été abordés dans plusieurs articles portant sur la mesure de l'impact de plantes invasives (**P16**, **P19**, **P22**, **S39**).

Tableau 2. Synthèse des facteurs explicatifs, classés en pression de propagules, conditions abiotiques et biotiques, pris en compte dans différentes études pour expliquer le succès d'invasion (IS) d'espèces non-indigènes et pour expliquer leur impact sur les communautés (IC). La variable « Habitat » est considérée comme une variable mixte incluant conditions abiotiques et biotiques.

Etudes	Pression de propagules (P)	Conditions abiotiques (A)	Conditions biotiques (B)	Modèle
P3	-	Sol		IS ~ A
P19	-	Climat, Sol	Distance fonctionnelle	IS ~ A + B + A*B ;
P21	-	Climat, ressource en eau, Habitat	Habitat	IS ~ A + A*B
P33	Distance à la rivière	Sol (fertilité), Lumière incidente	Couverture de la communauté résidente	IS ~ P * A * B
P34	-	Climat, Sol, Lumière incidente, Habitat	Habitat, Couverture de la communauté résidente	IS ~ A + B + A*B
P16	-	Habitat	Habitat, Communauté résidente	IC ~ IS + A*B
P19		Habitat	Habitat, distance fonctionnelle	IC ~ IS + A * B
P22	-	Habitat	Habitat, Communauté résidente	IC ~ IS + A*B
S39	-	Site	Communauté résidente	IC ~ IS + B

Présentations des espèces envahissantes modèles

L'**encadré 1** présente brièvement les principales espèces modèles étudiées. A l'échelle de la France, celles-ci ont pour la plupart atteint l'*étape* ***E*** du continuum introduction-établissement-invasion (**Figure 7**). Cependant, une espèce donnée peut avoir des populations en différents points du territoire qui se trouvent à différentes étapes du continuum. Dans plusieurs de nos études, nous avons travaillé sur des populations qui sont localement aux *étapes* ***C0*** à ***C3*** afin de mieux comprendre les facteurs qui déterminent leur succès d'installation.

Encadré 1. Espèces exotiques modèles dans nos travaux.

L'ambroisie à feuilles d'armoise (*Ambrosia artemisiifolia* L., Asteraceae) est une espèce annuelle à germination printanière et fructification automnale, originaire d'Amérique du Nord. Elle colonise les milieux perturbés, champs cultivés et les berges de rivières. Cette espèce a fait l'objet de 3 publications portant sur sa réponse au type de sol (**P3**), son impact sur les communautés (**P16**) et les déterminants abiotiques et biotiques expliquant la variabilité de sa production de pollens et de graines (**P34**).

L'ambroisie à épis lisses (*Ambrosia psilostachya* DC., Asteraceae) est une espèce vivace à drageons originaire d'Amérique du Nord. Elle colonise les prés et pelouses sableuses sèches et divers milieux rudéralisés. Cette espèce a fait l'objet d'un article (**P19**) visant à comprendre les variations de son abondance en fonction du

type d'habitat, des caractéristiques abiotiques (sol, climat) et des caractéristiques biotiques, notamment sa distance fonctionnelle à la communauté colonisé. Cet article inclut également une estimation de ses effets sur trois types de communautés colonisés en fonction de son taux de couverture.

Le Séneçon en arbre (*Baccharis halimifolia* L., Asteraceae) est un arbuste originaire d'Amérique du Nord qui colonise les prés salés du littoral atlantique et méditerranéen. Cette espèce a fait l'objet d'une monographie synthétisant toute les connaissances sur sa biologie et son écologie (**P24**), et de deux études plus spécifiques sur son impact sur les communautés envahies (**P16**, **P22**). Ces études abordent la notion de seuil d'impact et la comparaison avec les effets d'un arbuste indigène analogue occupant partiellement la même niche écologique (*Tamarix gallica*).

Le Houblon du Japon (*Humulus scandens*, Cannabaceae) est une liane annuelle originaire d'Asie orientale qui colonise les ripisylves et les berges de rivière. Dans le cadre du projet HOPRISK, deux articles ont été rédigés, i) le premier sur l'importance relative de la pression de propagules, des filtres abiotiques et biotiques à différentes étapes de son cycle de vie (**P33**), ii) le second sur son impact sur les communautés envahies en utilisant une méthode semi-expérimentale (suppression de l'espèce invasive de certains quadrats) et une approche fonctionnelle (**S39**)

1.2.2. La flore des champs cultivés et des bords de champs

Parmi les habitats les plus vulnérables aux invasions, et plus généralement aux processus de colonisation (cf. article **C01**), figurent les champs cultivés. Dans ce milieu, la proportion d'espèces exotiques atteint en moyenne 5 à 15% (Chytrý et al. 2008b), une proportion qui n'est égalée que sur les bords de rivières et certains habitats rudéraux.

La flore des champs cultivés et des bords de champs

L'agrosystème cultivé est un écosystème particulier à plus d'un titre. Premièrement, la fréquence et l'intensité des perturbations sont très élevées (façons culturales, désherbage chimique, récolte). Peu d'habitats naturels sont soumis à des perturbations équivalentes (berges de rivières soumises aux crues, habitats régulièrement sujets aux incendies). Deuxièmement, les terres cultivées sont artificiellement riches en ressources du fait de la fertilisation et de l'irrigation qui ont pour but de maintenir la culture dans un environnement optimal pour sa croissance et la production de biomasse. Un certain nombre d'espèces végétales sont adaptées à ces conditions : les adventices des cultures.

Le terme d'*adventice* désigne toutes les plantes non cultivées qui se développent dans une parcelle cultivée. Dans **S41**, nous avons compilé l'ensemble des espèces recensées dans la flore des champs cultivés (Jauzein 1995), et dans différentes campagnes de relevés floristiques à l'échelle de la France (réseau Biovigilance Flore), du Royaume-Uni (Farm Scale Evaluation, Farm4Bio) ou à l'échelle régionale (LTER ZA PVS de Chizé). Cette étude indique que le pool d'espèces adventices en France (pool régional filtré *sensu* Zobel 2016) compte environ 1400 espèces. Ces adventices ont des origines biogéographiques et écologiques variées (**Figure 8**, article **S41**). On distingue les *apophytes* qui sont des espèces indigènes adaptées aux conditions perturbées par les activités humaines. Ces espèces habitent dans divers milieux naturellement perturbés (berges de rivières, vides des pelouses sèches, etc.) et ont pu profiter de l'expansion de l'agriculture qui a multiplié les surfaces d'habitats favorables (❶, **Figure 8**).

Ce type d'habitats naturellement perturbés existe partout dans le monde et chaque fois que les humains ont mis des terres en cultures le même processus de colonisation par des apophytes s'est produit. Par conséquent, beaucoup d'adventices d'Europe occidentale sont d'origine exotique et ont été introduites

avec les semences de cultures depuis les centres d'origine de l'agriculture. C'est le cas des espèces dites *messicoles* (Jauzein 1997), introduites avec le blé et d'autres céréales, du Néolithique jusqu'au Moyen-Âge (❷, **Figure 8**). Ces espèces sont originaires du bassin méditerranéen et du Proche et Moyen-Orient. On qualifie ces espèces introduites avant 1492 d'*archéophytes*. Elles s'opposent aux espèces *néophytes* introduites après la découverte des Amériques (❸, **Figure 8**). Les néophytes ont des origines plus variées et souvent plus lointaines (Amériques, Asie orientale, Océanie, etc.). A partir du XIXème et du XXème siècle, les espèces introduites l'ont été de plus en plus pour des raisons ornementales et paysagères (❹, **Figure 8**). Elles peuvent s'échapper dans les habitats semi-naturels à partir des zones de cultures (❺, **Figure 8**). L'arrivée dans les champs cultivés peut donc se faire de manière directe via la contamination de lots de semences de cultures (❷, ❸), ou de manière indirecte par l'introduction préalable dans des zones rudérales (❻ par exemple gares et ports de marchandises, puis bords de routes) qui permettent une phase d'expansion avant d'atteindre des cultures favorables (❼, cas de *Senecio inaequidens ou de Bothriochloa barbinodis* (**V30**)).

La notion de « mauvaise herbe » désigne les plantes « qui poussent dans des sites où elles ne sont pas souhaitées, et qui ont un impact décelable sur l'économie, l'environnement, ou les deux» (Pyšek et al. 2004). Ce terme ne s'applique donc pas uniquement aux adventices des cultures et ne concerne pas toutes les adventices ; il peut s'appliquer à des espèces indigènes ou non-indigènes. Parmi les archéophytes et les néophytes, certaines sont ou ont été considérées comme des plantes invasives, majoritairement dans les champs cultivés (*Amarenthus retroflexus*), en dehors (*Baccharis halimifolia*, *Humulus scandens*) ou dans les deux types de milieu (*Ambrosia artemisiifolia*, *Senecio inaequidens*). Cependant, contrairement aux autres termes définis ici, notons que la notion de « mauvaises herbes » restent subjectives (« présence *non souhaitées* »).

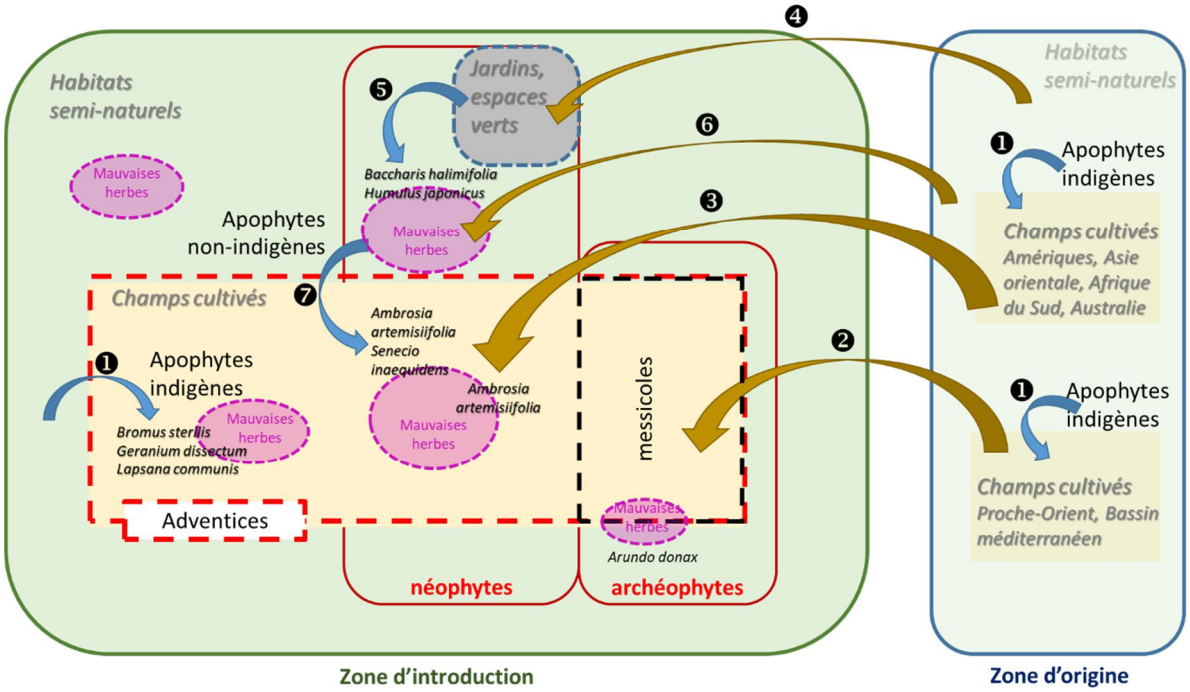


Figure 8. Synthèse schématique des définitions associées aux adventices, messicoles, archéophytes, néophytes, « mauvaises herbes », illustrant la diversité de leur origine écologique et biogéographique. *Les flèches brunes représentent le passage d'un filtre de dispersion à l'échelle régionale. Les flèches bleues représentent le passage d'un filtre abiotique et biotique (habitat) à l'échelle locale.*

Ecologie des communautés adventices des cultures

Longtemps, l'étude de la flore des champs cultivés s'est focalisée sur quelques espèces adventices problématiques comme le vulpin des champs, *Alopecurus myosuroides*, pour en améliorer le contrôle (Wilson and Brain 1991). Une approche complémentaire consiste à étudier l'ensemble des espèces adventices formant une communauté (Booth and Swanton 2002). Ce passage à un niveau d'organisation supérieur permet d'appréhender toute la diversité des espèces présentes dans une parcelle cultivée : les quelques espèces abondantes objet de toute l'attention des agronomes et des agriculteurs, mais aussi les nombreuses espèces plus discrètes dont certaines pourraient devenir les « mauvaises herbes » de demain, quand d'autres au contraire sont menacées d'extinction locale ou régionale (**O1**). L'échelle de la communauté permet donc d'entrevoir la diversité des fonctions des adventices dans l'agroécosystème, et amène à nuancer leur perception uniquement négative par leur apport positif (exemple : services associés à l'enherbement des vignes, support des pollinisateurs, etc.).

Dans le contexte de nos travaux, nous nous sommes intéressés aux changements de végétation dans les champs cultivés en lien avec l'évolution des pratiques culturales. L'objectif de ces recherches est de distinguer le poids respectif des conditions environnementales (sol, climat) et des pratiques agricoles, de hiérarchiser les filtres abiotiques et humains pour identifier la marge de pilotage pilotage possible pour réduire les risques malherbologiques tout en limitant les effets non-intentionnels sur les organismes non-cibles.

1.2.3. Synthèse sur les deux modèles étudiés

Les deux systèmes que nous étudions : communautés adventices des agrosystèmes et communautés envahies par une plante exotique envahissante, ont en commun l'importance des activités humaines (**H**) dans l'assemblage des espèces. Les activités humaines peuvent avoir un impact direct sur les communautés étudiées (travail du sol, herbicides, introduction volontaire d'une plante exotique dans un habitat) ou un impact indirect en modifiant les filtres abiotiques (fertilisation et irrigation augmentant les ressources naturels, **H*A**), les filtres biotiques (pesticides réduisant les interactions entre espèces, **H*B**), et en facilitant la dispersion (**H*D**) (cf. **Figure 3**).

Dans les chapitres suivants, nous utiliserons le cadre des *règles d'assemblage* et des *règles de réponses* pour comprendre le succès d'invasion des plantes exotiques dans différents habitats (**Chapitre 3**) et le succès de colonisation des adventices dans les milieux cultivés (**Chapitre 4**). Symétriquement, le même cadre sera utilisé pour comprendre le déclin ou l'extinction locale de certaines espèces i) face aux perturbations et aux changements environnementaux induits par les pratiques agricoles (**Chapitre 5**) et ii) face à la compétition exercée par les plantes invasives (**Chapitre 3**). Ainsi, qu'une plante soit envahissante dans une culture ou dans un écosystème plus naturel, beaucoup de questions sous-jacentes resteront les mêmes (Booth et al. 2003). Le **Chapitre 2** exposera dans un premier temps les approches fonctionnelles communes que nous avons utilisées et les données compilées ou recueillies pour répondre à ces questions.

- II -

APPROCHES FONCTIONNELLES ET DONNEES UTILISEES

2. APPROCHES FONCTIONNELLES ET DONNEES UTILISEES

2.1. Apports de l'écologie fonctionnelle pour comprendre les changements de végétations

3 publications (P15, P28, P30)

Dans le cadre de réflexions initiées durant mon travail de thèse à l'INRA de Dijon (2004-2007) et poursuivies durant les années 2010, j'ai participé à la rédaction de trois articles de synthèse visant à fournir un cadre conceptuel pour l'utilisation d'approches fonctionnelles dans les agrosystèmes cultivés.

Le premier article (**P15**) visait à traduire les conditions crées par les systèmes de culture en gradient environnementaux, en distinguant conditions locales, gradient de ressources et gradient de perturbations, et les principaux traits de plantes susceptibles de répondre à ces gradients. Le second article (**P30**) visait à réaliser une synthèse plus complète et plus détaillée de l'ensemble des traits des adventices identifiés dans la réponse des communautés adventices aux pratiques et dans leurs effets sur l'agroécosystème. Enfin, **P28** propose une application du concept de traits de réponses et de traits d'effets (Lavorel and Garnier 2002) au cadre de la flore des vignobles. Si ces articles sont appliqués aux cas des adventices des cultures, la plupart des traits ou des hypothèses émises ici peuvent aussi se révéler utiles pour analyser les relations entre plantes exotiques envahissantes et communautés envahies (**2.1.3.**) ou détecter les traits associés au caractère invasif d'une espèce.

Les questions posées :
(1) Comment caractériser l'environnement des systèmes cultivés en écologie fonctionnelle ? (**2.1.1.**)
(2) Quelles sont les traits importants à prendre en compte pour comprendre la réponse des communautés adventices aux gradients environnementaux et agronomiques dans les milieux cultivés? (**2.1.2.**)
(3) Quels sont les patrons de diversité fonctionnelle attendus dans les communautés dominées par une espèce cultivée ou une plante invasive ? (**2.1.3.**)
(4) Peut-on utiliser les traits pour prédire l'effet des changements de végétation sur le fonctionnement des écosystèmes ? (**2.1.4.**)

2.1.1. Traduire la complexité des agrosystèmes cultivés en gradients environnementaux

La description des gradients environnementaux a été une préoccupation majeure en écologie des communautés en raison de l'impact évident des gradients environnementaux sur la distribution des espèces (Austin 1980, Garnier et al. 2007). Traduire les systèmes de culture en gradients environnementaux est cependant difficile en raison de la complexité de l'agrosystème et de la dépendance des pratiques de gestion aux conditions locales (sol, climat), aux types de cultures et aux contraintes socio-économiques. En suivant Garnier et al. (2007), nous proposons de diviser ce système complexe en trois composantes principales: (1) les conditions locales caractérisant le site indépendamment de l'utilisation réelle du sol, comme les conditions climatiques, pédologiques ou historiques, (2) la disponibilité des ressources et (3) les niveaux de perturbation qui dépendent directement de la gestion des adventices et du type de culture.

Conditions locales

Les conditions abiotiques locales peuvent avoir une influence directe sur la distribution des espèces adventices (**P2**) mais elles contraignent aussi les systèmes de culture et peuvent donc avoir un effet indirect. Par exemple, le risque de gelée, les sols trop acides ou trop riches en calcaire ne peuvent pas être

(entièrement) compensés par des pratiques (chaulage) et empêchent l'installation de certaines cultures. Certaines textures de sol influent également sur le type de travail du sol possible.

Gradients de ressources

La productivité potentielle d'un site, définie sur la base des conditions environnementales pour la croissance des plantes, bien que dictée par les conditions locales, telles que le substratum rocheux, le sol et les propriétés climatiques, est fortement modulée par la fertilisation et/ou l'irrigation et la densité de semis de la culture. La plupart des méthodes utilisées pour évaluer la productivité potentielle d'un site sont basées sur des variables du sol. Cependant, ces variables n'ont généralement pas réussi à refléter correctement la fertilité du sol. En effet, les teneurs du sol en éléments nutritifs ou en eau ne sont pas représentatives de la disponibilité en nutriments ou en eau pour les plantes car elles interagissent fortement avec les caractéristiques du sol telles que la texture, le pH et la teneur en matière organique.

Une autre approche que nous recommandons dans **P15** est d'utiliser des gradients de ressources dans les systèmes de culture en utilisant les *traits d'effet* des plantes cultivées directement liées à l'utilisation des ressources (Navas and Violle 2009, Violle et al. 2009). Ces auteurs ont proposé un cadre qui décrit une cascade de relations entre les caractéristiques d'une plante, l'épuisement des ressources qu'elle induit et les conséquences sur la compétition avec les autres espèces. Les *traits d'effet* des espèces dominantes cultivées en monoculture (telle que la culture dans un champ cultivé) peuvent être utilisés pour quantifier la quantité de ressources disponibles pour les autres plantes de la communauté (telles que les adventices) auxquelles ces dernières répondent par des changements dans les valeurs de leurs *traits de réponse*. Parmi les traits d'effets importants de la culture on pourra retenir sa hauteur, l'espacement des rangs, l'architecture de la canopée et la date de fermeture de la canopée. Ils influent directement sur la compétition pour la lumière et dans une moindre mesure pour les nutriments.

Gradients de perturbations

Une perturbation est définie ici comme «... tout événement discret dans le temps qui perturbe la structure de l'écosystème, de la communauté ou de la population et modifie les ressources, la disponibilité du substrat ou l'environnement physique » (White and Pickett 1985). Une particularité du champs cultivé est que le régime de perturbation est à la fois *diversifié* avec des perturbations de différentes nature (chimique, physique) et *cyclique* avec le retour régulier de la même culture et des perturbations associées au cours de la rotation (Kropáč et al. 1971). Dans **P15**, nous proposons de définir les régimes de perturbations dans les cultures à travers i) la *période* durant laquelle les perturbations ont lieu, délimitée par une date de début et de fin des perturbations, ii) la *fréquence* des perturbations et iii) *l'intervalle de retour* des perturbations au cours de la période de croissance des cultures. A la différence d'autres types de perturbations (incendies, crues) la durée des perturbations peut être négligée en raison de sa durée très faible.

La date de travail du sol préparatoire au semis de la culture peut être considérée comme la date de début des perturbations. La date de récolte de la culture peut être définie comme la date de fin des perturbations. Les espèces filtrées par ces perturbations sont celles capables de boucler leur cycle de vie entre ces deux dates (cf. cycle annuel de nombreuses adventices) ou celles dotées d'organes souterrains adaptées à ces perturbations (géophytes à rhizome, bulbe, tubercule). La fréquence des perturbations peut être définie comme le nombre de perturbations par unité de temps, ici nous retiendrons une campagne culturale (du semis à la récolte) comme l'unité de base. Cette fréquence dépendra du nombre d'opérations de désherbage mécanique et chimique. Enfin l'intervalle de retour est le nombre moyen de jour séparant deux perturbations successives.

Chaque type de perturbations peut être défini par leur *sévérité* et leur *intensité*. Les perturbations chimiques correspondent principalement aux herbicides (nous faisons l'hypothèse que les autres pesticides affectent moins (directement) les adventices). Le filtrage par les herbicides dépend du spectre des produits

(sévérité) et de la dose (intensité) utilisée. On distingue différents type d'herbicides dont l'action peut toucher spécifiquement les espèces dicotylédones (hormones de type 2.4-D, MCPA) ou les espèces monocotylédones (inhibiteurs de l'ACCase). D'autres produits ont un spectre d'action plus large (sulfonylurées, comme les inhibiteurs de l'ALS) et touchent aussi bien les dicotylédones que les monocotylédones. Enfin des herbicides non-sélectifs comme le glyphosate peuvent éliminer un grand nombre d'espèces différentes (annuelles ou pérennes, dicotylédones ou monocotylédones).

Les perturbations physiques sont liées à l'utilisation d'outils mécanisés qui génèrent des changements d'état du sol et une destruction de la biomasse au niveau souterrain et/ou aérien. Les perturbations physiques aériennes sont liées à la récolte de la culture (barre de coupe) et sont assez similaires dans les différentes cultures concernées. Inversement, les perturbations physiques du sol peuvent être très contrastées, en fonction du contexte environnemental. On peut distinguer trois types d'opérations: (1) le labour conventionnel avec charrue et retournement du sol, qui permet de préparer le sol avant le semis des cultures et d'enfouir les adventices et les résidus du précédent cultural, (2) le désherbage mécanique lors de la croissance des cultures pour les cultures à inter-rang large et (3) la récolte des plantes-racines (betterave à sucre ou pomme de terre) qui implique des machines spécifiques, et consiste à creuser des sillons dans le sol. Le résultat des perturbations souterraines varie en fonction i) des caractéristiques de l'opération, telles que la profondeur, l'angle, la largeur, la vitesse, le nombre de passages et l'outil, et ii) les caractéristiques du sol comme la texture, la structure et l'humidité (Roger-Estrade et al. 2004, Roger-Estrade et al. 2009). Cependant, la profondeur du travail et l'inversion ou non du sol semblent être les caractéristiques majeures pour la destruction de la biomasse des adventices et les mouvements des graines dans le profil du sol (Mohler and Galford 1997).

2.1.2. Traits de réponses des adventices

Dans **P30**, nous avons fait le bilan des traits dont on suppose qu'ils répondent aux gradients environnementaux et agronomiques définis précédemment (**2.2.1.**). Cette approche décrit les espèces par leurs caractéristiques biologiques à travers la mesure des traits fonctionnels, c'est-à-dire des caractéristiques mesurables au niveau individuel qui contribuent directement (traits de performance *sensu* Violle et al. (2007)) ou indirectement (traits fonctionnels *sensu* Violle et al. (2007)) à la fitness.

Le **Tableau 3** synthétise les principaux traits dont on suppose qu'ils répondent aux conditions locales, aux gradients de ressources et de perturbations. La fertilité du sol (naturelle liée au pédo-climat, et artificielle liée à la fertilisation) influe sur le potentiel de croissance et favorise des espèces ayant des valeurs de SLA et des teneurs en azote des feuilles élevés. Les différentes dates des perturbations (labour, semis, désherbage, récolte) sont souvent corrélées et déterminées par la date de semis de la culture. A cet égard, la phénologie des adventices (date de germination, date de floraison, date de déhiscence des graines) est particulièrement importante. Le mode de travail du sol influe sur les types biologiques : le labour avec une charrue empêche l'établissement des phanérophytes, chaméphytes et de la plupart des hémicryptophytes, tandis que les systèmes sans labour ou à labour réduit tendent à favoriser les espèces bisannuelles et vivaces (Froud-Williams et al. 1983, Trichard et al. 2013). La masse des graines est négativement corrélée avec l'intensité du travail du sol (i.e. un labour profond favorise des espèces à petites graines), mais la masse des graines et les réserves d'énergie des graines sont également positivement corrélées à la capacité d'émergence à plus grande profondeur (Gardarin et al. 2010, Guillemin and Chauvel 2011). La morphologie des plantes peut influer sur la sensibilité aux herbicides, car les tiges dressées retiennent moins de pulvérisation que les feuilles presque horizontales couramment observées chez les plantes dicotylédones. Les caractéristiques de la surface des feuilles, incluant la cuticule (cire épicuticulaire, pectine et cutine), la pilosité (densité des trichomes) et les cellules de surface (densité des stomates et taille des

cellules) affectent fortement le mouillage et la pénétration des herbicides foliaires appliqués et donc leur biodisponibilité au sein de la plante (Nairn et al. 2011).

Tableau 3. Synthèse des traits associés à la réponse des espèces aux pratiques culturales (simplifiée d'après **P15** et **P28**). *Les cases grisées indiquent les liens supposés entre traits et conditions locales, gradient de ressources et gradient de perturbations.*

Traits/milieu	Conditions locales		Gradients de ressources		Gradients de perturbations		
	Paysage	Pédo-climat	Traits d'effets de la culture (compétition)	Fertilisation	Date / freq. perturbations (physiques ou chimiques)	Travail du sol	Herbicides
Type biologique							
Morphologie							
Surface spécifique foliaire							
Teneur en N des feuilles							
Traits liés à la surface des feuilles (cuticules, pilosité)							
Hauteur des plantes							
Masse des graines							
Epaisseur du tégument des graines							
Période de déhiscence des graines							
Période de germination							
Période de floraison							

2.1.3. Filtrage environnemental, différenciation de niche et hiérarchie compétitive

L'approche fonctionnelle fournit également une méthode intégrée pour déterminer l'influence des règles d'assemblage de la communauté, tels que le filtrage environnemental, la différenciation de niche et la hiérarchie compétitive (Kraft et al. 2015). Dans ce cadre, les pratiques de gestion et les interactions biotiques peuvent être considérées comme des filtres limitant ou permettant l'établissement, la croissance et la persistance d'espèces adventices distinctes pouvant se disperser d'un pool d'espèces de référence à un site spécifique (Booth and Swanton 2002).

Du fait des fortes contraintes du milieu cultivé, on peut s'attendre à une convergence des valeurs de traits des adventices (Grime 2006). Par exemple, les adventices sont supposés être majoritairement des espèces à cycle annuel du fait des perturbations régulières du milieu. Dans un article récemment publié (**P36**), nous avons comparé le pool d'espèces adventices (espèces présentes dans les cultures) avec le pool des espèces trouvées uniquement dans des habitats prairiaux ouverts (c'est-à-dire non dominés par une strate d'arbustes ou d'arbres). Nous avons montré qu'au-delà de leur cycle annuel, les espèces adventices se distinguent aussi des espèces prairiales par une plus grande surface spécifique foliaire, un début de floraison plus précoce, une floraison plus longue et une plus grande affinité pour les milieux riches en nutriments, ensoleillés et secs. L'utilisation d'une approche par hypervolume des traits (Blonder 2017) montre qu'effectivement l'hypervolume fonctionnel occupé par les adventices est plus petit que

l'hypervolume fonctionnel occupé par les espèces de milieu herbacé ouvert (en contrôlant les différences de nombre d'espèces), même si la zone de chevauchement des volumes est importante.

Il peut être intéressant de faire des prédictions plus détaillées en lien avec l'espèce cultivée qui est l'espèce dominante de la communauté. Sous l'hypothèse que les filtres abiotiques et humains dominent, on peut s'attendre à une *convergence des valeurs des traits* des adventices avec ceux de l'espèce cultivée (**Figure 9**). Les pratiques qui favorisent l'espèce cultivée (tri de semences, date de semis, fertilisation, désherbage) favorisent aussi involontairement les adventices qui ressemblent à la culture. C'est l'hypothèse du *mimétisme vavilovien* (McElroy 2014). Sous l'hypothèse que la compétition avec la culture domine et que celle-ci conduit à une déplétion des ressources disponibles pour les adventices, on peut s'attendre au contraire à une *divergence des valeurs de traits* des adventices avec ceux de la culture. Les adventices qui peuvent persister sont celles qui utilisent les ressources différemment ou à un autre moment, par exemple les espèces précoces qui peuvent boucler leur cycle avant la fermeture du couvert de la culture (hypothèse de *différentiation de niche*, **Figure 9**). Suivant le contexte (type de culture, pratiques), les deux stratégies fonctionnelles peuvent se manifester. Par ailleurs, la compétition peut aussi conduire à ne maintenir que les espèces ayant une fitness équivalente à celle de la culture. Par exemple celles ayant une taille supérieure à la culture leur permettant d'intercepter le rayonnement lumineux (hypothèse de hiérarchie compétitive, cf. **Figure 10 B**).

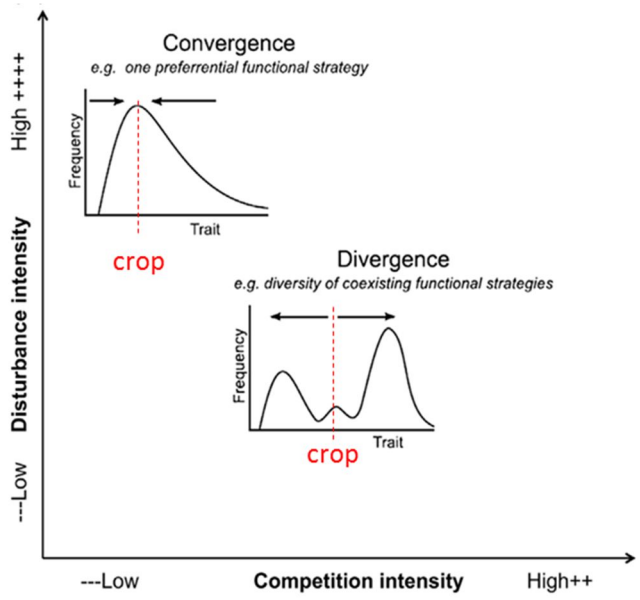


Figure 9. Hypothèses sur la façon dont les pratiques de gestion et la culture déterminent la structure fonctionnelle des communautés adventices selon un gradient de perturbations et de compétition. Modifiée d'après **P28**. *Dans un contexte de perturbations élevées (fortes contraintes externes), on suppose une convergence des valeurs de traits autour de celles de la culture. Dans un contexte d'interactions biotiques fortes entre culture et adventices, on s'attend à une divergence des valeurs de traits selon l'hypothèse de différenciation de niche.*

Dans les milieux semi-naturels et naturels colonisés par une plante invasive, on peut formuler les mêmes hypothèses. Au stade d'établissement de l'espèce exotique, deux prédictions opposées ont été proposées et sont connues sous le nom de l'énigme de Darwin (Thuiller et al. 2010). D'un côté l'établissement d'une espèce exotique serait plus facile si elle partage les mêmes traits que la communauté résidente, ces traits reflétant une adaptation aux contraintes abiotiques du milieu. D'un autre côté, du fait de la résistance biotique de la communauté résidente, il serait plus facile pour l'espèce exotique de présenter des traits différents afin de pouvoir exploiter une niche écologique vide (Carboni et al. 2016, Gallien and Carboni 2017). Ces deux hypothèses sont en réalité complémentaires et dépendent de l'échelle d'étude (Carboni et al. 2013) avec, à une résolution large, un meilleur succès des invasives partageant les mêmes valeurs de traits que les espèces locales, et à une résolution fine, un meilleur succès des plantes invasives à valeur de traits distincte des espèces locales.

Une fois une espèce exotique devenu dominante, on peut comparer son impact à celui d'une plante cultivée semée de manière dense sur les communautés adventices. Selon la théorie de la coexistence

(Chesson 2000), les résultats de la compétition interspécifique dépendent à la fois de la différenciation de niche et des différences de *fitness*. D'une part, en condition de filtrage biotique fort par une plante exotique envahissante dominante, les espèces résidentes peuvent coexister avec l'envahisseur si elles présentent des traits différents, reflétant différentes stratégies d'utilisation des ressources (à savoir des différences de niche élevées, **Figure 10 A**). Inversement, les espèces résidentes ayant des traits similaires seront plus directement exclues. D'un autre côté, les espèces peuvent persister avec l'envahisseur si elles ont la même *fitness* et des effets compétitifs équivalents (**Figure 10 B**), c'est-à-dire si elles partagent des traits hautement compétitifs pour l'utilisation des ressources (Mayfield and Levine 2010). Dans ce cas, les espèces ayant les traits les moins compétitifs seront exclues (par exemple, les espèces qui sont plus petites seront exclues par une plante invasive de grande taille les surpassant). Cependant, une fitness similaire peut être obtenue par différentes combinaisons de traits. Une espèce avec une hauteur plus faible peut coexister avec l'envahisseur grâce, par exemple, à une forte capacité de propagation latérale.

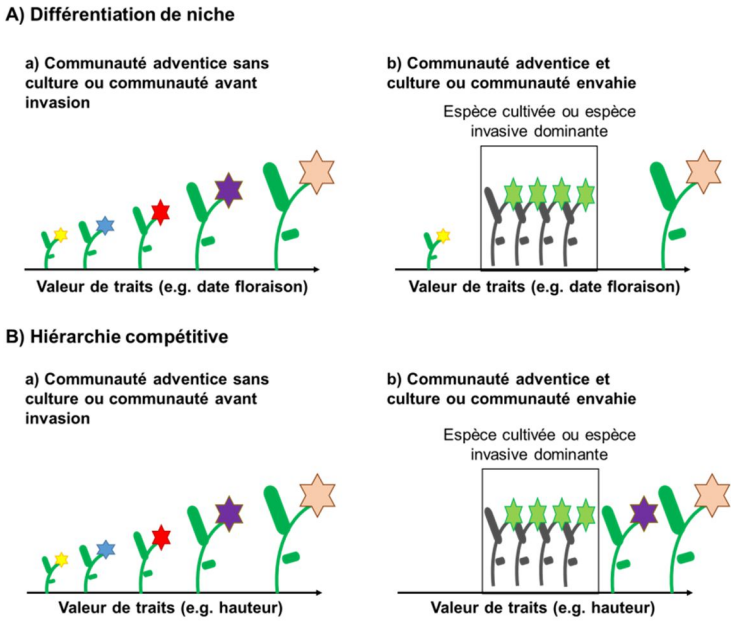


Figure 10. Coexistence des espèces résidentes et d'une espèce invasive dominante (ou d'une espèce cultivée dominante) selon l'hypothèse de différenciation de niche (A) ou de hiérarchie compétitive (B).

2.1.4. Des traits au fonctionnement de l'écosystème

L'effet des pratiques agricoles et de l'espèce cultivée sur les communautés adventices, et l'effet d'une plante invasive dominante sur une communauté résidente vont modifier la structure et la diversité fonctionnelle des communautés (cf. **Figures 9 et 10**), qui peut elle-même influer sur le fonctionnement de l'écosystème.

Selon le cadre théorique des traits de réponse et d'effet (**Figure 11 A**, (Lavorel and Garnier 2002, Suding et al. 2008, Lavorel and Hutchings 2013)), les facteurs environnementaux agissent comme des filtres, qui trient les espèces en fonction de la valeur de leurs *traits de réponse*, ce qui aboutit à une structure fonctionnelle des communautés qui via les valeurs de leurs *traits d'effets* modulent le fonctionnement des écosystèmes. Le but ultime des analyses des traits de réponse et d'effet serait la formulation de relations quantitatives parcimonieuses exprimant les différents processus écosystémiques en fonction de traits particuliers (Lavorel and Garnier 2002). Ce cadre de traits de réponse et d'effets a été testé et appliqué avec succès dans les prairies pour comprendre comment les différents niveaux d'intensité de l'utilisation des terres affectent les services écosystémiques à travers les changements de végétation (Gross et al. 2008, Minden and Kleyer 2011). Dans **P28** nous proposons une application de ce cadre au cas des vignobles (**Figure 11 B**). Les pratiques de gestion des sols (travail du sol, enherbements semés ou spontanés)

peuvent être considérées comme des filtres environnementaux qui déterminent la composition et la structure de la végétation des vignes, et qui modifient les conditions de croissance de la vigne directement ou indirectement via la modification de la flore adventice des vignes. Ce cadre pourrait être utilisé pour développer des stratégies de gestion qui permettent d'accroître les services écosystémiques des communautés adventices et de gérer les compromis entre les différents services écosystémiques dans les agrosystèmes (production de nourriture *versus* support de biodiversité) (Wood et al. 2015).

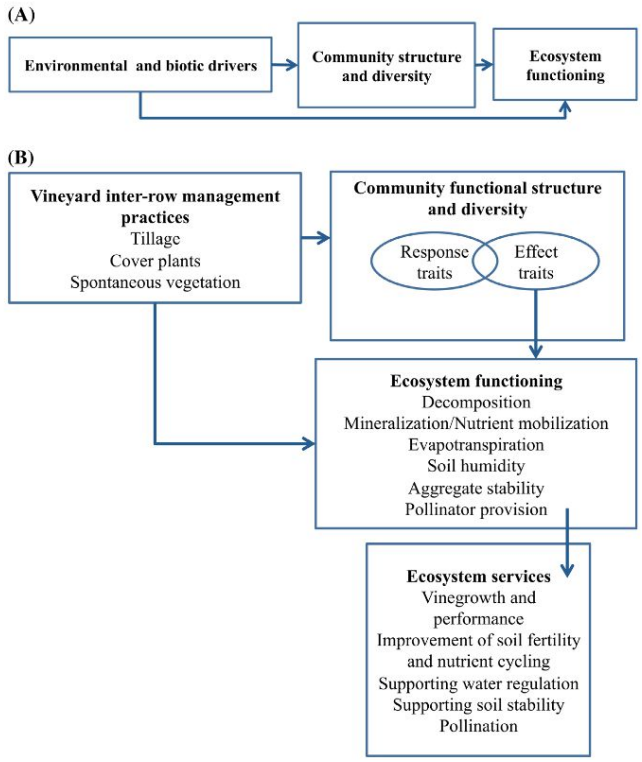


Figure 11. Le cadre « traits de réponse-traits d'effets » représentant les réponses des communautés aux facteurs biotiques et abiotiques et leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes et sur les services écosystémiques (Lavorel & Garnier, 2002), adapté au cas des vignobles (**P28**). *Les adventices sont affectées par les pratiques d'entretien des sols viticoles (traits de réponse). La modification conséquente des traits d'effets de la communauté adventice va influencer le fonctionnement de l'agrosystème en modifiant la décomposition de la litière, la minéralisation et la mobilisation des nutriments dans le sol, l'évapotranspiration et l'humidité du sol, etc. Les pratiques affectent également de manière directe le fonctionnement de l'agrosystème. Ainsi, via la diversité et la structure fonctionnelle des communautés, il est possible de faire des hypothèses sur le fonctionnement de l'agrosystème et sur certains services écosystémiques*

Synthèse (2.1.). Bien que les espèces adventices partagent certains attributs écologiques, elles ne constituent pas un groupe d'espèces homogènes. La flore des champs cultivés comprend plusieurs centaines d'espèces, rendant impossible une analyse détaillée de la réponse de chaque espèce dans la diversité des conditions environnementales et de gestion dans lesquelles elles peuvent se trouver à l'échelle des gradients spatiaux et temporels étudiés. Pour surmonter partiellement ce problème, l'approche par les traits de réponse et les traits d'effets (Lavorel & Garnier, 2002, **Fig. 11**) est un cadre prometteur pour identifier des règles plus générales, quantifier la réponse des communautés adventices aux facteurs environnementaux (*sensu lato*) et évaluer leurs effets sur le fonctionnement de l'agroécosystème.

2.2. Données et échelles spatio-temporelles utilisées

Pour appliquer ces approches dans l'étude des changements de végétation, différentes échelles spatio-temporelles sont utilisées dans nos travaux. Nous présentons ici les principaux jeux de données utilisés et les avantages et les inconvénients associés aux échelles de travail correspondantes.

2.2.1. Les jeux de données utilisées

Le réseau **Biovigilance Flore** est présenté dans les articles **A1** et **P2**. Le débat autour des cultures OGM a renforcé une prise de conscience plus générale sur la nécessité d'assurer une surveillance des évolutions

sensibles induites dans les agroécosystèmes par les méthodes de production. Face aux mutations régulières de l'agriculture et ses conséquences complexes, le Ministère de l'Agriculture a mis en place un dispositif de Surveillance Biologique du Territoire (SBT). Cette surveillance vise à détecter des *effets non intentionnels* (ENI) sur la faune et la flore des agroécosystèmes, dans les parcelles cultivées et leur environnement immédiat. Le premier réseau de Biovigilance entre 2002 et 2012 s'est focalisé sur le suivi de la flore adventice des cultures (grandes cultures puis vignes). Le second dispositif initié en 2012 (dit **réseau 500 ENI**) assure le suivi de 4 indicateurs de biodiversité qui ne sont cette fois plus la cible des traitements : les vers de terre dans la parcelle, les oiseaux, la flore et les carabes des bordures herbacées extérieures à la parcelle.

Au total, entre 2002 et 2010, 1440 parcelles de grandes cultures ont été échantillonnées en France (**Figure 12a**). Chaque année, chaque parcelle a fait l'objet de 4 relevés, ce qui représente un jeu de données de 19 952 relevés. D'une part, un relevé est effectué dans une zone témoin non désherbée d'environ 140 m² (12*12 m). D'autres parts, un relevé est réalisé sur une aire de 2000 m² (50*40 m) dans une zone faisant l'objet d'une conduite classique. Ces deux zones sont parcourues à deux périodes de l'année : une notation N1, 30 jours après le semis (~septembre/octobre) et une notation N2, 150 jours après semis (~mars/avril) pour les cultures d'automne. Pour les cultures de printemps, la notation N1 a également lieu 30 jours après semis (~mai-juin) mais la seconde est réalisé 90 jours après semis (~juillet).

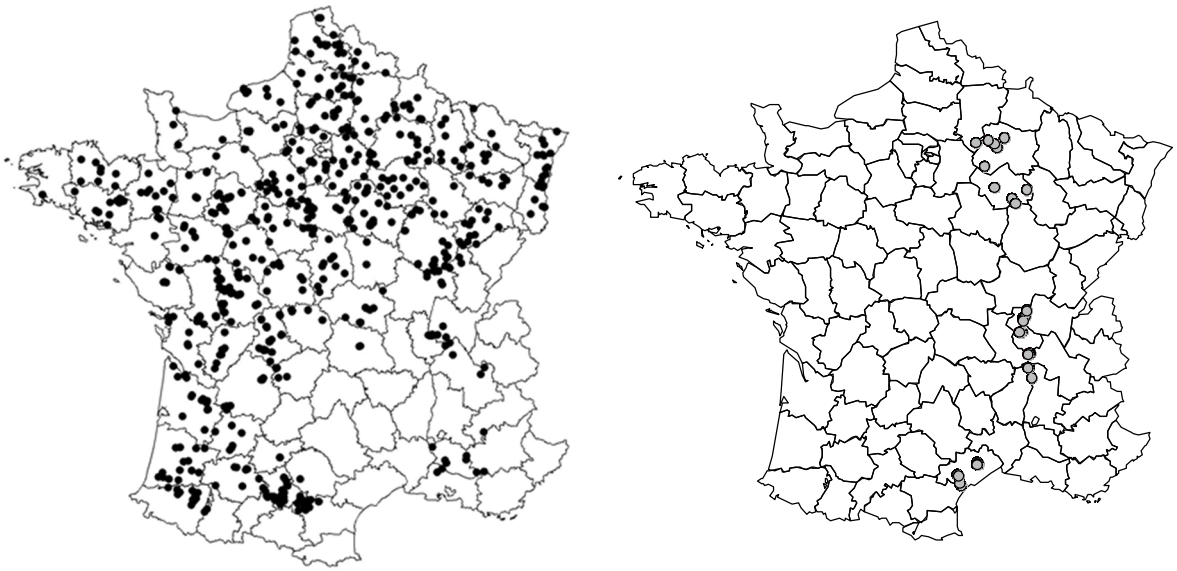


Figure 12. a) Distribution de 1440 parcelles de grandes cultures annuelles échantillonnées par le réseau Biovigilance Flore entre 2002 et 2010, b) Distribution de 45 parcelles de vignes échantillonnées par le réseau Biovigilance Flore Vigne entre 2006 et 2012. *NB: A cette échelle, certains points peuvent correspondre à plusieurs parcelles.*

Entre 2006 et 2012, 45 parcelles de vignes ont été échantillonnées dans trois régions : Champagne, Beaujolais et vallée du Rhône et Languedoc (**Figure 12b**). Les relevés ont été effectués sur une même surface de 2000m² mais en distinguant la flore observée sur le rang et dans les inter-rangs des vignes, en lien avec une gestion différenciée de ces deux zones. Trois périodes de relevés ont permis d'intégrer les faciès de printemps, d'été et d'automne. Au total 1060 relevés sont disponibles pour les 45 parcelles.

Le réseau **500 ENI** est décrit dans **P35**. Depuis 2012, 500 parcelles sont suivies dans toute la France métropolitaine (Corse comprise) (**Figure 13**). La flore des bords de champs est relevée chaque année au moment du pic de floraison qui varie d'avril à juillet selon la latitude et l'altitude. La présence/absence des espèces est notée dans dix quadrats de 1m² (0,5 x 2 m) disposés en deux lots de

cinq quadrats contigus séparés de 30 m (voir le **Chapitre 5** pour le protocole détaillé). Le réseau couvre trois grands types de culture : les cultures annuelles (rotations à base de blé et de maïs, 350 parcelles), les vignes (100 parcelles) et les cultures maraichères (50 parcelles). Environ 20% des parcelles sont conduites en agriculture biologique.

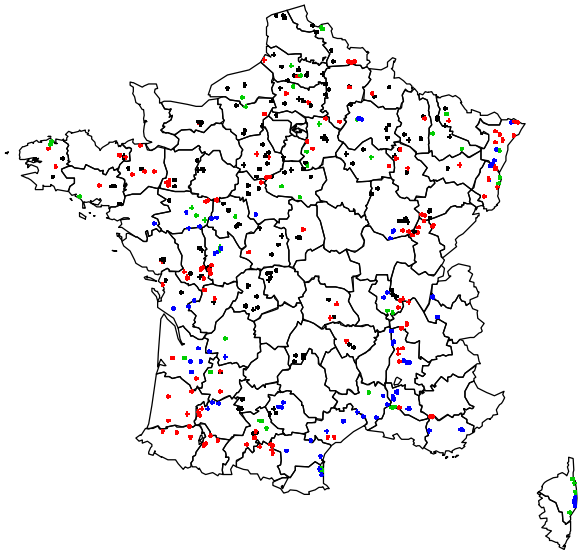


Figure 13. Distribution des 500 parcelles du réseau 500 ENI. *En noir, les parcelles en tête de rotation blé, en rouge les parcelles en tête de rotation maïs, en bleu les vignes et en vert les cultures maraîchères (tête de rotation salade).*

La principale limite de ce type de données de suivi à grand échelle est que les observateurs ne sont pas des botanistes : leur niveau d'expertise variable peut entraîner une certaine hétérogénéité dans les données récoltées. Les nombreuses formations et les guides botaniques que nous avons réalisés pour les observateurs permettent en partie de limiter ce biais. Par ailleurs, dans de nombreuses analyses nous avons travaillé sur un sous-ensemble d'espèces observées dans plus de 1% des relevés, les espèces sous-observées et les erreurs étant probablement plus fréquentes parmi les espèces rares. Enfin, nous pensons que ce biais est largement compensé par la puissance statistique obtenu pour mieux comprendre la réponse des principales espèces aux pratiques agricoles.

Nos travaux sur les plantes invasives ne bénéficient pas de tels réseaux nationaux. En 2011 et 2012, nous avons mis en place un réseau régional de 420 quadrats afin de mesurer l'impact de 8 plantes invasives dans différents habitats de la région méditerranéenne. Dans le cadre du projet européen COST SMARTER, nous avons suivi deux sites colonisés par *Ambrosia artemisiifolia* qui s'insèrent dans un réseau de 50 sites suivis à l'échelle de l'Europe (**P34**). Pour les autres études, les dispositifs plus restreints sont décrits plus succinctement avec les résultats.

2.2.2. Echelles spatiales, gradients environnementaux et processus

Pour plusieurs travaux portant sur la flore des champs cultivés ou de leur marge, nous travaillons avec un échantillonnage à l'échelle de la France métropolitaine avec 500 à 1440 parcelles. Cette échelle permet de mesurer et d'intégrer l'effet de larges gradients environnementaux (pH du sol, climat), et donc de s'affranchir de contextes trop locaux et de s'assurer que les résultats traduisent un signal fort vérifié dans plusieurs régions.

L'inconvénient est que ces réseaux ne contiennent pas d'informations floristiques sur les parcelles voisines et ne permettent donc pas de prendre en compte les processus spatiaux à l'échelle locale (dispersion depuis les milieux voisins). Des données paysagères sont cependant disponibles, notamment pour les 500 parcelles du réseau 500 ENI (pourcentage de différents type d'habitats dans un rayon de 250m et de 500m).

Différentes surfaces des relevés combinées à un nombre plus ou moins important de quadrats sont utilisés: de 0,25m² à 2000² en passant par 4m² et 140m² (**Tableau 4**). A l'échelle de 0,5 à 4m² l'effet des interactions biotiques (compétition, facilitation) peut être détecté. Cette surface de relevés est utilisée pour mesurer l'impact des plantes invasives sur les communautés végétales résidentes (**P16**, **P19**, **P22**, **S39**). L'utilisation de 32 quadrats de 4 m² dans une même parcelle a aussi été utilisée pour identifier les patrons de co-occurrence entre adventices au sein des parcelles et estimer dans quelle mesure la compétition interspécifique ou l'hétérogénéité environnementale de la parcelle pouvait expliquer ces patrons (**P11**). A l'échelle de 2000m², les espèces peuvent coexister sans interagir donc il n'est pas possible d'identifier des patrons liés à des processus de compétition ou de facilitation. Dans les champs cultivés, une surface de 2000m² présente l'avantage de capturer une grande partie des espèces présentes (~ aire minimale d'après Barralis (1976)). A cette échelle, les espèces sont supposées répondre de la même manière aux contraintes homogènes appliquées sur la parcelle (pratiques agricoles).

Tableau 4. Surface des quadrats utilisés et possibilité de détecter différents type de filtrage ou de patrons de distribution.

Surface quadrats	Organisation spatiale	Interactions biotiques	Filtres abiotiques	Patron de co-occurrence local	Références
0,25 m²	14 quadrats répartis sur ~ 500m²	++	+	Possible	**P34**
1m²	12 quadrats par bloc	++	+	Possible	**P28**
1m²	2 fois 5 quadrats contiguës	+++	+	Possible	**P35**
4m²	32 quadrats à différentes distances	++	+	Oui	**P11**
4m²	1 à 5 quadrats par site	++	+	Non	**P16**, **P19**, **P22**, **P33**
50m²	1 quadrat par site	-	++	Non	**P4**, **P9**
140 m²	1 quadrat par site	-	++	Non	**P1**, **P2**, **P4**, **P5**, **P9**, **P12**, **P18**, **P32**
500 m²	1 quadrat par site	--	+++	Non	**P3**
2000m²	1 quadrat par site	--	+++	Non	**P1**, **P2**, **P4**, **P5**, **P9**, **P12**, **P18**, **P27**, **P32**

2.2.3. Echelles temporelles

Un axe important et de nos recherches concerne les changements de végétation mesurés de manière explicite dans le temps. Nous avons donc attaché une importance particulière à collecter et analyser des séries temporelles de données, depuis les variations saisonnières au sein d'une année jusqu'à la comparaison de relevés diachroniques séparés de trente années, en passant par des variations interannuelles (**Figure 14**).

En suivant sur des quadrats permanents le nombre de plantules émergées en mars (colonisation), la couverture de la plante en mai (établissement et développement végétatif) puis en septembre (floraison), il est possible de mettre en évidence l'importance relative des différents filtres (ressources du milieu, compétition avec les espèces résidentes, disponibilité en lumière) qui peuvent affecter le succès d'une espèce invasive annuelle à différents stades (**P33**). De même en comparant la densité des adventices entre le début de saison culturale et le milieu de saison culturale, il est possible de mesurer l'effet du

développement de la culture et de la fermeture de la canopée ainsi que l'effet du désherbage (**P18**, **P32**). A l'échelle de quelques années, il est possible de mesurer l'effet des variations des conditions environnementales (conditions météorologiques) et de la diversité des successions de cultures (**P32, S38**). Enfin, la comparaison des communautés à partir de relevés diachroniques séparés de plusieurs décennies, permet de mesurer l'effet de changements dans les régimes de perturbations et le niveau de ressources disponibles du fait de l'intensification des pratiques agricoles (**P4**, **P5**, **P9**, **P12**, **P18**, **P27**, **Pr45**).

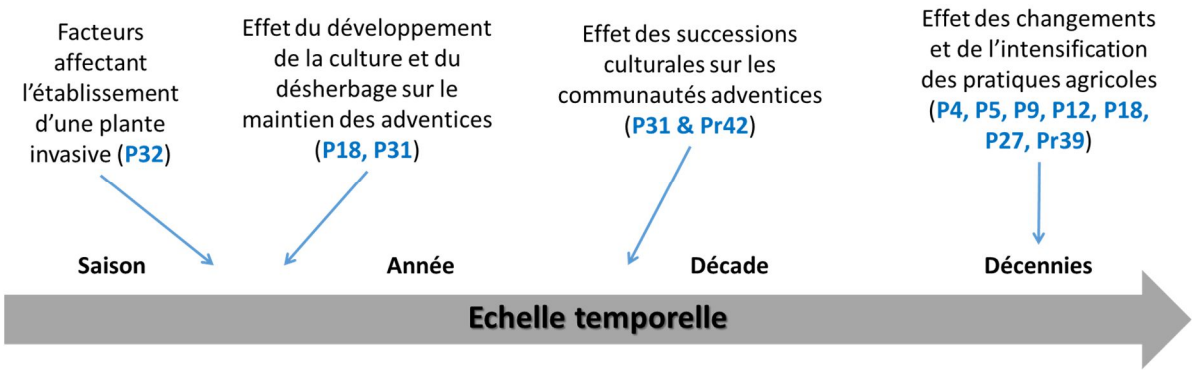


Figure 14. Echelles temporelles utilisées dans nos travaux, de la saison à quelques décennies.

Dans plusieurs travaux, nous utilisons des dispositifs où l'espace remplace le temps. Ainsi pour mesurer l'effet de l'application d'herbicides nous comparons une zone témoin non traitée et une zone traitée (cf. **4.1.1.**). De même pour mesurer l'impact de plantes invasives, nous comparons une zone envahie à une zone voisine non-envahie en faisant l'hypothèse que celle-ci représente la communauté avant l'invasion (cf. **3.2.1.**).

Synthèse (2.2.). Nos travaux bénéficient de données à différentes échelles spatio-temporelles, notamment pour étudier la flore adventice des cultures. La diversité des échelles spatiales disponibles permet *a priori* de mesurer différents processus plus perceptibles à certaines échelles : compétition à l'échelle locale, réponse aux perturbations à méso-échelle et réponse aux gradients environnementaux à l'échelle régionale. Mais c'est surtout la combinaison de ces échelles spatiales avec des échelles temporelles qui présente un intérêt : effet de la compétition avec la culture et effet du désherbage à l'échelle d'une parcelle lors d'une campagne culturale versus effet de l'intensification des pratiques sur 30 ans à l'échelle régionale.

- III -

REGLES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES ET INVASIONS BIOLOGIQUES

« Si vous l'arrosez et que ça meurt, c'est une plante. Si vous l'arrachez et que ça repousse, c'est une mauvaise herbe. » Anonyme

3. REGLES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES ET INVASIONS BIOLOGIQUES

2 projets : projet HOPRISK (2013-2015) et projet COST SMARTER (2013-2016), 3 stages M2
10 articles [P3, P7, P14, P16, P19, P20, P21, P22, P33, P34] et 1 manuscrit en révision [S39]

Telles que définies dans le paragraphe **1.2.1.**, les plantes exotiques sont des plantes introduites par les activités humaines en dehors de leur aire de distribution naturelle (Richardson et al. 2000, Pyšek et al. 2004). Alors que le rythme d'introduction était d'environ 50 espèces (tout type d'organismes confondus : animaux, plantes, champignons) par an au début du XIXème siècle, il est aujourd'hui autour de 150 espèces par an (Seebens et al. 2017). Nombre d'espèces introduites échouent cependant à se naturaliser. Williamson and Fitter (1996) ont proposé la règle des trois 10, selon laquelle 1/10ème des espèces importées vont s'échapper, 1/10ème des espèces échappées vont se naturaliser et 1/10ème des espèces naturalisées vont avoir des nuisances. Même si seulement 28% des études qui l'ont testée soutiennent cette hypothèse (Jeschke et al. 2012), elle introduit l'idée d'échec à différents stades du processus d'introduction-établissement-invasion (Blackburn et al. 2011) (**Figure 7**). Ce processus peut donc être vu comme une gigantesque expérimentation à l'échelle mondiale où l'on peut tester le succès versus l'échec des espèces introduites dans différents contextes et à différentes étapes d'introduction, d'établissement, de dispersion et d'invasion.

Un nombre trop faible de propagules introduits et/ou un régime de perturbation défavorable dans le lieu d'introduction (gares, ports de marchandises) peut expliquer l'échec d'un évènement de colonisation. Un échec peut aussi résulter d'une inadéquation entre les tolérances écophysiologiques des plantes introduites et les caractéristiques pédoclimatiques de la zone d'introduction. Enfin, à l'échelle des communautés végétales, l'introduction d'une nouvelle espèce pose la question fondamentale de la coexistence des espèces (Chesson 2000) comme nous l'avons évoqué précédemment (**2.1.3.**). De nombreux cadres conceptuels ont été proposés pour intégrer ces différents facteurs de succès et d'échecs des invasions (Catford et al. 2009, Foxcroft et al. 2011, Gurevitch et al. 2011, Perkins et al. 2011). S'il est évidemment nécessaire de franchir toutes les étapes pour qu'une espèce aboutisse à un succès d'invasion, deux étapes sont essentielles : i) l'établissement dans le territoire, et ii) l'accroissement des populations, à l'origine des impacts associés. Ce sont aussi les deux étapes où le cadre de l'écologie des communautés a le plus à offrir (Shea and Chesson 2002).

Dans quelques travaux, nous nous sommes intéressés à quantifier le risque d'introduction par certains vecteurs comme les semences destinées aux jachères faune sauvage, qui ont révélé la présence de plusieurs espèces non-indigènes dont *Ambrosia artemisiifolia* (**A4**, *étape B3* de Blackburn et al. 2011). Nous avons également quantifié la capacité de dispersion d'une graminée ornementale en voie de colonisation à l'échelle d'un paysage (**A17**, *étape C2*). Cependant la plupart de nos travaux concernent d'une part la capacité d'établissement, en fonction des conditions abiotiques et de la compétition avec la végétation déjà établie (**Chapitre 3.1.**), et d'autres parts l'impact des populations dominantes sur les communautés envahies (**Chapitre 3.2.**).

3.1. Capacité d'établissement des espèces non-indigènes

L'établissement est la capacité d'une population introduite dans un site à s'y maintenir de manière autonome sans assistance humaine. Cela implique la survie des individus introduits (*colonisation*) et leur reproduction autonome sur plusieurs générations (*naturalisation*) (Catford et al. 2009). L'établissement dépend de l'adaptation d'une espèce aux facteurs abiotiques (températures, précipitations, nature du sol,

topographie), aux facteurs biotiques (compétition avec les autres plantes, ennemies naturels) et aux régimes de perturbations (feux, crues, activités humaines).

Prédire la probabilité d'établissement d'une espèce à une large échelle spatiale repose sur la modélisation de sa niche écologique. On peut distinguer deux types de variables au sein de la niche écologique : i) celles liées aux ressources utilisées par les plantes qui sont dites *bionomiques* selon Hutchinson (1978), ii) et celles liées aux conditions qui ne nécessitent pas de prendre en compte la compétition, dites *scénopoétiques* selon Hutchinson (1978) ou *directes* selon (Austin 2002). Deux types de niches écologiques découlent de cette distinction. La première est la *niche de Grinnell* (ou niche grinnellienne) qui peut être définie par des variables fondamentalement non interactives ou *scénopoétiques* à l'échelle régionale (Grinnell 1917, Whittaker et al. 1973). La seconde est la *niche d'Elton* (ou niche eltonienne) qui se focalise sur les interactions biotiques et la dynamique de consommation des ressources (variables bionomiques) à l'échelle locale (Elton 1927, Leibold 1995). Dans un espace multivarié, la niche grinnellienne fondamentale d'une espèce correspond au sous-espace dans lequel les valeurs des vecteurs des variables scénopoétiques sont associés à un taux de croissance intrinsèque positif de l'espèce (=**zone A** de la **Figure 15**). Généralement, les variables scénopoétiques qui affectent la distribution des espèces (variables macroclimatiques, rayonnement solaire, etc.) sont mesurées à basse résolution (10^{-1}-10^{2} km^2) et montrent de fortes autocorrélations spatiales. Autrement dit, **A** est défini à des résolutions grossières, agrégeant des ensembles adjacents de cellules avec des valeurs similaires de variables scénopoétiques. La niche grinnellienne réalisée correspond à l'intersection de **A** et **B** (J_R, **Figure 15**) où B est l'ensemble des cellules où l'espèce peut coexister ou dominer les compétiteurs (Soberón 2007). A la différence du concept de niche réalisée d'Hutchinson (1957), la niche réalisée grinnellienne inclut des zones favorables mais inaccessibles à l'espèce ($\hat{J}_O$). Il est toutefois difficile de modéliser cette niche car l'échelle où opèrent les variables bionomiques a une résolution plus fine que les variables scénopoétiques. Cependant, si une espèce peut être localement éliminée par des interactions biotiques, le « pixel » peut rester favorable à une échelle plus large (du fait de l'existence de micro-hétérogénéité environnementale ou de taches de perturbations (Grime 2006)), de sorte qu'à la résolution de **A**, l'exclusion compétitive ne réduit pas forcément la niche fondamentale grinnellienne.

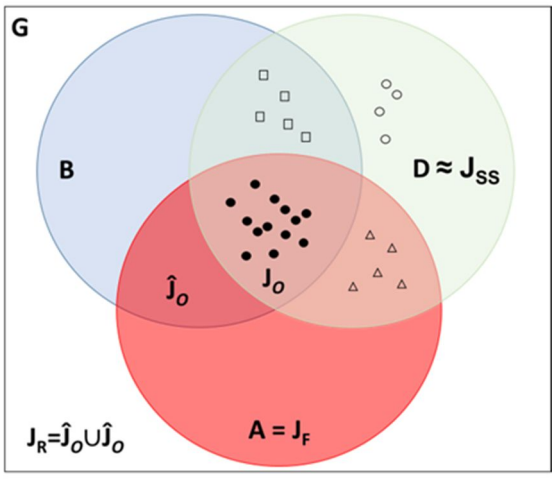


Figure 15. Représentation des facteurs affectant la distribution d'une espèce (d'après Soberón (2007). *G représente la zone totale d'étude. A = J_F représente la zone géographique où le taux de croissance intrinsèque (i.e. en ne considérant que les facteurs abiotiques) de l'espèce serait positif. B représente la zone géographique où l'espèce peut exclure ou coexister avec des espèces concurrentes. D représente l'aire totale qui a été ou est accessible à l'espèce dans la période d'étude. Les cercles solides représentent la population source. Les triangles ouverts sont des populations puits avec des taux de croissance négatifs en raison de l'exclusion concurrentielle (filtres biotiques). Les carrés ouverts représentent des populations puits en raison de taux de croissance intrinsèques négatifs (filtres abiotiques). Les cercles ouverts sont des combinaisons de ce qui précède. J_R, qui est souvent supposé être l'union de la zone occupée J_O et de la zone potentiellement occupée $\hat{J}_O$, représente toute la région dans G où l'environnement scénopoétique et bionomique sont adéquats pour l'espèce, indépendamment de la capacité de dispersion (naturelle). J_{SS} est la zone où les individus de l'espèce peuvent être trouvés, que les populations soient puits ou sources.*

Dans un premier temps (**3.1.1.**) nous présenterons quelques travaux préliminaires qui ont testé de façon indépendante, l'influence de différents facteurs (climat, habitat, sol) sur la capacité d'établissement de populations d'espèces non-indigènes. Nous verrons ensuite comment la combinaison de différentes

facteurs (**3.1.2.**, **3.1.3.**) et de plusieurs échelles (**3.1.4.**) permet d'améliorer la compréhension des facteurs de succès d'établissement des espèces invasives.

Les questions posées :
- (1) Quelles informations sur la capacité d'établissement des espèces non-indigènes apportent la connaissance de leur réponse au climat, au sol et au type d'habitat ? (**3.1.1.**)
- (2) Peut-on améliorer la cartographie du risque et les modèles de niches climatiques à large échelle en incluant des données sur le type d'habitat et le niveau de ressources locales (**3.1.2.**) ?
- (3) A l'échelle d'un bassin versant, quel est le poids respectifs de la pression de propagules, des conditions abiotiques et des conditions biotiques dans le succès d'installation d'une espèce exotique ? Ce poids varie-t-il au stade de colonisation, d'établissement et de dominance de l'espèce (**3.1.3.**) ?
- (4) Quelle(s) échelle(s) (quadrat, site, région) explique(nt) le mieux le succès d'une espèce invasive (**3.1.4.**) ?

3.1.1. Approches partielles : étude du filtrage par le climat, l'habitat et la nature du sol

Réponse au climat

Les modèles bioclimatiques sont couramment utilisés pour identifier l'aire potentielle d'espèces exotiques envahissantes dans le cadre de l'évaluation des risques associés à leur développement (Kriticos and Randall 2001) et plus généralement pour évaluer l'influence du changement climatique sur les aires de distribution des espèces (Guisan and Zimmermann 2000). Ces modèles définissent les limites potentielles de la distribution des espèces en utilisant diverses combinaisons de i) l'aire connue des espèces ($\mathbf{J_{SS}}$), ii) de leurs tolérances écophysiologiques aux conditions abiotiques (**A**), iii) des interactions biotiques (**B**) et/ou iv) du potentiel de dispersion (**D**) (Elith and Leathwick 2009, Kearney and Porter 2009, Soberón and Nakamura 2009). Les modèles sont ensuite transférés ou projetés à d'autres régions et/ou à des périodes de temps futures pour identifier les zones favorables à l'établissement de l'espèce concernée.

Les modèles bioclimatiques les plus couramment utilisés sont corrélatifs, reliant des localisations d'espèces, aujourd'hui facilement disponibles (GBIF), à des données environnementales spatialisées, en utilisant soit des techniques statistiques, soit des techniques d'apprentissage par machine comme MaxEnt (Elith et al. 2011). En se reposant sur l'ensemble des données d'observations d'une espèce ($\mathbf{J_{SS}}$), la difficulté de cette approche est de distinguer les observations où l'espèce à un taux de croissance positif ($\mathbf{J_O}$) de celles correspondant à des populations puits. En l'absence de cette distinction, la zone de présence potentielle prédite risque d'être surévaluée. A l'inverse, si l'espèce n'a jamais été observée dans des conditions potentiellement favorables ($\hat{\mathbf{J}}_O$), car inaccessibles à ce jour, ce type de modèle peut difficilement prédire la présence de l'espèce dans des zones présentant ces conditions (en particulier dans le territoire d'introduction où ces zones peuvent être plus facilement accessibles).

Une approche alternative, nécessitant plus de temps et requérant une bonne connaissance de la biologie de l'espèce modélisée, est de lier les réponses éco-physiologiques des espèces aux co-variables environnementales dans des modèles bioclimatiques mécanistes comme CLIMEX (Sutherst et al. 1999, Kriticos and Randall 2001, Sutherst 2003), voir **Encadré 2**. Cela permet d'identifier dans l'espace **G**, l'ensemble des sites où les facteurs abiotiques sont compatibles avec un taux de croissance positif. Ces zones correspondent approximativement à l'*aire fondamentale de distribution d'une espèce* représentée par $\mathbf{J_F}$ sur la **Figure 15** (Soberón 2007).

Au cours des évaluations du risque que nous avons réalisées (voir liste page 12), nous avons procédé à ces deux types d'approches, chacune apportant une information complémentaire. La **Figure 16** présente un exemple de modélisation de la niche climatique de *Baccharis halimifolia* avec CLIMEX. On constate que l'aire de distribution (~ niche grinnellienne fondamentale) de *Baccharis halimifolia* couvre une

large zone océanique et méditerranéenne au-delà de son aire de distribution actuelle. Ces approches sont utiles pour donner un aperçu de l'extension maximale d'une espèce à grande échelle (Europe). Cependant d'autres variables abiotiques (type de sol) ou d'autres variables intégrants conditions biotiques et abiotiques (grands types d'habitats) peuvent restreindre l'étendue de l'aire favorable à l'établissement.

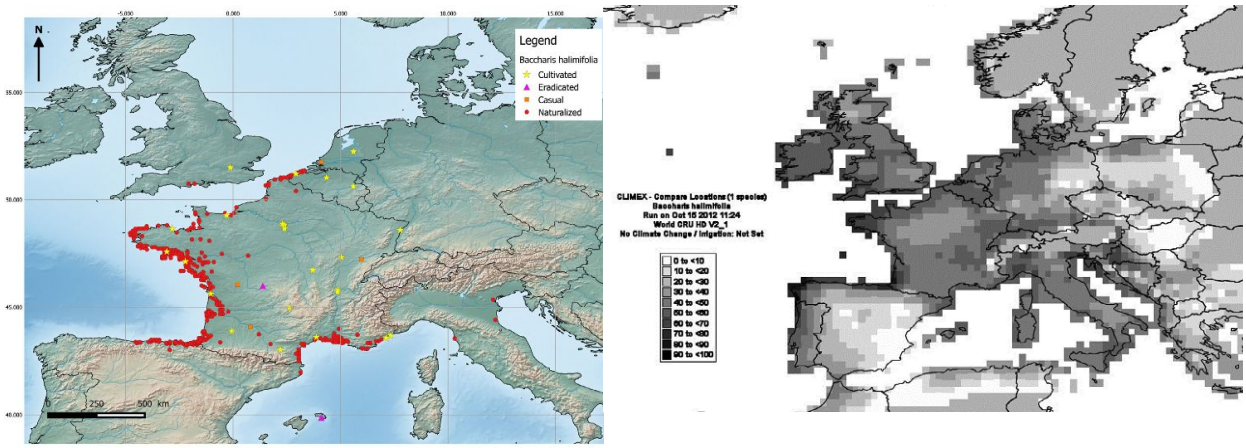
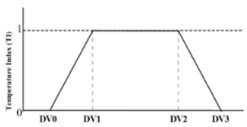


Figure 16. A gauche, la distribution de *Baccharis halimifolia* en Europe occidentale. A droite la distribution potentielle de *Baccharis halimifolia* basée sur un modèle mécaniste de réponse au climat (CLIMEX), d'après **P24**. *La couleur des cellules correspond à l'index ecoclimatique EI (voir* **Encadré 2***). Une valeur supérieure à 20 (deuxième nuance de gris en partant de la plus claire) correspond à un taux de croissance intrinsèque positif.*

Encadré 2. Principes généraux de la modélisation bioclimatique via CLIMEX. Pour chaque cellule spatialement explicite de résolution de l'ordre du km², CLIMEX calcule un *indice écoclimatique* (Ecoclimatic Index, EI) qui combine une estimation du potentiel de croissance de l'espèce lorsque les conditions sont propices au développement (*indice de croissance*, Growth Index (GI)) et la probabilité de survivre à des périodes de stress (*indices de stress*, Stress Index (SI)) au froid, à la chaleur, à l'humidité, à la sécheresse, ou à leur combinaison). L'*indice de croissance* GI, est comparable à un taux qui décrirait le potentiel de croissance d'une population dans un site. GI est calculé sur une base hebdomadaire et correspond au produit d'un indice de température (TI) et d'humidité du sol (MI). Pour ces deux paramètres, la croissance est maximale pour un intervalle de valeurs optimales pour l'espèce (entre DV1 et DV2) et décroit de chaque côté jusqu'aux valeurs limites de croissance positive (minimum (DV0) et maximum (DV3)). Durant les périodes de l'année défavorables, l'*indice de stress* (SI) est calculé en fonction du degré auquel le climat est trop humide, trop sec, trop chaud, trop froid, trop humide et froid, trop humide et chaud, etc. Les valeurs des fonctions de stress (pentes) permettent d'indiquer à quelle vitesse s'accumule le stress.



If DV1<T° C< DV2, TI=1
If T° C<DV0 or T° C>DV3, TI=0

L'*indice écoclimatique* global (EI) est le produit de ces deux *indices de croissance* (GI) et de *stress* (SI, avec SX, les interactions entre types de stress) ; il est défini sur une échelle de 0 à 100 : **EI = 100 Σ GI/52 * SI * SX**

Si elles sont disponibles, les réponses de la population aux variables météorologiques obtenues au cours d'expérimentations peuvent être utilisées pour éclairer la sélection des paramètres de température et d'humidité du sol. Sinon, les paramètres des fonctions de croissance et de stress sont généralement déduits de la distribution connue d'une espèce invasive. Les réponses à la température, à l'humidité et à d'autres facteurs sont estimées pas à pas en tentant de refléter la distribution connue de l'espèce, en supposant que, au centre de son aire, l'indice de croissance sera maximal (mais probablement pas 100) et les indices de stress au minimum. Aux limites de son aire de répartition, la combinaison des indices de croissance et de stress se traduit généralement par de faibles taux d'EI, juste suffisants pour survivre.

Réponse au type de sol

Afin de mieux connaître l'autécologie d'*Ambrosia artemisiifolia*, dans **P3** nous avons sous-échantillonné 48 populations françaises établies dans les quatre principaux types d'habitats occupés par cette espèce (berges de rivières, champs cultivés, friches et bords de routes). Dans chaque station de 500m², la couverture moyenne d'*A. artemisiifolia*, sa densité (estimation du nombre d'individus au m²), la couverture des autres espèces et des analyses de sol ont été effectués. Les résultats indiquent que *A. artemisiifolia* montre une préférence pour les sols sableux (texture médiane : 62.4% de sable), mais tolère une grande diversité de texture. L'ambroisie pousse sur une gamme de pH allant de 4.1 à 8.6 (avec 50% des sites entre 7 et 8). Tous les autres paramètres mesurés (CaCo3, C/N, N, matière organique) montrent une variation considérable entre les sites. Par ailleurs, la couverture et la densité de *A. artemisiifolia* sont indépendantes des principaux facteurs (pH, N, C/N, texture) qui structurent la composition des communautés colonisées et le taux de couverture végétale. Cela démontre que la nature du sol ne constitue pas un filtre très fort dans le développement d'*A. artemisiifolia* et que sa capacité à se développer sur une grande gamme de sols facilite son expansion (*étape D2* de la **Figure 7**). Ce travail montre qu'*A. artemisiifolia* remplit l'une des caractéristiques du concept de *mauvaise herbe idéale* (Baker 1965, Baker 1974) à travers sa capacité à produire des graines dans une large gamme de conditions environnementales.

Réponse aux conditions abiotiques et aux régimes de perturbations dans différents habitats

Les plantes adaptées aux conditions climatiques d'une région doivent pourvoir s'établir dans un habitat favorable. Certains habitats sont plus vulnérables à l'établissement de plantes exotiques que d'autres (Chytrý et al. 2008b). Cette résistance variable des habitats aux invasions est une propriété émergente au niveau de l'écosystème qui dépend à la fois des caractéristiques abiotiques (ex. : disponibilité des ressources), biotiques (ex. : caractéristiques des espèces résidentes) et du régime de perturbations propre à chaque habitat. Dans leur schéma représentant les différentes barrières qu'une espèce introduite doit franchir sur le continuum introduction-établissement-invasion, Richardson et al. (2000) font la distinction entre deux barrières environnementales, l'une liée à la présence des espèces exotiques dans des *habitats semi-naturels perturbés*, l'autre liée à la présence dans des *habitats naturels plus intacts*. Cela reflète la capacité de nombreuses espèces exotiques naturalisées à stratégie « opportunistes » à profiter des ressources en excès pour s'établir dans les habitats perturbés (MacDougall and Turkington 2005). Cependant, il existe aussi des espèces exotiques à stratégie plus « conservative » qui sont capables de persister et de devenir dominantes dans des habitats naturels non-perturbés. Pour une espèce donnée, le risque d'impact environnemental sera plus fort si l'établissement d'une espèce est concentré dans des habitats patrimoniaux (habitats prioritaires de la directive Habitats) dans lesquels elle forme des peuplements denses et stables (Weber and Gut (2004), **P8**, **P29**). L'établissement dans des habitats uniquement rudéraux ou perturbés indique a priori un risque environnemental faible mais peut toutefois engendrer des impacts socio-économiques (gestion des infrastructures, plantes invasives des cultures). Evaluer le risque environnemental associé à une plante exotique, nécessite donc de savoir dans quelles gammes d'habitats une espèce est capable de s'établir.

Dans **P19**, nous avons compilé l'ensemble des données floristiques disponibles en France pour *Ambrosia psilostachya* DC. (Asteraceae) à partir de différents types de sources bibliographiques : part d'herbiers, bases de données des conservatoires botaniques, relevés de végétation inédits. *A. psilostachya* est une espèce nord-américaine introduite en France à la fin du XIXème siècle. Son pollen serait moins allergène que celui d'*Ambrosia artemisiifolia*, mais elle est suspectée d'avoir des impacts sur la végétation des zones sableuses (Jauzein and Nawrot 2011). Les données compilées représente 245 sites pour lesquels 172 contenaient une indication suffisante pour attribuer le site à l'un des habitats de la classification européenne EUNIS (Moss 2008).

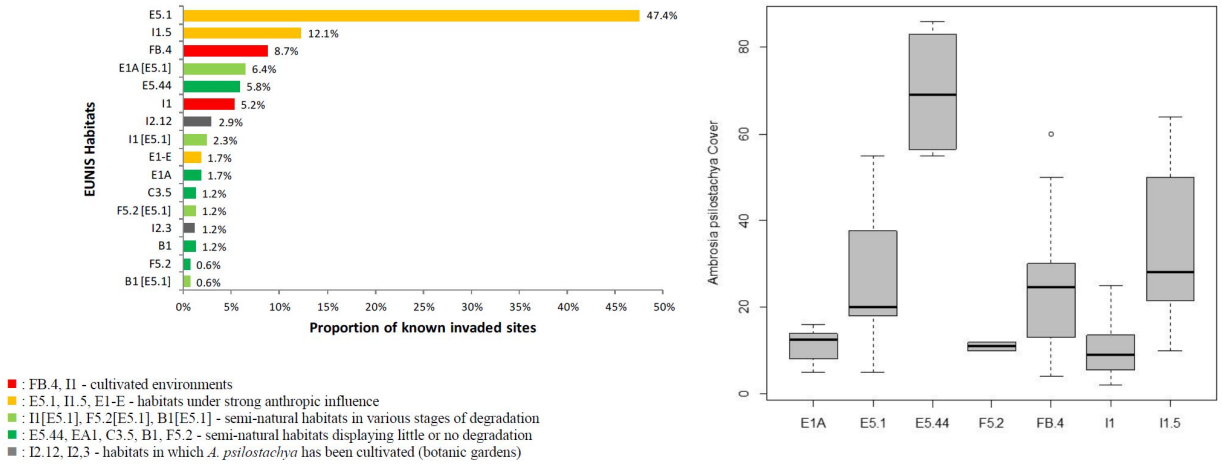


Figure 17. A gauche, distribution de 172 observations d'*Ambrosia psilostachya* en France dans 16 habitats. A droite, couverture atteinte par *Ambrosia psilostachya* dans des quadrats de 4m² dans 7 habitats de la région méditerranéenne (d'après **P19**). *Les histogrammes rouges représentes les milieux cultivés ; en orange, les habitats rudéraux sous influence anthropiques ; en vert foncé, les habitats semi-naturels ; en vert clair, les habitats semi-naturels dégradés. Les codes alphanumériques correspondent aux classes d'habitat EUNIS (Moss 2008). E1A : pelouses sableuses, E5.1. végétations herbacées anthropiques, E5.44 : prairies méditerranéennes à chiendent, F5.2 : maquis, FB.4 : vignes, I1 : champs cultivés, I1.5 : friches.*

Cette analyse a révélé une amplitude d'habitats large mais un comportement principalement de plante rudérale avec une prédominance dans les habitats de bords de routes (47.1%) et les friches agricoles (12.1%), et secondairement un statut d'adventice des cultures avec une présence dans les vignes (8,6%) et plus rarement dans les cultures annuelles où elle est cantonnée à la bordure (5.2%, **Figure 17**). Elle est également présente dans plusieurs types d'habitats semi-naturels dégradés : pelouses sèches sableuses (6.3%), maquis (1.2%), dunes (0.6%) plus rarement dans ces mêmes habitats en situation non dégradés : prairie à chiendent du lit majeur des rivières (5.8%), pelouses sèches sableuses (1.7%), berges exondés de rivières (1.2%), dunes (1.2%), maquis (0.6%). Autrement dit, 75% des habitats où elle est présente sont sous influence humaine. La seule présence/absence d'une espèce dans différents habitats ne donne cependant qu'une indication partielle des zones favorables au succès d'établissement d'une espèce. Elle indique la capacité de dispersion jusque cet habitat et sa survie (au moins temporaire) sans qu'un filtre majeur ne l'élimine. Dans le cas d'*Ambrosia psilostachya*, sa présence marginale dans des habitats naturels non perturbés peut alors s'expliquer par un processus de *mass effect* à partir de populations voisines (bords de routes). Cela reflète donc plutôt les conditions moyennes au sein de son *aire de distribution puit-source* **Jss** (Soberón 2007). Le développement de populations abondantes dans certains habitats traduit la capacité à coexister avec ou à dominer la végétation résidente et révèlent une étape supplémentaire (franchissement du filtre biotique, **~ J*o***). A l'échelle de 48 sites répartis dans la région méditerranéenne, des relevés de végétation ont permis de mesurer la couverture et la hauteur (définissant l'encombrement ou biovolume) d'*Ambrosia psilostachya* dans 7 types d'habitats. Il ressort des variations fortes entre habitats (**Figure 17**) : les couvertures médianes sont nettement plus élevées dans les prairies à chiendents des lits majeurs de rivières (E5.44 : 69%) comparés aux pelouses sèches sableuses (E1A : 12.5%) ou aux cultures annuelles (I1 : 9%). Dans les habitats rudéraux (E5.1 : 20%), les vignes (FB.4 : 24.5%) et les friches (I1.5 : 28%) le pourcentage de couverture est intermédiaire et plus variable. Ces résultats peuvent se lire à la lumière de la théorie des perturbations intermédiaires (Paine and Vadas 1969, Grime 1973, Connell 1978) et du compromis entre colonisation et compétition. On suppose généralement que la plupart des espèces non-indigènes sont favorisées par les perturbations dans des habitats de début de succession. Quelques espèces sont cependant capables de persister et d'impacter la diversité des communautés à des stades plus avancés de la succession (Catford et al. 2012). *A. psilostachya* occupe une position intermédiaire. Dans les habitats très perturbés (cultures annuelles), l'intensité des perturbations (labour profond) élimine cette espèce dont les racines traçantes superficielles sont détruites. A l'inverse, dans les habitats stables, la compétition avec les espèces déjà établies ne lui permet pas de se développer significativement. Reste les habitats où des

perturbations rares (création de niches vides) ou fréquentes mais peu intenses (maintien de niches vides) permettent la colonisation et l'établissement d'*A. psilostachya*. Ces résultats sont conformes à un succès d'établissement accru dans des habitats à niveaux de perturbations intermédiaires.

Dans les études précédentes (**P3**, **P19**, **P24**), chaque facteur (climat, sol, habitat) a été considéré de façon indépendante. Or il est évident que le filtrage environnemental est souvent lié à une combinaison de ces facteurs (exemple : certains habitats ou certains sols ne sont favorables que sous certains climats, cf. **3.1.2.**).

3.1.2. Amélioration des modélisations de la niche climatique des espèces invasives à l'échelle régionale

L'objectif de ce travail était d'affiner les modèles bioclimatiques de distribution d'espèces en intégrant d'autres axes de la niche, notamment les habitats et le niveau de ressources disponibles localement. Cette approche permet d'affiner les analyses d'impacts économiques potentiels et de mieux orienter la surveillance pour la détection précoce et l'éradication rapide d'espèces non-indigènes potentiellement invasives.

L'espèce modèle étudiée est *Parthenium hysterophorus* (Asteraceae), une espèce originaire d'Amérique et envahissante dans les zones tropicales du monde (Inde, Afrique, Australie), qui a été détectée dans le bassin méditerranéen (Israël). Les données utilisées comme « entrées » du modèle incluent les données de distribution de *Parthenium hysterophorus*, les connaissances sur l'écophysiologie de l'espèce, des données climatiques incluant un scénario de changement climatique, une cartographie des zones irriguées, des données d'habitats et l'expertise sur les habitats compatibles avec le développement de *Partenium hysterophorus*. En sortie, nous avons produit une cartographie du risque composite basée sur le climat et prenant en compte les modifications locales par l'apport d'eau (cultures irriguées) et une seconde carte qui soustrait les zones correspondant à des habitats non favorables.

Dans ce travail, nous avons apporté deux améliorations pour affiner la pratique de modélisation de la niche écologique des plantes invasives : i) l'ajout d'un scénario spatialement explicite d'irrigation et ii) la prise en compte d'habitats favorables par inférence. Par rapport à une modélisation CLIMEX classique (avec pluviométrie naturelle), nous avons ajouté un scénario supplémentaire avec une irrigation de 2.5 mm par jour. Pour chaque semaine où ce niveau n'est pas atteint, la différence est supposée être complétée par l'irrigation. Une carte mondiale des zones irriguées (Siebert et al. 2005) a été utilisée pour décider dans chaque cellule si le modèle CLIMEX avec pluviométrie naturelle ou avec irrigation devait être utilisé afin de produire une carte de risque composite. Pour chaque cellule, si la surface irriguée était supérieure à 0, le modèle avec irrigation a été utilisé. Dans les autres cas, le scénario avec pluviométrie naturelle a été utilisé.

Pour affiner la cartographie du risque en fonction de l'habitat, deux approches ont été utilisées. Dans la première un consensus entre experts a permis d'établir une liste d'habitats favorables d'après la littérature et l'expertise sur l'espèce. La classification CORINE (Bossard et al. 2000) a été retenue du fait de l'existence d'une couche d'information à résolution spatiale fine à l'échelle de l'Europe. Dans la seconde approche, les données de distribution ont été croisées avec une couche d'information mondiale sur l'utilisation des terres (FAO Land Use Systems of the World version 1.1 [www.fao.org/nr/lada/]). Ici les préférences d'habitat sont donc inférées à partir de la seule localisation géographique des occurrences de *Parthenium hysterophorus* et du recoupement avec une information sur les habitats. Pour les deux approches, les habitats favorables sont ensuite croisés avec le modèle CLIMEX pour créer une carte composite de risque basé sur le climat et le type d'habitat.

Les résultats montrent que *Parthenium hysterophorus* peut trouver des conditions très favorables à son établissement dans une bonne partie du sud de l'Europe. Des mesures de biosécurité sont donc justifiées envers cette espèce (NB : l'espèce est à présent listée comme espèce exotique envahissante préoccupante pour l'Union par le règlement d'exécution (UE) 2016/1141 de la Commission du 13 juillet 2016 conformément au règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil). L'utilisation du scénario d'irrigation augmente largement les zones favorables en Afrique et au Proche-Orient. A l'inverse en Europe, l'utilisation de la couche d'habitat restreint considérablement les zones favorables. Notre approche permettrait ainsi de mieux prédire les zones à risques et les impacts potentiels. La méthode de sélection d'habitats favorables par inférence s'est révélée intéressante dans l'identification de deux habitats sous-estimés par le dire d'expert : les zones humides et les forêts. Dans le premier cas, si l'espèce ne peut se développer en milieu aquatique, il s'agit sûrement de zones de berges de rivière très favorables à ce type d'espèce annuelle à germination printanière. Dans le second cas, si les forêts naturelles ne sont pas favorables du fait d'un ombrage important au sol, les forêts de production ou les forêts perturbées comportent différents séries de végétation à des stades différents et les coupes et clairières peuvent être très favorables à *Parthenium hysterophorus*.

Cet article propose donc une démarche facilement mobilisable pour améliorer les modèles bioclimatiques avec des données librement accessibles sur le type d'habitat et l'irrigation. Si l'expertise reste nécessaire pour analyser les sorties du modèle, la détection d'habitats favorables par inférence à partir des points d'occurrence s'est révélée pertinente et complémentaire du dire d'experts.

Dans les parties précédentes (**3.1.1.**, **3.1.2.**), les interactions biotiques n'ont pas été prises en compte de façon explicite. Pour formuler des prédictions à une résolution plus fine (quelles communautés sont vulnérables à l'invasion par une espèce invasive), il devient indispensable de prendre en compte la *niche eltonienne* et les interactions entre conditions abiotiques et biotiques.

3.1.3. Poids relatifs des filtres de dispersion, abiotiques et biotiques dans le succès de colonisation, d'établissement et de dominance d'une espèce invasive à l'échelle du paysage

Dans la vision séquentielle de l'assemblage des communautés par filtrage (**Figure 2**), comme dans la représentation classique des différentes barrières le long du continuum introduction-établissement-invasion (**Figure 7**), la pression de propagule (**P**), les conditions abiotiques (**A**) et les interactions biotiques (**B**) sont supposés avoir une importance successive croissante au cours du processus d'invasion mais aussi selon le grain de l'analyse. A l'échelle continentale et régionale, la pression de propagules correspond aux évènements de transport et d'introduction et permet de franchir une barrière géographique. Les conditions abiotiques correspondent au climat et aux grands types de sol qui influent sur la naturalisation. Enfin, les conditions biotiques locales peuvent expliquer la capacité de dominance d'une espèce.

Cependant, à l'échelle d'un paysage, il est vraisemblable que ces trois facteurs interagissent plus fortement lors des différentes étapes d'invasion (Catford et al. 2009). Une forte pression de propagules peut permettre de coloniser des sites suboptimaux en termes de conditions environnementales (Berg et al. 2016, Wallace and Prather 2016) par *mass effect* (interactions **P*A** ou **P*B**). Un excès de ressources disponibles peut libérer une espèce introduite de la compétition exercée par les espèces résidentes (interaction **A*B**). A l'inverse, en cas de ressource limitante ou lorsqu'une espèce résidente tire mieux profit d'une ressource, l'effet de la végétation établie peut être plus rapidement limitante (interaction **A*B**).

Par ailleurs, pour une espèce invasive annuelle, ces trois facteurs et leurs interactions peuvent avoir un poids différent au cours de la saison, lors des étapes de colonisation (germination et développement de plantules issues de graines), d'établissement (survie des plantules et développement des individus) et de couverture maximale en fin de saison. C'est ce que nous avons cherché à savoir pour le

houblon du Japon (*Humulus scandens*), une liane annuelle qui colonise les berges du Gardon. Pour cela 43 quadrats de 4 m² disposés aléatoirement dans des sites colonisés sur une section de 20 km du Gardon ont été suivis à trois dates successives. Ces données nous ont permis de modéliser le succès d'invasion (IS) de *H. scandens* en comparant 5 modèles emboîtés prenant en compte successivement la pression de propagules (P), les conditions abiotiques (As : sol, Al : lumière) et biotiques (B, **Figue 18**). Dans ce dernier cas, deux sous-modèles sont distingués, un premier basé sur la seule couverture des espèces résidentes en début de saison (B_C), un deuxième qui pondère la couverture des espèces résidantes par leur distance fonctionnelle avec le houblon (B_F). L'hypothèse étant ici que la compétition est plus forte avec les espèces résidentes fonctionnellement similaires qui utilisent les ressources de la même façon que l'espèce invasive.

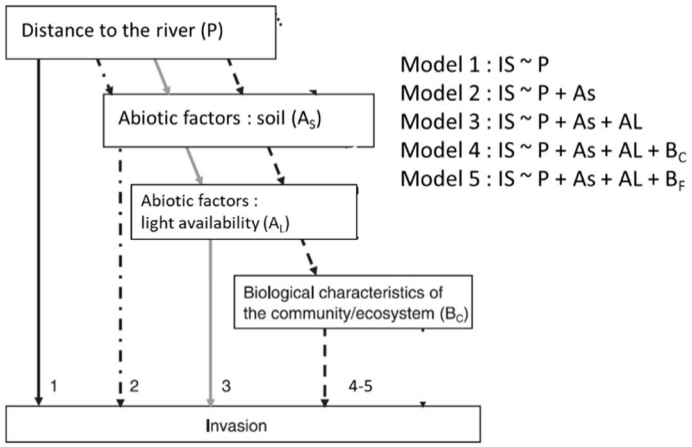


Figure 18. Représentation schématique des modèles successifs testant le succès d'invasion de *Humulus scandens*. *Dans le modèle 1, le succès ne dépend que de la pression de propagules (P), approximée par la distance à la rivière qui constitue la source principale de propagules. Dans le modèle 2 le succès dépend de P et de la fertilité du sol (A_S). Dans le modèle 3, le succès dépend de P, de A_S de la lumière incidente (A_L). Dans les modèles 4 et 5 le succès dépend de P, A_S, A_L et de la compétition avec la végétation résidente sur la base de la couverture (B_C, modèle 4) ou sur la base de la couverture pondérée par la distance fonctionnelle (B_F, modèle 5).*

Les résultats montrent que le succès d'établissement des plantules de *H. scandens* en mars est principalement corrélé aux filtres abiotiques liés aux caractéristiques du sol (modèle 2 retenu), avec des sites plus fertiles (forte concentration de N) abritant un nombre plus élevé de plantules émergées 1 mois après la germination (**Figure 19a**). Cependant, tous les sites présentant des conditions de sol convenables n'ont pas abouti au développement de jeunes plantes, en raison de l'influence croissante des filtres biotiques (compétition) à des stades ultérieurs (modèle 4 retenu). Les individus de *H. scandens* établis n'ont atteint une couverture élevée en mai que dans les sites ayant à la fois une fertilité élevée et une couverture végétale résidente faible (<25%) en mars (**Figure 19b**). Enfin, tous les sites avec des niveaux adéquats de ressources disponibles pour *H. scandens* en mai n'ont pas abouti à une dominance finale de *H. scandens* en fin de saison en raison de l'augmentation de l'importance de la disponibilité de la lumière (modèle 3 retenu, **Figure 19c**).

Comme attendu, la couverture en mai est fortement déterminée par le nombre de plantules en mars (adj-R^2= 0.51, P<0.001), de même la couverture en septembre est corrélée à la couverture en mai (adj-R^2= 0.37, P< 0.001). En utilisant les résidus de ces relations on peut expliquer l'abondance en septembre (respectivement en mai) non expliquée par l'abondance en mai (respectivement en mars). Pour les deux périodes (passage de mars à mai, et de mai à septembre), le modèle 4 avec interactions, est retenu. Le succès entre mars et mai dépend non seulement de la couverture végétale mais aussi de son interaction avec la fertilité du sol et l'incidence lumineuse (interactions négatives). De mai à septembre, en plus de l'incidence lumineuse, le succès est déterminé par une interaction négative entre la distance à la rivière et la fertilité du sol d'une part, et entre la distance à la rivière et la couverture végétale. Autrement dit, des sites a priori non favorables d'un point de vue de la fertilité du sol et du taux de couverture végétale en début de saison, peuvent être plus favorables à proximité de la rivière, où la pression de propagules est plus forte. Ce résultat pourrait aussi être lié à des conditions d'humidité plus favorable à proximité du lit mineur de la rivière durant la sècheresse estivale.

Nos résultats montrent que des sites favorables d'un point de vue abiotique (ressources du sol, incidence lumineuse) peuvent être impropres à l'installation de *H. scandens* par la présence d'une

couverture végétale suffisamment importante en début de saison (**Figure 19b**). Cela confirme que le succès d'établissement est principalement liée à la disponibilité de ressources non-limitantes (Tilman 1999, Davis et al. 2000) et que la résistance biotique des communautés peut jouer un rôle important dans le contrôle des espèces non-indigènes (Levine et al. 2004). Nos résultats confirment aussi qu'une pression de propagules importantes (proximité rivière) peut permettre de coloniser efficacement des sites suboptimaux en termes de conditions abiotiques ou biotiques (*mass effect*).

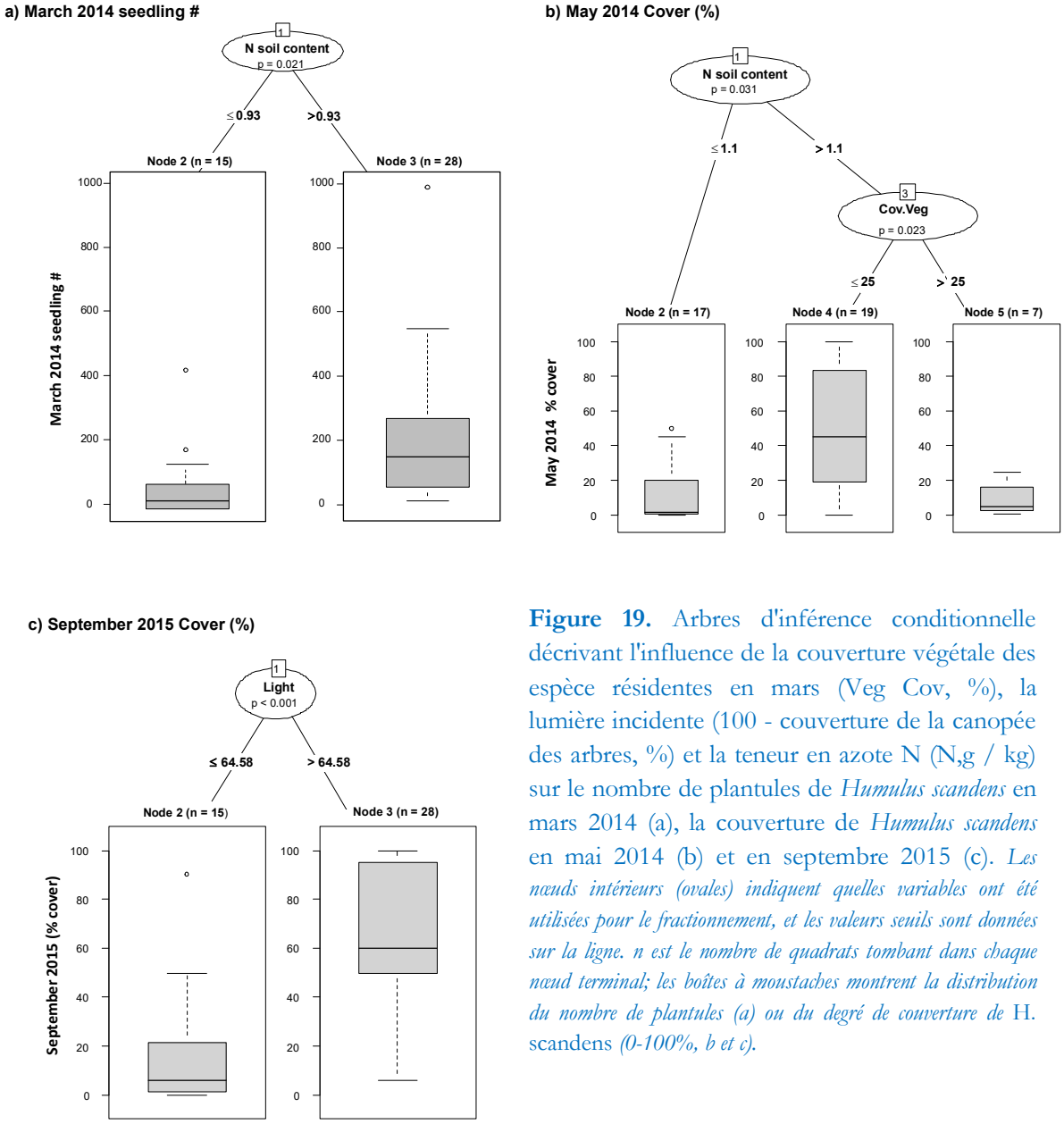


Figure 19. Arbres d'inférence conditionnelle décrivant l'influence de la couverture végétale des espèce résidentes en mars (Veg Cov, %), la lumière incidente (100 - couverture de la canopée des arbres, %) et la teneur en azote N (N,g / kg) sur le nombre de plantules de *Humulus scandens* en mars 2014 (a), la couverture de *Humulus scandens* en mai 2014 (b) et en septembre 2015 (c). *Les nœuds intérieurs (ovales) indiquent quelles variables ont été utilisées pour le fractionnement, et les valeurs seuils sont données sur la ligne. n est le nombre de quadrats tombant dans chaque nœud terminal; les boîtes à moustaches montrent la distribution du nombre de plantules (a) ou du degré de couverture de* H. scandens *(0-100%, b et c).*

Notre étude confirme la nécessité d'analyser les différentes étapes de l'invasion telles que la colonisation (émergence des plantules), l'établissement des jeunes plantes et la couverture finale en fin de saison de façon séparée mais intégrée puisque les facteurs sous-jacents au succès peuvent être différents à chaque étape (Stohlgren et al. 1999, Dietz and Edwards 2006). Nos résultats sont cohérents avec l'idée des règles d'assemblage qui prédit que le succès des espèces nécessite de pouvoir traverser tous les filtres plutôt que d'être particulièrement bon à surmonter un filtrer mais non adapté à un autre filtre (Booth et al. 2003).

3.1.4. Modélisation des performances d'une espèce invasive par intégration de différentes échelles spatiales

L'étude précédente montre l'importance de considérer la niche eltonienne (interactions biotiques) en plus de la niche grinnellienne (conditions abiotiques) à l'échelle d'un paysage. Combiner les deux approches à l'échelle régionale est cependant difficile car la résolution des variables scénopoétiques et bionomiques importantes diffèrent beaucoup (Soberón 2007). L'intégration de différentes échelles avec des variables à résolution différente est cependant possible dans le cadre de grands projets européens où l'on peut combiner l'étude d'une espèce sur un vaste territoire et son analyse précise à l'échelle locale. C'est ce qui a été entrepris dans le cadre du projet COST SMARTER (2013-2016) sur *Ambrosia artemisiifolia* (**P34**).

Dans cette étude, le succès de l'ambroisie a été mesuré par son biovolume (largeur x hauteur des plantes). Par ailleurs l'estimation de sa production de pollen a été mesurée par la longueur des inflorescences mâles et l'estimation et/ou le comptage du nombre d'akènes produits par individus. L'étude montre que les productions de pollen et de graines par individu sont largement corrélées au biovolume de la plante (r^2=0.90). Le volume de la plante a donc été utilisé comme mesure expliquant sa « performance ». L'originalité de cette étude est la prise en compte de facteurs explicatifs mesurés à différentes échelles spatiales. A l'échelle du quadrat de 0,25 m², la lumière incidente, la couverture végétale des autres espèces (compétition interspécifique) et le nombre d'individus d'ambroisie (compétition intraspécifique) ont été mesurés. A l'échelle d'un site (500m²), les conditions météorologiques de l'année d'étude (température durant la période de croissance et précipitation) et le type d'habitat (limité à 4 types : berges de rivières, champs cultivés, bords de routes ou friches) ont été renseignés. Dans certaines régions d'Europe, le coléoptère *Ophrealla communa* qui se nourrit préférentiellement sur l'ambroisie a été introduit et pourrait constituer un agent de lutte biologique. Sa présence a donc également été notée. Enfin à l'échelle régionale, la longitude, la latitude et l'altitude reflètent la durée du jour, la durée de la période de croissance et la température moyenne (climat de la région).

Quatre modèles ont été comparés avec un modèle pour les variables de chaque échelle spatiale : « quadrat » , « site », « région », et un modèle « global » avec l'ensemble des variables des 3 échelles spatiales. Chaque modèle a ensuite été soumis à une sélection de variables pas à pas par AIC avec direction de sélection vers l'avant et vers l'arrière.

Les facteurs environnementaux dans le modèle réduit à l'échelle du « site » expliquent plus de variation (R^2 marginal=25%) que les modèles réduits à l'échelle régionale (8%) et à l'échelle du « quadrat » (4%). Sans surprise, le meilleur modèle est cependant le modèle réduit global (27%). Les facteurs les plus importants (**Tableau 5**) à l'échelle du site sont les conditions météorologiques (interaction entre température et précipitations) et le type de sol (pourcentage de sable). Les températures élevées conduisent à des biovolumes élevés d'ambroisie lorsque les niveaux de précipitations sont également élevés, mais pas lorsque les niveaux de précipitations sont faibles ou intermédiaires. Ce résultat est cohérent avec des expérimentations où la croissance de *A. artemisiifolia* a été augmentée par l'élévation des températures et des apports d'eau (Deen et al. 1998, Skálová et al. 2015) mais réduite en réponse à la sécheresse (Leiblein and Lösch 2011). Ce résultat est également cohérent avec les faibles performances de l'espèce dans les conditions climatiques difficiles des régions méditerranéennes en raison du stress engendré par la sécheresse estivale (Essl et al. 2015). C'est la première fois qu'une relation entre la taille d'*A. artemisiifolia* et la fraction de sable dans le sol est trouvée. À l'échelle régionale, l'altitude était liée à de plus petits biovolumes de plantes. Comme les modèles incluaient également les degrés-jours, cela suggère que d'autres conditions que la température, réduisent le biovolume de la plante des sites en altitude.

Tableau 5. Effets des facteurs environnementaux du meilleur modèle (modèle réduit global) sur le biovolume d'*Ambrosia artemisiifolia*.

Facteurs environnementals	Echelle	Estimate	SE	*df*	*t* value	*p* value
(Intercept)		7.664	0.219	2609	34.930	0.000
Altitude	Régionale	− 0.621	0.215	30	− 2.883	0.007
Fraction de sable	Site	− 0.538	0.226	30	− 2.383	0.024
Degrés-jours	Site	0.044	0.220	30	0.200	0.843
Précipitation	Site	0.099	0.216	30	0.461	0.648
Degrés-jours × précipitation	Site	0.712	0.283	30	2.515	0.018
% sol nu	Quadrat	− 0.602	0.131	379	− 4.588	0.000
Densité d'*A. artemisiifolia*	Quadrat	− 0.296	0.070	379	− 4.249	0.000
Couverture par les autres espèces	Quadrat	− 0.415	0.117	379	− 3.548	0.000

Au niveau du quadrat, le pourcentage de sol nu, la densité d'ambroisie et la couverture par d'autres végétaux sont tous négativement liés au biovolume d'ambroisie. Ce résultat confirme les effets négatifs de la compétition interspécifique et intraspécifique (MacDonald and Kotanen 2010, Leskovsek et al. 2012). Ce résultat est en accord avec le processus de résistance biotique (Levine et al. 2004) et soutient l'idée de la mise en place d'une végétation compétitive comme méthode de contrôle pour les plantes invasives annuelles telles que *A. artemisiifolia* (Gentili et al. 2015). Il semble contradictoire que nous ayons également constaté un effet négatif de la proportion de sol nu sur le biovolume d'*A. artemisiifolia*. Ceci peut cependant s'expliquer par le fait que le «sol nu» inclut la litière des années précédentes (qui réduit la croissance précoce des plantes), les roches et que de manière générale, les valeurs élevées de sol nu peuvent refléter des contraintes abiotiques plus fortes défavorables à toutes les espèces (indigènes et invasives).

Synthèse (3.1.) Nos travaux montrent que la réponse des espèces au climat, au type d'habitat ou au type de sol donne des informations utiles pour estimer les risques représentés par l'établissement d'une espèce non-indigène en termes d'étendue spatiale potentielle (niche climatique) et d'amplitude écologique (habitats vulnérables). La combinaison de ces variables définies à large résolution spatiale permet d'améliorer les prédictions via des cartographies composites du risque. L'échelle du bassin versant ou du paysage permet d'identifier les conditions dans lesquelles les communautés sont les plus vulnérables. A titre d'exemple nous montrons que *Humulus scandens* représente un risque sur les berges de rivière combinant une fertilité élevé ([N]> 1 g/kg), une végétation pérenne faible au printemps (<25% sur 4m²) et une canopée arborée inférieure à 35%. Nous avons également montré que le poids des différents filtres de dispersion, abiotiques et biotiques varie au cours du cycle de vie d'une espèce invasive annuelle avec un poids plus forts des filtres abiotiques lors de la colonisation (émergence des plantules), puis un poids croissant des filtres biotiques lors de l'établissement et de la dominance. L'étude des performances d'*Ambrosia artemisiifolia* confirme l'importance de la résistance biotique à l'échelle locale mais montre que les facteurs abiotiques à l'échelle du site (conditions météorologiques annuelles et type de sol) et de la région ont un poids plus important pour expliquer la production de pollens et de graines de cette plante.

3.2. Dominance et impacts dans les milieux colonisés

L'introduction de plantes au-delà de leur aire de répartition naturelle entraîne des changements dans les écosystèmes dans lesquelles elles sont introduites. On qualifie ces changements d'*impacts*. Certains auteurs préfèrent utiliser les termes d'« effet » ou de « changement » qui seraient plus neutres et dénués de connotations négatives (Larson and Kueffer 2013). Nous utiliserons indifféremment ces trois termes dans la suite du texte. Il reste toutefois important de préciser la notion d'impact en répondant à quatre critères proposés par Jeschke et al. (2014) : la directionalité, la classification et la mesure, les changements écologiques et/ou socio-économiques et l'échelle.

La notion d'impacts dans nos travaux

Nous considérons les impacts comme une mesure bidirectionnelle, à savoir que ceux-ci peuvent être positifs (augmentation de la valeur mesurée) ou négatifs (diminution de la valeur mesurée). Le terme impact est utilisé pour tous les changements mesurables mais nous distinguerons toutefois ceux qui sont statistiquement significatifs ou non (Simberloff et al. 2013). Au-delà de la significativité statistique, la signification biologique des impacts restent à l'appréciation de l'expert des communautés concernés. Les impacts sont mesurés sur la base de métriques quantitatives (voir **3.2.1.**) ne faisant pas (ou aussi peu que possible) intervenir de valeurs liés à des appréciations humaines. Nous ne considérons dans cette partie que les impacts écologiques (les impacts socio-économiques des adventices des cultures sont partiellement abordés dans le **Chapitre IV**). Les impacts sont mesurés à l'échelle des communautés végétales réceptrices et à l'échelle d'un site sur la base de l'effet moyen observé sur des quadrats de quelques mètres carrées. Les impacts sont mesurés sur une période courte (un ou deux ans) mais sur des populations installées depuis une ou plusieurs décennies (voir **P16**). Parker et al. (1999) ont proposé de définir l'impact I comme le produit de trois facteurs : I = R * A * E, avec R, l'aire colonisée par l'espèce invasive, A, l'abondance moyenne par unité à travers l'aire colonisée et E, l'effet par individus ou par biomasse d'individus de l'espèce invasive. Nos mesures de l'impact ne concerne qu'une estimation du terme E de l'équation de Parker et al. (1999), à savoir un impact local par unité (de couverture) de la plante invasive. Les autres termes (A et R) de l'équation de Parker et al. (1999) sont pris en compte dans des travaux d'expertises (analyses du risque) qui peuvent se baser sur les données présentées en **3.1.1.** avec par exemple la distribution dans la zone étudiée (R, **Figure 16**) et l'abondance d'une espèce par habitats (A, **Figure 17**).

Des impacts contexte-dépendants

Dans certains cas, les impacts sont spectaculaires et peuvent entraîner l'extinction d'espèces indigènes ou des changements radicaux dans le fonctionnement de l'écosystème, mais pour la grande majorité des espèces non indigènes, aucune information quantitative n'est disponible sur les conséquences de leur introduction. Bien qu'il soit évident que des peuplements denses d'une plante invasive entraînent des changements dans la communauté envahie (Hulme et al. 2013), les facteurs qui produisent une variation de l'impact des espèces invasives au niveau de la communauté sont encore mal connus. Ils sont pourtant essentiels puisque la magnitude des impacts détermine souvent si une plante va être gérée ou non, voire règlementée.

L'impact d'une même espèce peut varier suivant les localités en raison de conditions abiotiques et biotiques différentes (Pyšek et al. 2012). L'abondance et la performance d'une espèce (invasive) varie le long de gradient abiotique (comme nous l'avons vu dans la partie **3.1.**). La composition des communautés peut aussi moduler la magnitude des impacts par résistance biotique (Levine et al. 2004) ou par facilitation (Brooker et al. 2008). Enfin, les interactions biotiques entre l'espèce invasive et la communauté réceptrice peuvent varier le long d'un gradient abiotique et déterminer qui de l'espèce invasive ou d'une espèce native

sera dominante. Une difficulté supplémentaire tient aux perturbations d'origine anthropiques qui peuvent modifier les interactions abiotiques et biotiques et obscurcir l'effet de l'espèce invasive. MacDougall and Turkington (2005) ont proposé de distinguer deux modèles d'invasion, où l'espèce invasive joue soit le rôle de 'passagers' ou de 'drivers'. Dans le premier modèle, les espèces introduites sont des « passagers » des changements globaux, accompagnatrices plus ou moins passives des modifications environnementales causées par l'homme. Au contraire, dans le second modèle, elles en sont des « acteurs authentiques » agissant directement sur les écosystèmes receveurs. La **Figure 20** illustre la complexité de ces interactions qui peuvent expliquer la contexte-dépendance des impacts. Dans le modèle « drivers », l'effet de l'espèce invasive sur la communauté réceptrice est supposé fort, de manière directe (*flèche a*) et/ou manière indirecte à travers une modification du milieu abiotique (*flèches c et e*). Dans le modèle « passagers », la modification du milieu abiotique (*flèche d*) et/ou la modification de la communauté réceptrice dû à la modification du milieu abiotique (*flèches e et b*) facilitent le succès de l'espèce invasive, mais son effet direct sur la communauté réceptrice (*flèche a*) est faible.

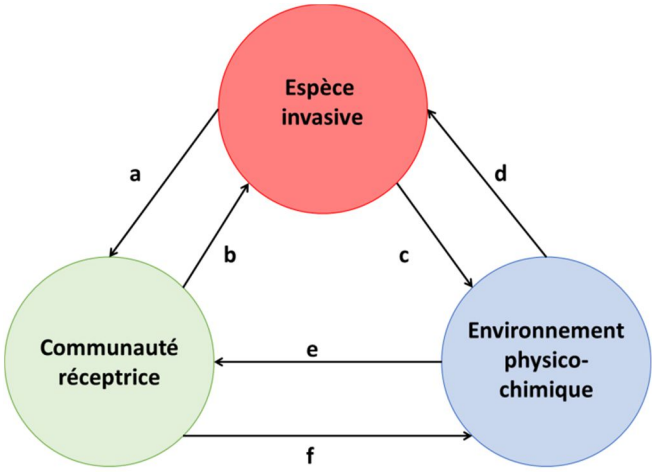


Figure 20. La dépendance au contexte des impacts des espèces exotiques. *La connaissance des interactions clés et des paramètres modérateurs est nécessaire pour comprendre et quantifier correctement les impacts. D'après Kumschick et al. (2014).*

Beaucoup d'hypothèses développées en écologie des invasions et impliquant les interactions biotiques (B), notamment l'hypothèse des traits idéaux des plantes envahissantes (Baker 1965) ou l'hypothèse de résistance biotique (Levine et al. 2004), ont été principalement testées à l'étape de naturalisation (résistance biotique) ou sans faire référence à une étape particulière de l'invasion (traits idéaux, van Kleunen et al. (2009)). Pourtant l'étape où les interactions biotiques sont probablement les plus élevés est celle où une invasive devient dominante (**Figure 7**). Certains traits liés aux capacités de compétition des plantes ou certaines propriétés émergentes à l'échelle de la population (taux de couverture) pourraient expliquer la magnitude et la direction des impacts. De même, on peut supposer que les caractéristiques de la communauté réceptrice, comme la présence d'une espèce indigène dominante compétitive, pourraient aussi moduler les impacts.

Ainsi, bien qu'il y ait peu de doute sur le fait que les plantes invasives répandues et dominantes peuvent nuire aux propriétés de l'écosystème naturel lorsqu'elles sont abondantes, la preuve que la seule présence d'une plante invasive cause des changements délétères dans l'état de l'écosystème récepteur est moins évidente (Barney et al. 2013). Un problème clé est que les impacts des plantes envahissantes dépendent fortement de l'échelle (Powell et al. (2011), Powell et al. (2013), Rejmánek and Stohlgren (2015)). En effet, aux échelles du paysage et du continent, il existe une association positive plutôt que négative entre la diversité régionale de la flore indigène et introduite (Sax (2002), Maskell et al. (2006)), ce qui suggère que les plantes exotiques enrichissent plutôt qu'elles épuisent la diversité de la végétation des milieux récepteurs. En réalité, ces corrélations positives à grande échelle peuvent simplement refléter des

réponses fonctionnelles identiques des plantes exotiques et indigènes aux mêmes conditions abiotiques favorables (par exemple en réponse au climat ou aux ressources nutritives) et biotiques (par exemple en réponse à la pression d'herbivorie ou à l'activité pollinisatrice) (Sax 2002). A l'échelle locale (quelques mètres à quelques centaines de mètres carrés), la corrélation entre la présence d'une (ou plusieurs) espèce(s) invasive(s) et la diversité des communautés résidentes devient négative (Hejda et al. 2009, Hulme et al. 2013). A ces échelles où des interventions de gestion sont réalisables, une question importante qui doit être abordée lors de l'évaluation du risque est celle de l'importance (en termes de biomasse et d'étendue spatiale) qu'une espèce invasive doit atteindre avant que l'écosystème change en réponse à son invasion. Actuellement, dans presque tous les cas, la vitesse à laquelle les écosystèmes naturels changent (par exemple, le déclin du nombre d'espèces indigènes) en réponse à l'invasion n'est pas connue (Barney et al. 2013). Un écosystème change-t-il en tous points du processus d'invasion (réponse linéaire à l'invasion) ou y a-t-il un certain «seuil critique» minimal ou « seuil d'impact » au-delà duquel un écosystème change plus rapidement à mesure que la plante envahissante devient dominante (**Figure 21**) ?

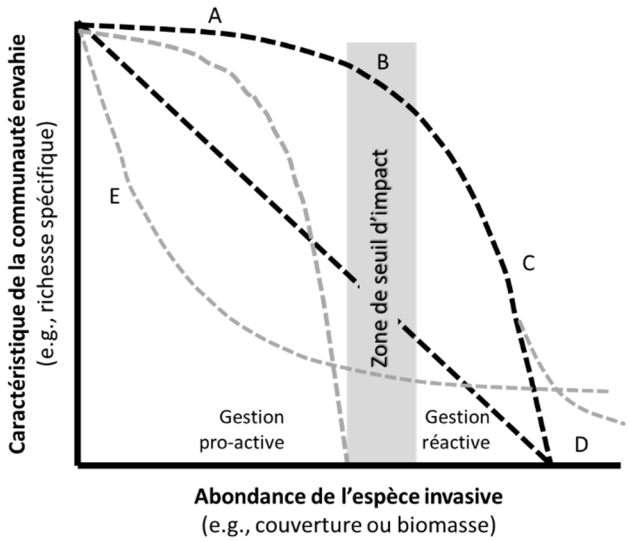


Figure 21. Modèle conceptuel de la relation entre l'abondance d'une plante invasive et la mesure d'une caractéristique de la communauté. *Complétée d'après Panetta and Gooden (2017).*

(A) *Au point **A**, les espèces végétales indigènes peuvent coexister avec la plante invasive. Cette «zone de maintien» initiale peut varier en fonction du type de communauté envahie, de la capacité des espèces indigènes à résister à l'invasion et des traits de la plante invasive. Par exemple, comme l'indique la courbe en pointillés grises sous le point A, les plantes invasives de type « transformer » (Richardson et al., 2000) qui modifient les propriétés de l'écosystème, telles que les arbustes fixateurs d'azote, peuvent entraîner un déclin des espèces indigènes, même à de faibles niveaux d'envahissement du fait de petits changements qui s'accumulent dans le temps.*

(B) *Le point **B** et plus largement la zone seuil correspondent aux niveaux d'invasion auxquels les caractéristiques mesurées de la communauté indigène commencent à diminuer à mesure que l'abondance de la plante envahissante augmente. Ceci représente une zone de transition d'un état écologique naturel dominé par des espèces indigènes à un état dégradé alternatif dominé par une espèce envahissante, avec des propriétés modifiées de l'écosystème.* ***(C)*** *Le taux de changement (représenté par la pente négative sur le tronçon de la courbe au point **C**) une fois que la zone seuil a été dépassée est inconnu dans la plupart des cas, mais peut être très élevé. Par exemple, Gooden et al. (2009) ont trouvé qu'environ deux plantes indigènes étaient éliminées à chaque pourcentage d'augmentation de la couverture de Lantana camara au-dessus de 75%.* ***(D)*** *La trajectoire de la fin de la relation, lorsque l'abondance des plantes invasives approche 100% a rarement été examinée et n'est donc pas connue pour la plupart des espèces invasives. Il n'en demeure pas moins un élément important de la courbe, car il définit le sous-ensemble de valeurs de traits tolérants les invasions à forte abondance (voir Hejda (2013)). Dans certains cas le déclin peut ralentir (courbe en pointillés gris) ou au contraire approcher de 0 (courbe en pointillés noirs).* ***(E)*** *L'observation d'une relation négative entre abondance de l'espèce invasive et diversité de la communauté envahie peut aussi prendre une autre forme (courbe pointillée grise à côté de la lettre **E**). Une perturbation de la communauté résidente diminue l'abondance des espèces indigènes ou la richesse de la communauté et peut alors faciliter l'installation d'une espèce invasive au point **E** (modèle passager). Certaines plantes invasives opportunistes ne sont abondantes que lorsque la végétation indigène est clairsemée (niche écologique vide). Une combinaison des courbes **E** et **C** est possible pour des espèces invasives nécessitant une perturbation pour s'installer mais pouvant ensuite rester dominante et bloquer la succession.*

Dans nos travaux, nous avons pour objectif d'atteindre une meilleure compréhension des impacts. Nous avons d'abord cherché à mesurer comment la magnitude de l'impact variait en fonction des traits des espèces invasives (résumés à leur type biologique et leur taille), de l'habitat envahi et des caractéristiques abiotiques et biotiques des sites. Nous nous sommes également intéressés à la relation entre l'abondance de l'espèce invasive et ses effets sur différentes composantes des communautés (richesse spécifique, indice de diversité, couverture de différents types biologiques). Nous avons également cherché à savoir si l'impact d'un arbuste exotique envahissant un milieu ouvert différait de la fermeture

naturelle d'un milieu au cours de la succession avec la colonisation d'un arbuste indigène. En utilisant des approches semi-expérimentales, nous avons aussi testé la résilience des communautés envahis après suppression de l'espèce invasive.

Les questions posées :
- (1) Comment la présence de plantes invasives influe-t-elle la diversité, la composition et le spectre biologique des communautés envahis ? (**3.2.2.**)
- (2) Quels sont les principaux déterminants de l'impact, et comment (i) les caractéristiques de l'espèce envahissante, (ii) les caractéristiques de la communauté envahie, et (iii) leurs interactions influent sur l'impact qu'un envahisseur a sur une communauté (**3.2.2.**)
- (3) Dans quelle mesure les impacts sont-ils proportionnels à l'abondance de l'envahisseur, est-il possible d'identifier des seuils d'impact et comment ces relations peuvent-elles différer selon les types biologiques des espèces? (**3.2.3.**)
- (4) Les impacts d'un arbuste exotique diffèrent-ils de ceux d'un arbuste indigène dans les communautés où ce dernier est considéré comme l'espèce dominante au stade climacique? (**3.2.4.**)
- (5) les traits peuvent-ils nous permettre de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents à la coexistence des espèces résidentes avec les espèces invasives (**3.2.5.**) ?

3.2.1. Différentes approches pour mesurer les impacts

Pour répondre à ces questions nous avons mis en œuvre différents protocoles pour mesurer l'impact des plantes invasives (**Figure 22**). Une première approche a consisté à comparer à l'échelle de quadrats des zones envahies (E) à des zones de référence non-envahies (NE) (**Figure 22**, *flèche a*). On considère selon une approche substituant le temps par l'espace, que le quadrat NE représente l'état de la communauté avant le développement de l'espèce invasive. Pour limiter les variations intra-site qui pourraient différencier les zones E et NE par d'autres facteurs que la présence de l'espèce invasive, on sélectionne habituellement des paires de quadrats E et NE le plus proche possible l'un de l'autre (Hejda et al. 2009). Il s'agit de l'approche d'observation la plus simple qui permet de collecter un grand nombre de données facilement à un coût modeste. La difficulté est de trouver des quadrats de référence NE (par exemple lorsqu'une espèce invasive a envahi 100% d'un site ou que les zones non-envahies correspondent manifestement à des micro-hétérogénéités abiotiques du site (Hejda 2012)). Nous avons appliqués ce protocole dans **P16** où nous cherchions à couvrir les impacts d'un grand nombre d'espèces dans différents habitats (420 quadrats à l'échelle d'une région) et dans **P22** où l'impact d'une espèce a été comparé entre deux habitats et deux régions (90 quadrats).

Une autre approche consiste à mesurer les impacts en sélectionnant des quadrats selon un gradient de couverture de l'espèce invasive (**Figure 22**, *flèche b*). Cette approche a été appliquée dans **P19** et **P22** afin de détecter l'existence d'un seuil d'impact (cf. **Figure 21**). Cette approche évite les écueils liés au choix délicat de paires de quadrats de références NE et E mais nécessite de rester dans un habitat homogène pour éviter les co-variations environnementales le long du gradient de couverture de l'espèce invasive.

Finalement, manipuler certains éléments de la communauté dans une démarche semi-expérimentale apparaît comme la meilleure approche. Comparer des quadrats où l'espèce invasive a été supprimée (R) aux quadrats E (*flèche d*) fournit une méthode directe pour démontrer que les différences observées entre ces quadrats sont liées à la seule présence de l'espèce invasive. Il peut cependant y avoir un effet confondant des perturbations liées à la suppression de l'espèce invasive. Ces effets confondants sont cependant minimes lorsqu'il s'agit d'une plante annuelle supprimée au stade plantule (**S39**). Cette approche permet également de comparer les quadrats restaurés (R) vis-à-vis des quadrats non-envahis (NE) de référence et d'évaluer la résilience des communautés après l'invasion (*flèche e*), ou mieux, de

comparer la trajectoire des communautés restaurés (*flèche f*) avec celles des communautés de référence (*flèche g*).

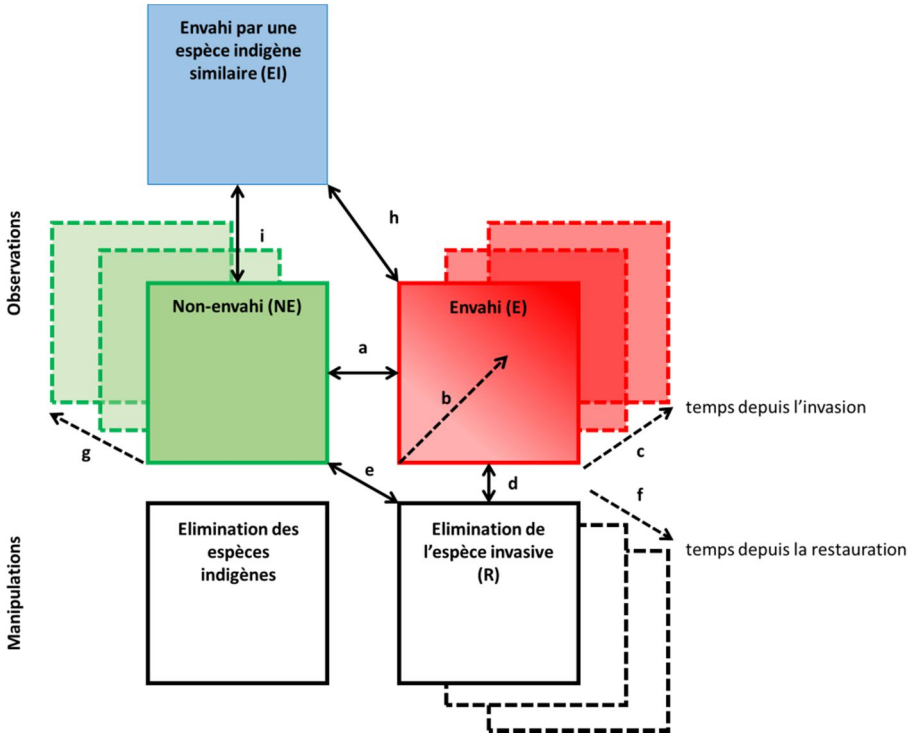


Figure 22. Différentes approches empiriques pour étudier les impacts des espèces invasives à l'aide de quadrats manipulés et non manipulés: *(a) Approche par observation comparant les quadrats envahis et non envahis (de référence) ; (b) Approche par observation le long d'un gradient d'abondance d'espèces exotiques (une plus grande abondance est représentée ici par un ombrage plus foncé) ; (c) Comparaison de quadrats envahis à différents stades depuis l'invasion (représentés par plusieurs carrés discontinus) ; (d) Approche expérimentale comparant les quadrats envahis et les quadrats où l'espèce invasive a été éliminée. e) Approche expérimentale comparant les quadrats de référence non-envahis et les quadrats où l'espèce invasive a été éliminée ; (f) Comparaison à différentes dates des quadrats d'où l'espèce exotique a été supprimée ; (g) Comparaison de quadrats non-envahis à différents dates (représentés par plusieurs carrés discontinus), comme « témoins » de la succession « naturelle » sans espèce invasive ; (h) Approche par observation comparant les quadrats envahis par l'espèce invasive et les quadrats dominés par une espèce indigène analogue ; (i) Approche par observation comparant les quadrats colonisés par une espèce indigène dominante et des quadrats où cette espèce indigène est absente (i.e., stades précédents de la succession dans la même série progressive de végétation).*

Face aux critiques estimant que l'impact des espèces exotiques envahissantes ne sont pas intrinsèquement différentes de celles d'espèces indigènes envahissantes ou dominantes (Davis et al. 2011), nous avons utilisé dans **P22** des triplets de quadrats, incluant des quadrats envahis par une espèce exotique (E), des quadrats envahis par une espèce indigène dominante (EI) et des quadrats non-envahi de référence (NE). La comparaison de la magnitude des effets de l'espèce exotique (*flèche a*) comparés à ceux induits par l'espèce indigène (*flèche i*) par rapport au milieu de référence non-envahi (NE) permet d'estimer une mesure relative de l'impact d'une espèce exotique, c'est-à-dire une mesure qui retranche à l'impact imputé à l'espèce exotique ceux qu'auraient eu l'espèce indigène analogue qui occupe la même niche. La *flèche h* permet de mesurer les différences dans la communauté qui résulte de la colonisation par l'espèce invasive ou par une espèce indigène dominante analogue.

Mesures sur les communautés

Une grande diversité de métrique peut être utilisée pour mesurer un impact. Il est judicieux de choisir des métriques selon des hypothèses qui relient les traits de l'espèce invasive aux processus écosystémiques (Hulme et al. 2013). La richesse spécifique est l'indicateur le plus simple. Cependant pour le gestionnaire

de milieu, toutes les espèces n'ont pas la même valeur, de sorte que les changements de composition des communautés peuvent être plus instructifs tout comme le statut de protection ou de rareté des espèces impactées (cf. **P16**). C'est l'idée des indicateurs évaluant la qualité floristique des communautés (Lopez and Fennessy 2002).

3.2.2. Facteurs biotiques et abiotiques déterminants la magnitude des impacts

Un premier objectif de notre travail était de quantifier l'impact de différentes plantes invasives afin de situer concrètement les espèces invasives sur une échelle mesurant la perte locale d'espèces. Au total l'impact de 10 plantes invasives a été mesuré dans différentes études (8 espèces dans **P16**, **Figure 23**, ainsi que *Ambrosia psilostachya* dans **P19** et *Humulus scandens* dans **S39**). Les impacts sont particulièrement importants pour des espèces comme *Carpobrotus* avec une baisse du nombre d'espèces atteignant -66% dans les dunes et la baisse de fréquence d'espèces patrimoniales (*Euphorbia terracina*, *Silene nicaeensis*). A l'opposée, certaines espèces ne présentent pas d'impacts significatifs sur la richesse spécifique (*Ambrosia artemisiifolia*) mais peuvent avoir un effet de facilitation pour l'installation de certaines espèces rudérales (cas d'*Amorpha fruticosa* dans les dunes). Au-delà du nombre d'espèces, la nature des espèces dont la fréquence baissent ou augmentent en présence de l'espèce invasive est donc aussi importante à prendre en compte. Les fortes différences observées entre espèces invasives (**Figure 23**) interrogent sur les facteurs à l'origine de la magnitude des impacts.

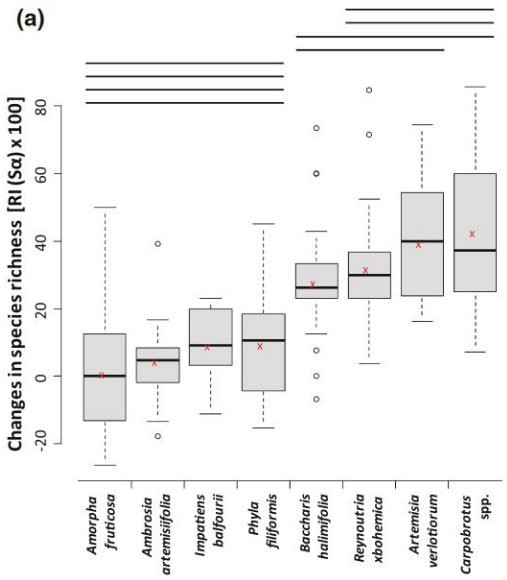


Figure 23. Impact de huit plantes invasives sur le changement de richesse spécifique entre communautés non-envahies et communautés envahies. *Les espèces sont classées selon leur impact moyen (représentés par la croix rouge) sur les communautés. L'impact est mesuré par l'indice* $RI = \frac{S_{NE} - S_E}{S_{NE} + S_E}$ *multiplié par 100 avec* S_{NE}*, la richesse dans les quadrats non-envahis (NE) et* S_E*, la richesse dans les quadrats envahis (E). RI varie de -100 (richesse plus élevée dans la zone E) à +100 (richesse plus élevée dans la zone NE).*

Traits des espèces invasives

P16 a montré que la magnitude et la direction des impacts varient fortement selon l'identité de l'espèce invasive (37% des variations expliquées). Le type biologique de la plante invasive ainsi que la couverture atteinte par la population détermine également le niveau d'impact (11% des variations expliquées). Les espèces invasives annuelles (*Ambrosia artemisiifolia*, *Impatiens balfourii*) ont un impact nul à faible probablement du fait de la durée limitée de leur présence (cycle annuel) et de la couverture plus faible atteinte par ces espèces (~80%) avec des peuplements moins homogènes qui conduisent à une compétition moins forte pour les ressources. A l'inverse, les impacts les plus forts sont observés pour des géophytes à rhizome (*Artemisia verlotiorum*, *Reynoutria* x *bohemica*) qui forment des peuplements très denses (~95% de couverture).

Résistance biotique

P16 a été l'une des premières études à comparer l'impact des espèces invasives dans différents habitats. Pour certaines espèces (*Amorpha fruticosa*, *Carpobrotus* spp., *Reynoutria* x *bohemica*), la magnitude des impacts sur la richesse ou la composition spécifique présente une différence significative selon l'habitat envahi. Ces premiers résultats sembleraient indiquer que les habitats où la végétation est clairsemée (dunes, berges de rivières) sont plus impactés que des habitats à végétation plus dense (maquis littoral, sous-bois de forêts riveraines). En effet, le taux de couverture végétale des communautés dans les zones non-envahies est corrélé négativement à la magnitude des impacts (3% des variations expliquées). Ce résultat est cohérent avec d'autres études indiquant des impacts forts dans les dunes (Gaertner et al. 2009) et une vulnérabilité aux invasions élevée dans les dunes et les berges de rivières (Chytrý et al. 2008a, Chytrý et al. 2008b). Ce résultat et d'autres confirment aussi le rôle de la *résistance biotique* de l'écosystème récepteur dans l'atténuation des impacts d'une plante invasive. La présence d'une espèce indigène dominante dans la communauté de référence (NE), avec une taille élevée ou une différence de couverture faible avec celle atteinte par l'espèce invasive dans la zone envahie (E) est corrélée avec une magnitude d'impact plus faible (5 à 21% des variations expliquées). Théoriquement, une communauté comprenant une espèce indigène compétitrice peut limiter la possibilité de colonisation et de dominance d'une espèce exotique. Dans notre cas, compte tenu de notre dispositif (paires de quadrats voisins NE et E), cela pourrait aussi signifier que dans ces communautés, les espèces indigènes dominantes ont déjà exercé un filtre biotique et ont sélectionné les espèces les plus adaptées à la compétition (Chesson 2000, Grime 2006). Celles-ci sont alors moins sensibles à l'arrivée d'une nouvelle espèce compétitive (i.e., l'espèce invasive étudiée). Nous avons trouvé un résultat similaire dans **P22** où l'impact de l'arbuste exotique *Baccharis halimifolia* est moins important dans les communautés mésohalines de prés salés à *Juncus maritimus* (*Juncetalia maritimi*) que dans les communautés oligohalines (*Holoschoenetalia vulgaris*). Cela pourrait être dû à la forte dominance déjà exercée par *Juncus maritimus* dans les prés salés.

Conditions abiotiques

L'influence des conditions abiotiques semble moins importante (~4.5% des variations expliquées) mais elle n'a pas fait l'objet de mesures directes. Des impacts plus importants ont été relevés dans des sites ayant une humidité du sol plus élevée (d'après les valeurs d'Ellenberg-H dans les quadrats NE), ce qui est cohérent avec l'hypothèse d'une meilleure performance des espèces invasives (taux de croissance plus élevé) lorsque la disponibilité de l'eau est élevée (Reever and Rice 2006). Cela était particulièrement le cas pour *Artemisia verlotiorum*. Cette situation correspond au cas de figure *master-of-some* où l'espèce invasive est plus performante sur la partie la plus fertile du gradient de ressource grâce à une meilleure plasticité phénotypique (Richards et al. 2006). Un résultat similaire a été trouvé dans **P33** où la comparaison de la biomasse de *Humulus scandens* (invasive) n'est supérieure à celle d'une espèce indigène analogue (*Galium aparine*) que dans les conditions d'arrosage et d'apports de nutriments les plus favorables (**Figure 24**).

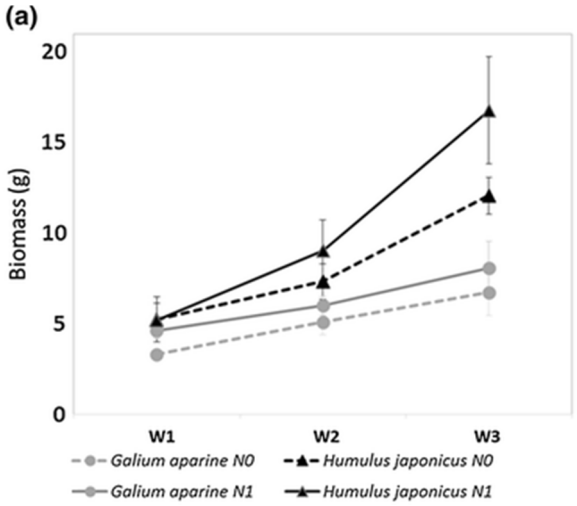


Figure 24. Variations de la biomasse de *Humulus scandens* (triangles noirs, lignes noires) et de *Galium aparine* (cercles pleins gris, lignes grises) en fonction de la fréquence d'arrosage (W1: une fois par semaine, W2: deux fois par semaine, W3: tous les jours) et de la fertilisation en azote (N0: pas d'addition, N1: addition de ~ 0,9 g / kg en 2014 et ~ 1,8 g / kg en 2016). *Les lignes pointillées représentent les pots de contrôle sans additions d'azote (N0), les traits pleins représentent le traitement avec addition d'azote (N1). Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance à 95%.*

Dans d'autres situations, les sites ayant des ressources nutritives les plus faibles ont été associés à un impact plus élevé de certaines espèces invasives, ce qui serait alors cohérent avec une utilisation plus efficace des ressources limitées par les espèces invasives, ce qui entraîne une exclusion compétitive plus rapide dans les sites improductifs (Tilman 2004). Ceci a été observé pour *P. filiformis*, *R.* x *bohemica* et *B. halimifolia*.

3.2.3. Existe-t-il un seuil d'impact?

Dans **P22**, nous avons mesuré l'impact de l'arbuste invasif *B. halimifolia* en fonction de son taux de couverture dans les prés salés méditerranéens (*flèche b* de la **Figure 22**). L'objectif était de mieux comprendre les relations entre abondance de l'espèce invasive et réponse de la communauté envahie et d'identifier l'existence de *seuils d'impact*. Nous avons trouvé à la fois des réponses linéaires (par exemple pour la richesse spécifique) et des réponses non linéaires (par exemple pour la couverture végétale totale) avec l'augmentation de la couverture de *B. halimifolia* (**Figure 25**). Les réponses différentes dépendent notamment du type biologique des espèces indigènes. La réponse négative linéaire trouvée pour les plantes annuelles indique que ces espèces présentent des pertes d'individus à tous les stades de l'invasion de *B. halimifolia*, indiquant une plus grande sensibilité à la compétition. Cette vulnérabilité des espèces annuelles pourrait constituer un problème de conservation pour des espèces rares et protégées telles que *Crypsis aculeata* en Camargue ou *Matricaria maritima* au Pays basque, où Campos et al. (2004) avaient déjà souligné la menace de *B. halimifolia* pour les petites espèces héliophiles typiques des marais salés.

Pour les espèces pérennes, les réponses non linéaires suggèrent un effet plus complexe. La couverture faible et moyenne de *B. halimifolia* n'a aucun effet, ce qui reflète la résistance des espèces indigènes à l'invasion (Collinge et al. 2011). Ceci est cohérent avec nos hypothèses que les vivaces ont plus de ressources pour supporter un certain niveau de concurrence. Les graminoïdes pérennes ont montré un premier point d'inflexion à des valeurs très faibles de *B. halimifolia* (3%). Plutôt qu'un impact de *B. halimifolia* à ce faible niveau de densité, cela pourrait être interprété comme une conséquence de perturbations nécessaires à l'établissement de jeunes individus de *B. halimifolia* (cf. **Figure 21**, point E). La survie de ces jeunes individus ne serait possible que dans les zones où les grandes graminoïdes pérennes dominants les prés salés (*Phragmites australis*, *Juncus acutus* et *J. maritimus*) ont une couverture inférieure à 85% (ce qui est le cas pour tous les quadrats où la couverture de *B. halimifolia*> 3%, **Figure 25**), c'est-à-dire dans les trouées de la végétation établie. Ceci est confirmé par des observations selon lesquelles *B. halimifolia* s'établit rarement dans une végétation intacte et non perturbée et est également compatible avec une stratégie pionnière documentée pour cet arbuste (Westman et al. 1975). Le deuxième point d'inflexion

à 86% de couverture de *B. halimifolia* correspond également à celui observé pour le couvert végétal total. Cela n'est pas surprenant, car les graminoïdes pérennes constituent la végétation dominante dans les prés salés. Au-dessus de ce seuil, le couvert végétal diminue très rapidement pour chaque pourcentage de couverture de *B. halimifolia* supplémentaire (partie C de la courbe théorique, **Figure 21**). A ce stade de l'invasion, la canopée de différents individus de *B. halimifolia* commence à former un fourré continu. En plus d'une plus grande interception de la lumière modifiant les conditions abiotiques locales, à l'échelle des méta-communautés, la barrière formée par les fourrés de *B. halimifolia* à ce niveau de densité, limiteraient aussi la possibilité de recolonisation par immigration de plantes indigènes des environs. Cette combinaison de facteurs défavorables à la fois sur les espèces présentes et sur la recolonisation pourrait alors expliquer la chute brutale de diversité. Enfin, les dicotylédones vivaces ont un seuil d'impact inférieur situé à 66% de couverture de *B. halimifolia*. Ainsi l'ensemble des résultats est cohérent avec une disparition progressive des espèces selon leur sensibilité à la compétition (annuelles, puis dicotylédones vivaces puis graminoïdes vivaces).

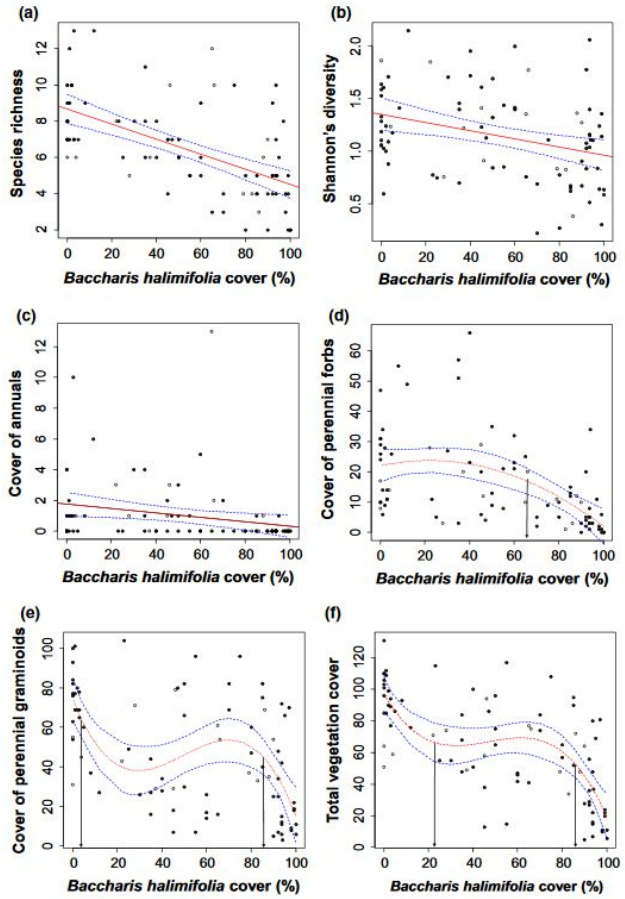


Figure 25. Relations entre la couverture de *B. halimifolia* (%) et la structure de la communauté: *(a) richesse spécifique, (b) diversité de Shannon, (c) couverture végétale des annuelles, (d) des dicotylédones vivaces, (e) des graminoïdes vivaces et (f) couverture totale (n = 85 quadrats). Les cercles ouverts et fermés correspondent respectivement aux relevés effectués en Camargue et dans le Roussillon. Les lignes pointillées externes représentent les intervalles de confiance. Les flèches indiquent l'emplacement des seuils d'impact détectés à l'aide d'arbres de régression basés sur des inférences conditionnelles.*

Dans **P19**, aucun relation n'a été trouvée entre l'abondance d'*Ambrosia psilostachya* et les indices de diversité des communautés envahies (richesse spécifique, diversité de Shannon, équitabilité). On observe cependant un seuil à 14% de couverture d'*Ambrosia psilostachya* au-delà duquel la couverture de la végétation indigène est plus faible. Dans cette même étude, nous avons également montré que l'abondance d'*A. psilostachya* était corrélée positivement avec sa distance fonctionnelle à la communauté résidente (cf. **3.2.5.**). Cela suggère que le succès d'*A. psilostachya* est lié à un comportement de type opportuniste qui colonise les niches écologiques vides ou peu occupés.

3.2.4. Comparaison des effets associés à la colonisation d'un arbuste exotique et d'un arbuste indigène analogue

Au-delà de la quantification de l'impact absolu de *B. halimifolia*, **P22** visait à fournir une série de mesures concernant la façon dont la colonisation des prairies humides par cet arbuste exotique peut différer par rapport à la succession naturelle qui conduit à la dominance de *Tamarix gallica*, donnant ainsi une mesure de l'impact relatif de *B. halimifolia*. Pour cela, trois types de quadrats ont été comparés : des quadrats envahis par *B. halimifolia* (E), des quadrats envahis par *T. gallica* (EI) et des quadrats non-envahis de référence (NE). La comparaison de l'effet de *B. halimifolia* (*flèche a* de la **Figure 22**) comparés à ceux induits par *T. gallica* (*flèche i*) par rapport au milieu de référence non-envahi (NE) permet d'estimer une mesure relative de l'impact de *B. halimifolia*, c'est-à-dire une mesure qui retranche à l'impact imputé à *B. halimifolia* ceux qu'auraient eu *T. gallica* considéré comme une espèce indigène analogue occupant en partie la même niche et la même position au cours de la succession. La *flèche h* permet de mesurer les différences dans la communauté qui résulte de la colonisation par *B. halimifolia* ou par *T. gallica*.

D'un côté, par rapport aux prairies avoisinantes, la végétation qui se développe sous *B. halimifolia* et *T. gallica* montre dans les deux cas une réduction de la richesse spécifique (**Figure 26 a**) et de la couverture végétale (des graminoïdes vivaces et totale, **Figure 26 d, e**) et des changements significatifs dans la composition des espèces. En outre, dans le Roussillon, la composition de la végétation sous *B. halimifolia* et *T. gallica* est très similaire. Jusqu'à un certain point, les effets de *B. halimifolia* sur les communautés de prés humides méditerranéens peuvent ne pas être fondamentalement différents de la succession naturelle conduisant à une dominance de *T. gallica*.

Tableau 6. Ampleur des changements dans la composition des espèces entre prairies humides (parcelles témoin) et parcelles avec présence de *B. halimifolia* ou *T. gallica* sur la base de l'indice de dissimilarité de Jaccard (Jac), avec contribution relative du taux de turnover (Jtu) et d'emboîtement (Jne). *Pour chaque mesure de changement de la composition spécifique (Jac, Jtu, Jne) dans chaque région, des lettres différentes indiquent des différences significatives entre la présence de B. halimifolia et T. gallica selon les tests de rang pairés de Wilcoxon.*

Region	Camargue		Roussillon	
	B. halimifolia	***T. gallica***	***B. halimifolia***	***T. gallica***
Jac	0.84±0.13[a]	0.86±0.11[a]	0.79±0.08[a]	0.76±0.12[a]
Jtu	0.57±0.34[a]	0.82±0.12[b]	0.60±0.21[a]	0.68±0.21[a]
Jne	0.26±0.26[a]	0.04±0.06[b]	0.20±0.18[a]	0.09±0.11[b]

D'un autre côté, la magnitude de la réduction de la richesse spécifique et de la couverture végétale était toujours beaucoup plus grande sous *B. halimifolia* (**Figure 26 a, c, e**); le niveau d'emboîtement entre la végétation sous *B. halimifolia* et la végétation des prés humides de références était également plus élevé (**Tableau 6**, voir *Jne*). Cela signifie que le développement d'infestations de *B. halimifolia* entraînera plus souvent des sous-populations appauvries des communautés de prairies existantes que dans le cas d'une dominance croissante de *T. gallica*, où l'extinction de certaines espèces de prairies est plus souvent compensée par l'immigration de nouvelles espèces typiques des fourrés de tamaris (turnover, **Tableau 6**, voir *Jtu*). Cela peut être lié à un simple effet de compétition pour la lumière, avec les feuilles fines et courtes de *T. gallica* permettant le maintien d'une plus forte incidence de lumière à travers sa canopée, par rapport au feuillage plus dense de *B. halimifolia* (cf. **Figure 26 f** qui montre le degré de couverture respectif de *B. halimifolia* et de *T. gallica*). Une différence similaire a été observée dans les communautés de dunes de

sable envahies par *Rosa rugosa* en Europe du Nord, où les fourrés de l'espèce indigène *Hippophaë rhamnoides* n'induisent pas un ombrage aussi important que celui de l'espèce exotique (Isermann 2008).

Deuxièmement, alors que la direction des impacts de *B. halimifolia* est toujours négative, l'impact de *T. gallica* est positif pour certains types d'espèces, en particulier pour les annuelles. Les interactions entre arbustes et annuelles sont connues pour passer d'une relation négative (exclusion) à positive (facilitation) le long de gradient de stress environnemental croissant (Holzapfel et al. 2006). Bien qu'elle soit inondée en hiver, la végétation des prairies étudiées est exposée au stress de la sécheresse estivale méditerranéenne. En outre, dans le site étudié en Camargue (où la couverture annuelle sous *T. gallica* est particulièrement élevée), les prairies sont pâturées par les chevaux. Les interactions nettes facilitatrices de *T. gallica* pour les annuelles peuvent donc s'expliquer par l'amélioration de la sécheresse par un léger ombrage (contre un fort ombrage sous *B. halimifolia*) et la protection contre le pâturage et/ou l'amélioration de la structure du sol et les infiltrations sous arbustes (Callaway and Pugnaire 2007).

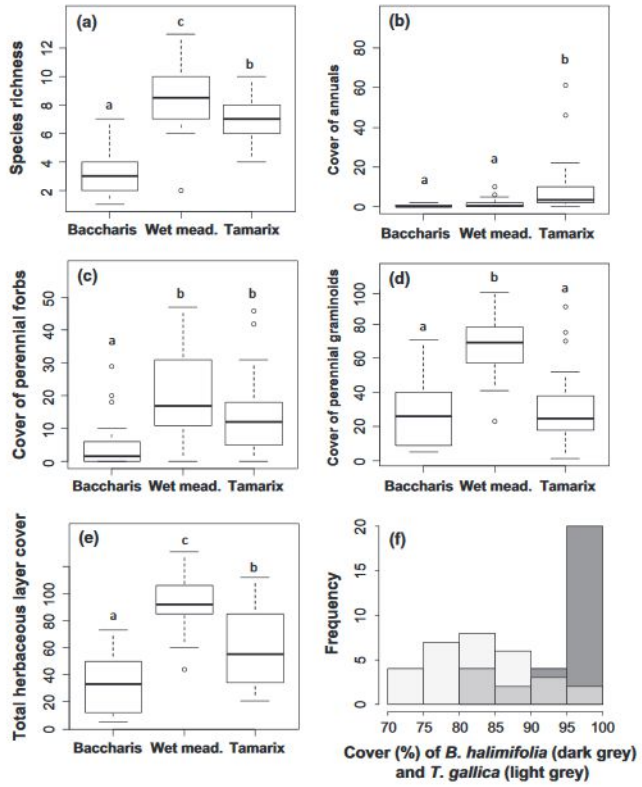


Figure 26. Comparaison entre (a) la richesse spécifique et le pourcentage de couverture des différentes types biologiques (b à e) entre les prairies humides de référence (*Holoschoenetalia vulgaris*) : Wet mead., la végétation sous *B. halimifolia* :Baccharis et la végétation sous *T. gallica* : Tamarix ; (f) donne la distribution des valeurs de couverture de *B. halimifolia* (gris foncé) et de *T. gallica* (gris clair), avec leur chevauchement représenté par le gris intermédiaire. *Les différentes lettres correspondent à des différences significatives basées sur des tests post-hoc de Tukey*

En résumé, *B. halimifolia* a des impacts plus forts sur la diversité des communautés et la couverture végétale que *T. gallica*, tandis que ce dernier modifie davantage la composition des communautés. Par conséquent, là où leurs niches écologiques se chevauchent (colonisation des prairies humides de *Holoschoenetalia vulgaris*), l'effet de l'arbuste exotique *B. halimifolia* ne devrait pas être comparable à l'effet de la succession naturelle conduisant à la dominance de *T. gallica*. Il est probable que dès lors que les caractères des arbustes exotiques diffèrent suffisamment de ceux des arbustes indigènes occupant la même position dans la succession, leurs impacts seront différents (te Beest et al. 2015). Dans le cas de notre étude, les différences seraient simplement liées à la structure de la canopée de *B. halimifolia* (ramification plus dense dès la base et surface foliaire plus élevé).

3.2.5. Quantifier l'impact fonctionnel : vers une meilleure compréhension des effets sur le fonctionnement de l'écosystème envahi ?

Au cours d'une étude conduite en 2014-2015, en cours de publication (**S39**), nous avons amélioré l'étude de l'impact d'une espèce invasive de plusieurs manières :

i) d'abord nous avons utilisé une approche semi-expérimentale avec trois types de quadrats dont certains sont manipulés par la suppression de l'espèce invasive (**Figure 22**). La comparaison de quadrats envahis et de quadrats où l'espèce invasive est supprimée (*flèche d*) permet de mesurer de manière plus certaine l'effet uniquement dû à la présence de l'espèce invasive, d'autant plus dans notre cas où l'espèce supprimée est une annuelle. La comparaison de ces quadrats restaurés (R) avec les quadrats de référence non-envahis peut aussi permettre de suivre la trajectoire post-invasion d'une communauté et tester la résilience des effets de l'invasion.

ii) Ensuite, ces quadrats ont été suivi pendant deux ans à plusieurs périodes de chaque année.

iii) Enfin, nous avons utilisé les valeurs de traits fonctionnels des communautés envahies et leurs distances avec celles de l'espèce invasive pour mieux comprendre les mécanismes d'impacts, entre hypothèse de différentiation de niche (**Figure 10A**) et de hiérarchie compétitive (**Figure 10B**).

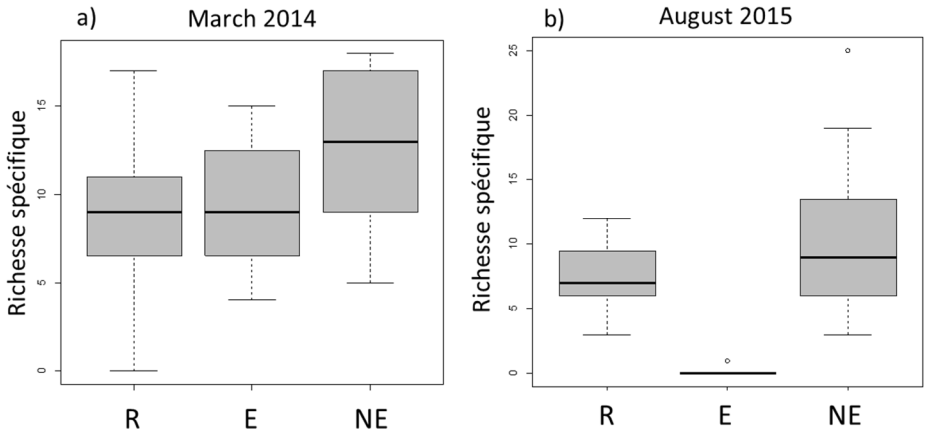


Figure 27. Comparaison de la richesse spécifique entre les quadrats restaurés (R), envahis (E) et non-envahis de référence (NE). *En début de suivi (mars 2014), la richesse spécifique est plus élevée dans les quadrats non envahis par rapport aux quadrats restaurés (tests post-hoc, $z = 2,80$, $P = 0,014$) et envahis ($z = 2,35$, $P = 0,049$), alors qu'il n'y a pas de différences entre les quadrats restaurés et envahis ($z = 0,46$, $P = 0,890$). En fin de suivi (août 2015), il y a moins d'espèces dans les quadrats envahis par rapport aux deux autres types de quadrats, restaurés (test post-hoc, $z = -6,67$, $P < 0,001$) et envahis ($z = -7,18$, $P < 0,001$), alors qu'il n'y a plus de différences entre quadrats restaurés et non-envahis ($z = 2,04$, $P = 0,104$).*

La comparaison des quadrats E et R montre un fort impact de *Humulus scandens* sur les communautés végétales riveraines à la fois sur le plan taxonomique et fonctionnel (**Figure 27**). A l'échelle du paysage (diversité γ), la richesse spécifique a été réduite de 59-60% alors qu'à l'échelle des quadrats (diversité α) elle diminue de 77% (2014) à 97% (2015) selon les années. C'est l'un des impacts les plus élevés mesurés pour une plante annuelle à cette échelle dans des habitats similaires (Hulme and Bremner 2006, Hejda 2012). *H. scandens* est la plus grande liane annuelle en France (avec une autre espèce exotique: *Sicyos angulata*) sans aucun parent dans le pool d'espèces locales; atteignant jusqu'à 5 m de longueur et formant des tapis denses au niveau du sol (Balogh and Dancza 2008).

La diminution des occurrences et de l'abondance des espèces dans les communautés envahies n'est pas aléatoire, avec un signal fonctionnel fort selon la date de début de la floraison des espèces indigènes et son chevauchement avec le début de la floraison de *Humulus scandens* (**Figure 28**). Les espèces ayant un début de floraison similaire à *H. scandens* sont beaucoup plus touchées que les espèces ayant un

cycle de vie plus précoce. Ceci suggère que certaines espèces peuvent coexister avec *H. scandens* dans des sites envahis si elles sont capables d'utiliser des ressources avant le développement de l'envahisseur, comme c'est le cas pour les espèces à floraison précoce (par exemple *Alliaria petiolata*, *Cardamine hirsuta*, *Cerastium glomeratum*). Ces espèces ont terminé leur cycle de vie avant que *H. scandens* atteigne sa pleine couverture. En revanche, les espèces dont le début de floraison est similaire à celui de *H. scandens* et qui partagent un cycle de vie similaire (germination printanière, floraison estivale et fructification automnale) sont les plus touchées (par exemple *Persicaria hydropiper*, *Veronica anagallis-aquatica*). Ce résultat est en accord avec l'hypothèse que les espèces indigènes doivent avoir un certain degré de différenciation de niche pour pouvoir coexister avec un envahisseur fort et persister dans les communautés envahies (Shea and Chesson 2002). Les moyennes pondérées de valeurs de traits à l'échelle des communautés envahies (sans prendre en compte *H. scandens*) montre que les espèces capables de coexister avec *H. scandens* en fin de saison sont principalement des espèces pérennes de grande taille capables de se reproduire végétativement à travers des rhizomes (*Artemisia verlotiorum*) ou des tubercules (*Helianthus tuberosus*). Cela représente une stratégie différente de celle de l'envahisseur, mais conduit à une fitness similaire (ces deux espèces sont d'ailleurs également considérées comme des espèces invasives dans les habitats riverains).

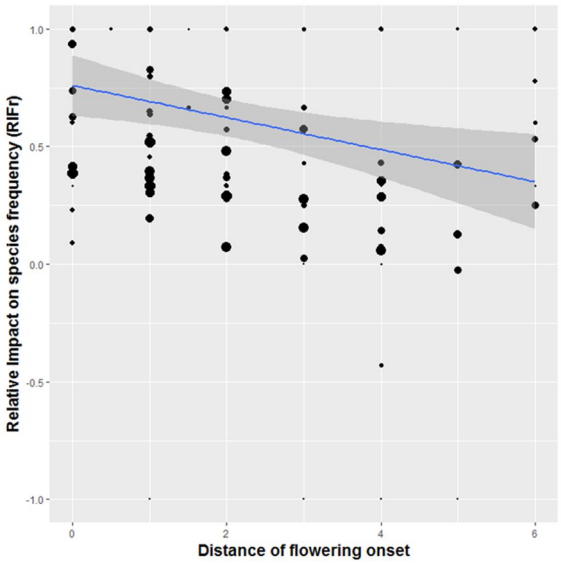


Figure 28. Relation entre la baisse de fréquence d'occurrence des espèces résidentes entre quadrats envahis et quadrats où l'espèce invasive est supprimée, et distance à la date de floraison de l'espèce invasive (*H. scandens*). *Les espèces qui ont un cycle de vie différent de celui de H. scandens sont moins impactées (*F=*7.354,* P=*0.008). La taille des cercles est proportionnelle à la fréquence des espèces dans les quadrats non-envahies.*

En permettant à nouveau le recrutement à partir de la banque de graines ou à partir de la dispersion depuis des sites adjacents, les quadrats restaurés ont rapidement retrouvé le niveau de richesse spécifique observé dans les parcelles non envahies (**Figure 27**). Ceci est cohérent avec une précédente étude menée sur des habitats riverains où l'invasive *Mumulus guttatus* a été supprimée (Truscott et al. 2008) et plus généralement avec ce qui a été mis en évidence dans une méta-analyse comparant les quadrats restaurés et envahis (Andreu and Vilà 2011). Cependant, au cours de la même période, les quadrats restaurés n'ont pas atteint le même niveau de richesse fonctionnelle native que les parcelles non envahies de référence. Cela peut indiquer que les communautés restaurées ne récupèrent pas si rapidement les niveaux de fonctionnement antérieurs à l'invasion, peut-être en raison d'une plus grande redondance fonctionnelle dans les communautés restaurées. De plus, nous n'avons pas observé de convergence des valeurs de traits dans les quadrats restaurés par rapport aux quadrats non envahies. La proportion plus élevée d'espèces annuelles et la valeur plus faible de LDMC peut indiquer que les parcelles des sites envahis et restaurés sont plus *rudéralisées* que les sites de référence non envahis. Cela peut suggérer une modification du milieu préalable à l'invasion, qui continue de favoriser les espèces à croissance rapide.

Synthèse (3.2.) Si les impacts des espèces invasives peuvent paraître *a priori* évidents, nos travaux montrent une grande diversité d'impacts selon les espèces et les habitats considérés. Ils montrent que les facteurs abiotiques (conditions du milieu) et les facteurs biotiques (communautés envahies et traits de l'invasive) modulent la magnitude et la direction des impacts. L'étude plus détaillée de la nature des relations entre l'abondance d'une plante invasive et les caractéristiques de la communauté envahie (diversité) montre l'existence de seuils d'impact au-delà desquels l'abondance des espèces indigènes chute plus rapidement. L'analyse des valeurs de traits des espèces éliminées *versus* des espèces capables de coexister dans des sites dominées par une espèce invasive permet d'éclairer les mécanismes sous-jacents aux impacts. Nous présentons un cas très net où la ségrégation de niche vis-à-vis de la période d'exploitation des ressources permet à des espèces indigènes de se maintenir en dépit de la dominance du site par une espèce invasive.

- IV-

REGLES D'ASSEMBLAGE DES ESPECES DANS LES CHAMPS CULTIVES : EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES ET DE LEUR EVOLUTION

« *Mes amis, retenez ceci, il n'y a ni mauvaises herbes ni mauvais hommes. Il n'y a que de mauvais cultivateurs.* »,
Victor Hugo (1862), Les Misérables, Tome I

4. REGLES D'ASSEMBLAGE DES ESPECES DANS LES CHAMPS CULTIVES : EFFET DES PRATIQUES AGRICOLES ET DE LEUR EVOLUTION

1 co-encadrement de thèse : Lucie Mahaut (2014-2017), 11 stages de master 2
3 projets : projet VIGIWEED (2007-2010), projet DISCOWEED (2016-2019), projet ENI-VTH (2017-2019),
9 articles publiés : P1, P2, P5, P9, P11, P12, P18, P32, P37 ; 1 article soumis : S38 ; 1 article en préparation : Pr45

Dans le **Chapitre 3**, nous avons résumé nos travaux visant à caractériser le succès de différentes espèces invasives à l'échelle régionale ou à l'échelle locale au sein de communautés végétales. Dans le **Chapitre 4**, nous allons présenter les facteurs qui expliquent le succès ou l'échec des espèces adventices des milieux cultivés. L'objectif des travaux réalisés dans cette partie est d'abord de comprendre les *règles d'assemblage* des espèces adventices en communauté à différentes échelles spatio-temporelles, et en particulier de déterminer le poids des facteurs humains (pratiques agricoles) par rapport aux facteurs écologiques (**4.2.** et **4.3.**). Il s'agit également de comprendre les *règles de réponse* des communautés face à l'évolution des pressions de sélection exercées par les pratiques culturales au cours des dernières décennies (**4.4.**). Cette dernière partie peut être rapprochée de nos travaux sur l'écologie des invasions dans le **Chapitre 3** dans le sens où l'on cherche ici quels sont les facteurs associés à l'abondance et la rareté des espèces adventices dans différentes cultures. Ainsi, à l'échelle de plusieurs décennies, l'augmentation de la fréquence d'occurrence de certaines espèces adventices à l'échelle de la France correspond à la colonisation de plusieurs milliers de nouvelles parcelles et s'apparente à la phase d'expansion (*stade D2* de la **Figure 7**) dans le schéma introduction-établissement-invasion de Blackburn et al. (2011), si on étend ce schéma aux cas des espèces indigènes envahissantes.

4.1. Différentes approches pour mesurer le poids des filtres

4.1.1. De la phytosociologie aux métacommunautés adventices dans l'agrosystème

Historiquement, les champs cultivés ont fait l'objet de relevés floristiques au moins depuis les années 1930, qui ont surtout servi à diverses approches phytosociologiques pour décrire et classer les végétations (Braun-Blanquet et al. 1936, Quantin 1946, 1947, Breton 1956, Lacourt 1977, Le Maignan 1981). Par rapport aux végétations des milieux plus naturels, la classification des communautés adventices en « associations végétales » présente cependant un certain nombre de difficultés résumées par Holzner (1978) : i) la présence des adventices ne dépend pas uniquement de facteurs environnementaux mais aussi très largement de facteurs anthropogéniques, ii) la chance joue un grand rôle, iii) les adventices étant majoritairement des plantes annuelles, elles répondent rapidement aux modifications du milieu et les communautés varient fortement entre années, en fonction des conditions météorologiques et des pratiques, et au cours des saisons avec des profils différents au printemps, en été et en automne, iv) les adventices ont souvent un comportement ubiquiste du fait d'une grande plasticité phénotypique, v) les communautés sont aujourd'hui appauvries par l'agriculture intensive, ou dominées par une ou quelques espèces « agressives ». Les difficultés identifiées par Holzner (1978) qui se plaçaient dans un objectif de description phytosociologique correspondent justement aux différents facteurs dont nous souhaitons évaluer l'importance relative dans l'assemblage des adventices.

A partir des années 1970-1980, de nombreuses études des communautés adventices (Barralis and Chadoeuf 1980, Dessaint et al. 1990, Maillet 1992) visaient plus spécifiquement à comprendre l'influence de certaines pratiques culturales (travail du sol, herbicides) sur l'assemblage des espèces en communauté durant une période marquée par le passage massif au désherbage chimique. Depuis les années 1990-2000, le développement d'outils d'analyses multivariées plus performants ont permis de mieux mesurer le rôle respectif du milieu abiotique et des pratiques agricoles (Derksen et al. 1993, Barberi et al. 1997, Hyvönen and Salonen 2002, Shresta et al. 2002, Lososová et al. 2004). Ces travaux ont montré que la composition des communautés adventices est déterminée par un très grand nombre de facteurs résumés dans le **Tableau 7**. La variation des facteurs pris en compte dans ces études, la diversité des échelles et la longueur des gradients étudiés ne permettent cependant pas de conclure facilement sur l'importance relative de ces facteurs.

Tableau 7. Principaux facteurs étudiés, classés par type de filtres, et leur importance sur la composition et la diversité des communautés adventices. *Le nombre de + indique l'importance de ce facteur pour la composition (Comp.) et la diversité (Div.) des communautés dans les références citées. Le signe '-' indique l'absence d'effet significatif dans au moins une des études citées. NB : la liste des références n'est pas exhaustive.*

Filtres	Facteurs	Comp.	Div.	Références
Dispersion	Distance à la bordure	+	+	Hanzlik and Gerowitt (2011) ; Alignier et al. (2017)
Abiotiques	pH du sol	+++	+	Hyvönen et al. (2005); Andreasen and Skovgaard (2009); Hanzlik and Gerowitt (2011); Walter et al. (2002)
	Texture du sol	++		Hallgren et al. (1999) ; Hyvönen et al. (2005); Hanzlik and Gerowitt (2011); Walter et al. (2002)
	% argile	+		Andreasen and Skovgaard (2009)
	Total N	+	-	Gabriel et al. (2005) ; Andreasen and Skovgaard (2009)
	Total C	+	-	Gabriel et al. (2005) ; Andreasen and Skovgaard (2009)
	P disponible	+		Andreasen and Skovgaard (2009) ; Walter et al. (2002)
	K échangeable	+		Andreasen and Skovgaard (2009)
	Mg échangeable	+		Andreasen and Skovgaard (2009)
	Teneur en matière organique	-		Hyvönen et al. (2005)
	Qualité (agricole) du sol			Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Température	+		Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Précipitation	+++	++	Lososová et al. (2004); Hanzlik and Gerowitt (2011); Tamado and Milberg (2000)
	Conditions météorologiques	++		Cordeau et al. (2017)
	Topographie/Pente de la parcelle	-	+	Gabriel et al. (2005); Hyvönen et al. (2005)
	Exposition de la parcelle	+		Hyvönen et al. (2005)
	Site ; Position géographique	+++		Hallgren et al. (1999); Bruggisser et al. (2010); Cordeau et al. (2017)
	Latitude	+		Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Longitude	+		Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Altitude	++		Lososová et al. (2004); Hyvönen et al. (2005) ; Tamado and Milberg (2000) ; Silc et al. (2009) ; Hanzlik and Gerowitt (2011)
Biotiques	Taille de la culture			Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Densité de semis de la culture ; espacement des rangs	-	+	Guerrero et al. (2010); Hanzlik and Gerowitt (2011) ; Petit et al. (2016)
Humains	Effet agriculteur	+++		Hyvönen et al. (2005)
	Système de culture (combinaison de rotation, de travail du sol et d'herbicides)	++	++	Leeson et al. (2000); Streit et al. (2003); Hillger et al. (2006) ; Vitta et al. (2004) ;

Filtres	Facteurs	Comp.	Div.	Références
Humains	Mode de production (biologique, intégrée, conventionnel, variétés OGM)	+	-/+++	Hyvönen et al. (2003); Gabriel et al. (2006); de la Fuente et al. (2006) ; Hillger et al. (2006); Bruggisser et al. (2010); Mas et al. (2007) ; Ulber et al. (2009)
	Type de culture	+++	+++	Van Acker et al. (2000) ; Lososová et al. (2004) ; Poggio et al. (2004) ;Hyvönen et al. (2005); Smith and Gross (2007) ; Andreasen and Skovgaard (2009); Hawes et al. (2009) ; Silc et al. (2009)
	Précédent cultural	++	++	Poggio et al. (2004), Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Diversité de la succession de culture	+/-	+/-	Hanzlik and Gerowitt (2011); Ulber et al. (2009) ; Smith and Gross (2007)
	Date de semis	+++/-		Hallgren et al. (1999); Milberg et al. (2001); Hawes et al. (2009); Hanzlik and Gerowitt (2011) ; Tamado and Milberg (2000)
	Date de travail du sol	+++		Cordeau et al. (2017)
	Mode de travail du sol	++	+/-	Zanin et al. (1997); Streit et al. (2002) ; Shresta et al. (2002); Streit et al. (2003) ; de la Fuente et al. (2006); Hanzlik and Gerowitt (2011) ; Plaza et al. (2011)
	Profondeur de travail du sol	+		Zanin et al. (1997)
	Identité des herbicides utilisés	+	+	Streit et al. (2002) ; Hawes et al. (2009) ; Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Application ou intensité d'application des herbicides	-	+/-	Squire et al. (2000); Tamado and Milberg (2000) ; Gabriel et al. (2005); Ulber et al. (2009) ; Guerrero et al. (2010)
	Dose de la fertilisation azotée	+	-/+	Pyšek and Lepš (1991) ; Poggio et al. (2004); Gabriel et al. (2005); Storkey et al. (2010) ; Petit et al. (2016)
	Type de fertilisation	+/-	-	Pyšek and Lepš (1991) ; Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Irrigation	+		Hillger et al. (2006)
Paysage	Taille de la parcelle	-	++	Hyvönen et al. (2005); Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Diversité du paysage	-	++	Gabriel et al. (2005); Guerrero et al. (2010); Gaba et al. (2010) ; Alignier et al. (2017)
Temps	Date du relevé floristique / saison	++	+	Lososová et al. (2004); Silc et al. (2009); Hanzlik and Gerowitt (2011)
	Année (comparaison long-terme)	+		Hallgren et al. (1999) ; Lososová et al. (2004)

Pour certains phytosociologues (Hüppe and Hofmeister 1990), le facteur de différenciation fondamentale des communautés adventices est d'ordre environnemental, comme le pH du sol, et non sous le contrôle de l'homme. A l'inverse, d'autres phytosociologues ont identifiés le type de cultures (moissons versus cultures sarclées) comme principal facteur discriminant la composition des communautés adventices (Braun-Blanquet et al. 1936). Un certain nombre d'analyses multivariées ultérieures confirment la conclusion selon laquelle les gradients environnementaux jouent un rôle clé dans la composition des communautés adventices (Thomas and Dale 1991, Dale et al. 1992, Andersson and Milberg 1998, Lososová et al. 2004). A l'inverse, d'autres études ont identifié les pratiques de gestion comme la date de semis des cultures mises en place (Hallgren et al. 1999), les successions de cultures ou le travail du sol (Loudyi et al. 1995) comme les principaux facteurs explicatifs des variations de la composition des communautés. Bénéficiant d'un jeu de données presque sans précédent à l'échelle nationale, et de divers jeux de données plus locaux, l'un des objectifs de nos travaux a été de revisiter le poids des facteurs abiotiques, biotiques et humains sur l'assemblage des communautés adventices et d'évaluer l'effet de l' « échelle » sur l'importance relative des facteurs explicatifs potentiels (**4.2.**).

Plus récemment des travaux ont montré l'importance de la dispersion spatiale des adventices entre différentes parcelles et suggèrent un fonctionnement des adventices en méta-communautés à l'échelle des paysages agricoles (Henckel et al. 2015). Ces travaux remettent en perspectives l'importance des processus régionaux (dispersion) en plus des processus locaux (conditions abiotiques et biotiques) dans l'assemblage des communautés adventices. Cependant via la banque de diaspores (graines et organes de réserves : rhizome, bulbe, tubercule) du sol, on peut aussi considérer qu'il y a une *dispersion temporelle* des espèces adventices entre différentes communautés adventices qui se succèdent dans le temps sur une même parcelle. Ainsi via la banque de diaspores, les communautés adventices sont reliées dans le temps via la *dispersion temporelle* de certaines espèces qui reflètent les conditions passées (conditions environnementales passées et précédents culturaux). Il va de soi que tout évènement de dispersion est spatio-temporel avec

une composante spatiale et temporelle plus ou moins importante. En parlant de *dispersion temporelle* nous voulons insister ici sur les relations dans le temps entre les communautés d'une même parcelle grâce à la longévité des graines d'adventices. Sous l'hypothèse d'un fonctionnement en *méta-communauté temporelle*, l'assemblage des communautés adventices est alors supposé résulter de l'interaction entre des processus écologiques passés (conditions abiotiques et pratiques culturales des années n-1, n-2, etc.) et contemporains (conditions abiotiques et pratiques culturales de l'année n). Cette hypothèse est testée dans la section **4.3.** qui correspond au travail de thèse de Lucie Mahaut.

A plus long terme (quelques décennies), les pratiques agricoles évoluent rapidement (introduction du désherbage chimique, réduction du travail du sol, turnover dans les molécules herbicides utilisées, changement dans les assolements, etc.). Ces évolutions induisent des changements dans les régimes de perturbations dont on cherche ici à mesurer l'effet sur la fréquence régionale et l'abondance locale des espèces adventices (**4.4.**). En l'absence de données continues sur la flore et les pratiques, cette partie évalue la possibilité que les traits des espèces en régression et en progression puissent nous renseigner sur les pratiques dont l'évolution a le plus impacté la flore. Cette échelle d'étude entre la fin des années 1960 et les années 2000 présente aussi l'avantage de considérer des gradients de pratiques et des pools d'espèces qui n'existent plus ou peu à l'heure actuelle (i.e., la partie du gradient où les intrants sont les plus faibles) permettant de révéler un effet de filtrage plus difficile à identifier dans les communautés contemporaines des systèmes intensifs (où les espèces les plus adaptées ont déjà été filtrées). Ainsi l'ensemble de ces travaux conduits à différentes échelles spatio-temporelles doit contribuer à une meilleure connaissance de l'effet de chacune des pratiques agricoles sur les communautés adventices.

Les questions posées :
(1) Quelle est l'importance relative des facteurs environnementaux et des pratiques culturales sur la composition et la diversité des communautés adventices ? Comment varie le poids de ces facteurs à différentes échelles spatiales ? Les mêmes facteurs sont-ils impliqués dans les mesures de composition et de diversité des communautés ? Les approches diachroniques à court terme (au sein d'une année ou sur quelques années) permettent-elles de mieux comprendre la dynamique d'assemblage des communautés ? (**4.2.**)

(2) Quel est le poids respectifs des processus contemporains et des processus passés sur l'assemblage des communautés adventices ? (**4.3.**)

(3) Quelles pratiques agricoles ont le plus influencé les changements de fréquence et d'abondance des espèces adventices entre les années 1970s et 2000s (**4.4.**)

4.1.2. Approches synchroniques *versus* diachroniques

Pour répondre à ces questions, différentes approches sont possibles. Dans tous les cas, mesurer le poids des filtres abiotiques et des pratiques agricoles nécessite de comparer les communautés adventices le long de gradients environnementaux dans l'espace et/ou dans le temps (voir **Figure 29**). Traditionnellement la phytosociologie et la plupart des travaux d'écologie des communautés ont privilégié l'approche spatiale en échantillonnant la flore de différentes parcelles le long de gradients (*flèche a* de la **Figure 29**). Suivant cette approche, la compilation d'un grand nombre de relevés floristiques sur 1440 parcelles agricoles couvrant toute la France (réseau Biovigilance Flore), associée à l'enregistrement de paramètres pédo-climatiques, paysagers et agricoles a permis de proposer une mise à jour sur la hiérarchie des filtres structurant la composition et la diversité des communautés adventices dans les grandes cultures (**P1**, **P2**, **P12**, **P18**) et dans les vignes (**P37**). L'avantage de cette approche est qu'elle couvre un large pool d'espèces (~350 espèces) et permet de bien intégrer les éventuelles interactions entre pratiques et conditions

environnementales (e.g., le fait qu'une même pratique puisse avoir un effet différent selon les conditions environnementales).

Cependant, une des limites de cette approche est qu'elle ne renseigne que sur les facteurs associés aux espèces *présentes*. Or, selon la métaphore du filtrage environnemental (Keddy 1992), l'identité des espèces *absentes* ou *dark diversity* (Pärtel et al. 2011) et les filtres qui les ont éliminées localement nous intéressent tout autant, sinon plus. Les identifier nécessiterait d'estimer correctement le pool d'espèces local (de Bello et al. 2012, Pärtel et al. 2013), c'est-à-dire l'ensemble des espèces qui peuvent co-occurrer dans un site compte tenu des conditions abiotiques et des filtres de dispersion régionaux. Des approches par modèles nuls peuvent alors permettre une meilleure estimation de l'importance relative des différents filtres (Perronne et al. 2017). Une alternative à l'approche spatiale couplée aux modèles nuls est de tirer profit de séries temporelles de relevés effectués dans la même parcelle à différentes saisons (*flèches d et e*, voir **P18**), différentes années (*flèches f et g*, voir **P32**) ou de comparer les communautés à plusieurs décennies d'intervalle (voir **4.4.**). Le contraste entre les espèces qui se maintiennent et celles qui ont disparu sur une même parcelle entre deux dates permet alors d'accéder plus directement à l'effet du filtrage environnemental. Nous faisons l'hypothèse que ces approches diachroniques permettent en particulier de mieux faire ressortir l'effet des pratiques de désherbage.

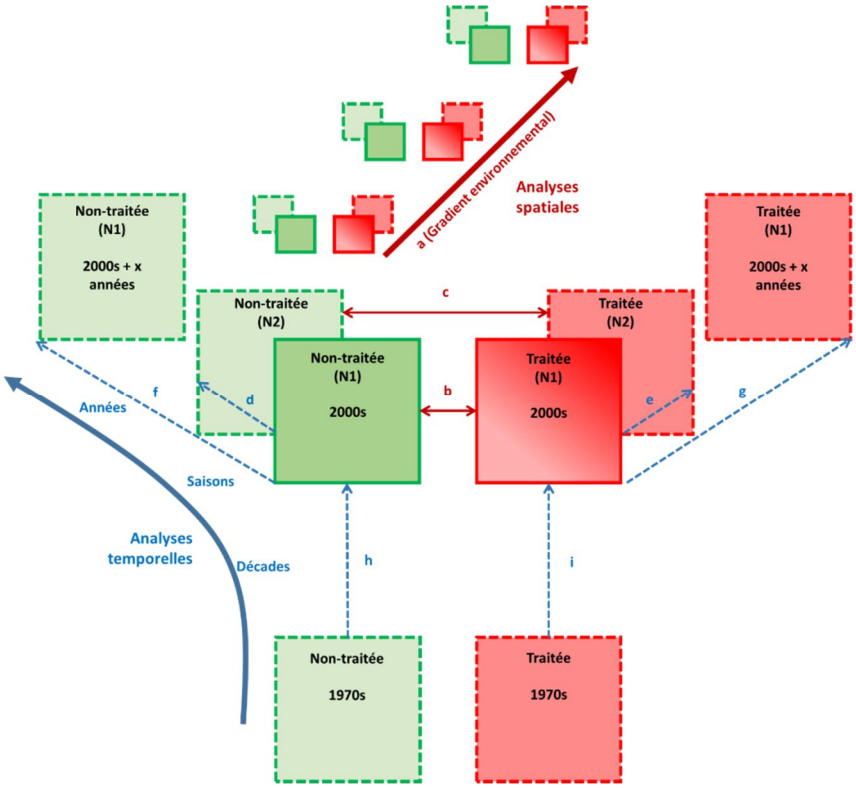


Figure 29. Différentes approches comparatives pour mettre en évidence les filtres agissant sur l'assemblage des adventices. *a) la comparaison le long de gradients environnementaux permet de mesurer l'influence relative des grands facteurs environnementaux et agronomiques. L'existence de quadrats témoins non désherbés dans le réseau Biovigilance Flore permet de mesurer l'influence des traitements herbicides (*flèches b et c*). La répétition de plusieurs relevés sur ces mêmes quadrats (relevés N1 en début de saison, et N2 en milieu de saison) permet de mesurer l'effet de la compétition avec la culture en l'absence d'herbicide (*flèche d*), et l'effet des traitements herbicides sur la dynamique des communautés (*flèche e*). Le suivi des mêmes parcelles plusieurs années de suite permet de mesurer l'effet des variations temporelles liées aux conditions météorologiques ou aux pratiques agricoles, i.e. aux rotations (*flèches f et g*). Enfin à long-terme, la compilation des données issues des témoins des essais de désherbage (Barralis 1977) permet de mesurer les changements à l'échelle de la France pour différentes cultures (*flèche h*). Le retour sur les mêmes parcelles à 30 ans d'intervalle, sans possibilité d'avoir de témoin, permet de mesurer les changements dans la flore exprimée après désherbage (*flèche i, *voir* **Chapitre 5**).*

4.2. Poids du filtrage abiotique et des pratiques agricoles dans l'assemblage des communautés adventices des cultures

Dans **P2**, nous avons utilisé une approche synchronique sur 694 parcelles de grandes cultures annuelles réparties en France métropolitaine (*flèche a* de la **Figure 29**) pour expliquer la distribution de 153 espèces (présentes dans >1% des relevés) par 14 variables au moyen d'une Analyse Canonique des Correspondances (ACC). La même approche a été utilisée dans **P37** pour analyser les communautés adventices des vignes (130 espèces présentes dans >5% des relevés) présentes dans 432 relevés effectués sur 46 parcelles de 3 régions (Languedoc, vallée du Rhône, Champagne), et caractérisée par 11 variables spatiales (longitude, latitude), temporelles (date et année de relevés), édaphiques et de gestion (nombre de tonte, de travail du sol et de traitements herbicides). Dans d'autres études, nous nous sommes focalisés sur un pool plus restreint d'espèces au sein de cultures annuelles particulières (blé d'hiver : **P12**, colza : **P1**, **P18**) ou à des échelles plus locales (**P11**).

4.2.1. Composition des communautés adventices

P2 a montré que la nature de la culture mis en place est la variable la plus discriminante sur la composition des communautés adventices. Sur le premier axe de l'ACC (24% de l'inertie expliquée) les espèces se distribuent dans les différentes cultures selon leur date de semis qui reflètent un gradient de températures de base nécessaires pour la germination et la levée des espèces. Les espèces capables de lever en automne-hiver (*Aphanes arvensis*, *Apera spica-venti*, *Papaver rhoeas*, *Veronica hederifolia*) peuvent se développer dans les cultures semées à cette période : colza et céréales d'hiver. *Aethusa cynapium*, *Fallopia convolvulus* et *Polygonum aviculare* germent tôt au printemps et se développent dans les céréales de printemps, le pois de printemps et les betteraves (**Figure 30**). Enfin, les espèces les plus thermophiles et sensibles au gel comme *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crus-galli*, ne germent pas avant avril-mai et trouvent leur optimum dans les cultures estivales comme le tournesol ou le maïs.

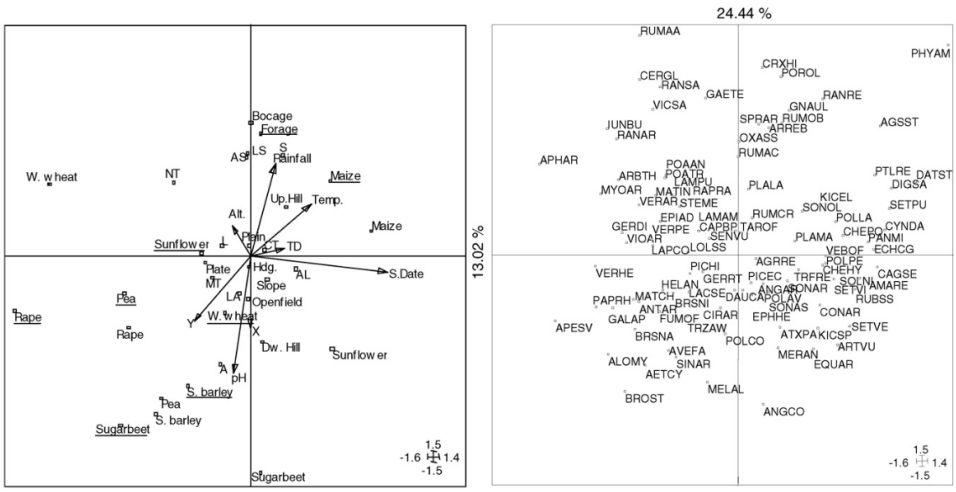


Figure 30. Diagrammes de l'analyse canonique de correspondance (ACC) montrant les effets d'une série de variables environnementales et de gestion (diagramme de gauche) sur les communautés adventices (diagramme de droite). *Les variables incluses dans le diagramme de gauche sont les suivantes: S. Date: date de semis; W. wheat: blé d'hiver; Rape: colza ; Maize : maïs, Sunflower : tournesol, Sugarbeet : betterave, S. barley : orge de printemps, Pea ; pois de printemps, forage : prairie fourragère temporaire (les noms de cultures soulignés indiquent que la culture était une culture précédente); NT: non-labour; MT: technique culturale simplifiée; CT: travail du sol conventionnel (avec labour); Openfiled : parcelles uniquement entourées d'autres champs cultivés ; Hdg .: parcelles entourées de haies ; Bocage: parcelles entourées de haies et de prairies ; pH : pH du sol ; A: argiles; AL : argiles limoneuses; AS: argiles sableuses; L: limons; LS: limons sableux; S: sables limoneux et sables. X : longitude, Y : latitude, Alt. : altitude ; Temp. : Température moyenne annuelle (1960-1990) ; Rainfall : précipitation annuelle (1960-1990) ; Topographie : Up. Hill : parcelles en haut de pente ; Dw. Hill : parcelles en bas de pente ; Slope : parcelle en pente ; plain : plaine céréalière ; Plate : plateau. Le nom des espèces est abrégé selon leur code EPPO (https://gd.eppo.int).*

Le deuxième axe de l'ACC (13%) discrimine les espèces selon un gradient pédo-climatique (pH et texture du sol, niveau de précipitation) opposant les parcelles à sols sableux acides dans des régions à pluviométrie importante (*Juncus bufonius*, *Rumex acetosella*, *Teesdalia nudicaulis*) et les parcelles à sols argilo-calcaires dans des régions à climat plus sec (*Adonis aestivalis*, *Bifora radians*, *Stachys annua*). Le troisième axe (8%) représente un gradient climatique associé à la température moyenne annuelle et à gradient latitudinal qui oppose des espèces thermophiles communes en région méditerranéenne (*Rapistrum rugosum*, *Reseda phyteuma*) à des espèces plus fréquentes dans la moitié nord sous des climats plus frais (*Apera spica-venti*, *Barbarea vulgaris*).

Pr 40 indique que dans les vignes, le premier axe de l'ACC (7%) est expliqué par une combinaison de facteurs géographiques (latitude) et édaphiques (pH du sol) qui discriminent les communautés méditerranéennes thermophiles sur pH basique (*Malva sylvestris*, *Calendula arvensis* ou *Diplotaxis erucoides*) et les communautés continentales sur sols plus limoneux et pH neutre (*Poa annua*, *Mercurialis annua*). Le second axe (3%) est très fortement déterminé par la date d'observation opposant communautés vernales (*Crepis sancta*, *Cerastium glomeratum*, *Arenaria serpyllifolia*) et communautés estivales (*Chenopodium album*, *Digitaria sanguinalis*).

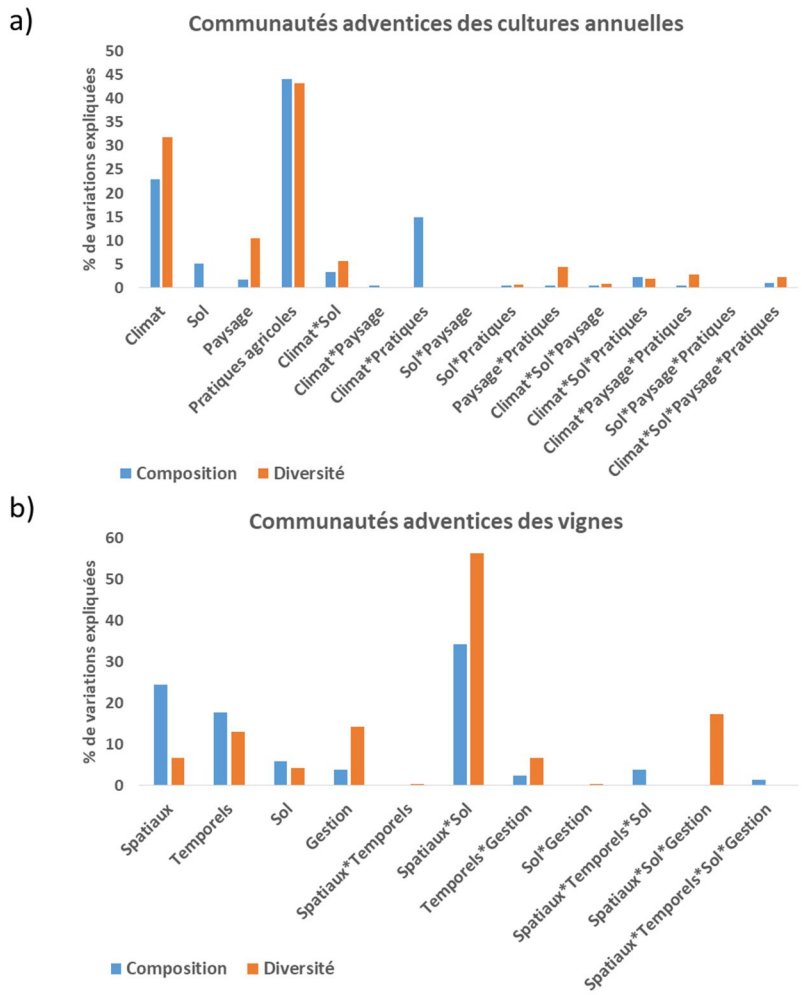


Figure 31. Partition de la variation de la composition (histogrammes bleu) et de la richesse spécifique (histogrammes orange) des communautés adventices des cultures annuelles (a) et des vignes (b) expliquée par différentes groupes de variables. Valeur recalculée à partir de **P2** et **P37**.

Successions culturales et climat expliquent le mieux la composition des communautés adventices

Au final, dans les cultures annuelles, les pratiques de gestion représentent 44% des variations expliquées et jusque 65% si on prend en compte la part de variations expliquées conjointement par les pratiques et d'autres variables (**Figure 31a**). Parmi ces 44% de variations expliquées par les pratiques, le choix de la culture et du précédent cultural (soit la succession culturale) représentent 75% des variations contre

seulement 13% pour le travail du sol et 4% pour l'intensité d'utilisation des herbicides. Le climat (25%) et son interaction avec les pratiques (15%) représentent le second groupe de variables les plus importantes suivies par le type de sol (5%) et les caractéristiques du paysage (2%). Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus dans une culture pérenne comme la vigne. Dans ce cas, il n'y a pas de variations liées à la rotation des cultures. Dans ce contexte, les résultats de **P37** indiquent que la composition des communautés est très largement déterminée par des facteurs spatiaux (25%, latitude associé au climat), édaphiques (6%) et temporels (18%) et très peu par les pratiques de gestion comme le nombre de tonte, de travail du sol et de traitements herbicides (4% des variations expliquées seules et 8% en prenant en compte les interactions avec d'autres facteurs) (**Figure 31b**).

Nos résultats réconcilient donc les différents points de vue. Dans une culture donnée (ou lorsque les différences entre date de semis des cultures étudiées sont faibles), ce sont bien les gradients environnementaux qui expliquent la plus grande part des variations de composition des communautés. Si on considère le pool d'espèces présent dans une parcelle (banque de graines), le même résultat est attendu (cf. **4.3.**). Cependant, à l'échelle de la flore exprimée une année donnée (la « communauté émergée » à partir de la banque de graines du sol), la date de semis des cultures annuelles semble jouer un rôle très déterminant dans l'assemblage des espèces en lien avec l'existence de différents pics dans la levée des adventices en automne, sortie d'hiver et printemps (Jauzein 1986). Le manque de consensus sur l'importance relative des facteurs environnementaux et des facteurs contrôlés par l'homme sur la composition des communautés adventices peut résulter des différences d'échelles spatiales auxquelles les études ont été réalisées, et en lien avec ces échelles, de la diversité du type de culture et des pratiques associées (longueur du gradient) et du niveau d'information disponible sur les pratiques de gestion.

Echelles spatiales et patron de distribution

Dans **P11**, nous avons montré qu'à l'échelle d'un paysage (94 parcelles réparties sur ~600km²), les patrons de co-occurrence des espèces (C-score) suggèrent une distribution non-aléatoire des adventices entre parcelles. En distinguant les espèces selon leur degré de spécialisation écologique (cf. **P9**), nous avons mis en évidence que le sous-ensemble d'espèces le plus généralistes présentait des patrons de co-occurrence aléatoire. Cela est cohérent avec l'absence de préférences écologiques de ces espèces souvent associée à de bonnes capacités de dispersion (Warren et al. 2001). Le patron non-aléatoire est porté par les espèces spécialistes des conditions environnementales particulières, qui présentent une distribution ségrégée, tandis que les espèces les plus rares présentent au contraire une distribution agrégée. Cela suggère l'existence de parcelles à pratiques plus extensives compatibles avec la présence de ces espèces rares. A l'échelle de la parcelle, nos résultats montrent une distribution aléatoire des espèces adventices au sein de 36 quadrats répartis dans une zone d'environ 4300 m². Cependant, dans 20% des parcelles, un patron de distribution non-aléatoire est détecté qui, d'après les espèces à l'origine du signal, pourrait être lié à des micro-hétérogénéités environnementales au sein de la parcelle (ségrégation portée par espèces ayant une niche écologique différente) et dans une moindre mesure à de la compétition interspécifique entre plantules et pousses d'adventices en début de saison. Ce travail confirme l'importance de l'échelle d'étude mais il suggère que le filtrage abiotique et les interactions biotiques entre adventices peuvent opérer presque à la même échelle au sein d'une même parcelle agricole.

Le mode de travail du sol a un effet plus fort que l'intensité d'application des herbicides

Lorsque l'on restreint les analyses au sein du pool d'espèces associé à une culture annuelle, comme dans le colza (**P1**, **P18**) ou dans le blé (**P12**), on constate une augmentation du poids des pratiques de gestion, comme le mode de travail du sol (non-labour versus labour conventionnel). Dans **P12**, une approche fonctionnelle (méthode RLQ) a permis de relier les principaux gradients environnementaux à des syndromes de traits des adventices du blé d'hiver. Si le gradient trophique (opposant sol sableux acides

pauvres à sols argilo-calcaires plus riches) et le type de rotation restent les facteurs prédominants, le mode de travail du sol (non-labour, travail superficiel, labour conventionnel) et la profondeur de labour constituent les 3ème et 5ème gradients les plus discriminants. Un syndrome de trait, combinant petite taille, graine légère et floraison précoce, semble plus adapté à des labours profonds suivis de nombreux passages d'outils à dents qui jouent le rôle de faux-semis. Les espèces à faible masse de graines pourraient être celles qui produisent beaucoup de graines et qui forment une large banque de graines capables de compenser les pertes associées aux perturbations fréquentes et intenses du sol (Moles and Westoby 2006). A l'inverse dans les parcelles où le sol n'est pas labouré mais fait l'objet d'un unique travail superficiel du sol, on observe des adventices de plus grande taille avec des masses de graines plus élevées. Par ailleurs, dans ce type de parcelles le travail réduit du sol n'est plus suffisant pour filtrer des espèces à rhizome (*Elytrigia repens*) ou à drageons (*Cirsium arvense*). Enfin, dans les parcelles en non-labour on observe clairement une colonisation d'espèces hémicryptophytes dispersées par le vent depuis les bordures (*Heinthotheca echioides*, *Rumex* spp., *Picris hieracioides*, *Taraxacum officinale*) (Zanin et al. 1997)

Avec des approches synchroniques, le poids du désherbage chimique reste toujours faible (~1 à 2% des variations de composition expliquée). Une analyse RLQ (**P12**) montre par exemple que l'intensité du désherbage chimique dans le blé n'est que faiblement corrélé avec un seul trait, la date de levée des adventices ($r=0.04$, $P<0.05$). Cela suggèrerait que la période de désherbage sélectionne les espèces à levée tardive qui peuvent se développer après la période de rémanence des produits herbicides utilisés. A première vue, ce faible pouvoir explicatif des herbicides dans l'assemblage des communautés adventices peut paraître paradoxal. Cependant, si l'on considère que la plupart des parcelles sont aujourd'hui désherbées chimiquement de manière intensive, il n'est pas étonnant que la flore réponde peu à ce gradient tandis qu'elle répond plus fortement à des gradients plus diversifiés que constituent les types de culture, le climat, le sol et les perturbations ou non du sol. Un seul relevé en utilisant une approche synchronique (*flèche a* de la **Figure 29**) ne permet donc pas de détecter l'effet du désherbage. Un moyen plus direct de mesurer l'effet des traitements herbicides serait alors de comparer les communautés avant et après traitement herbicides (*flèche e* de la **Figure 29**) ou entre zones traitées et témoins non-traitées (*flèches b* et *c* de la **Figure 29**).

Suivant cette approche, nous avons testé dans **P18** quels traits expliquaient le mieux la capacité des adventices à maintenir leur densité après les traitements herbicides dans les cultures de colza. Pour cela nous avons comparé la densité des espèces entre zones témoins et zones traitées des mêmes parcelles (*flèches b* et *c* de la **Figure 29**). A l'échelle des familles botaniques, les espèces adventices de la famille du colza (Brassicaceae) sont celles dont l'abondance diminue le moins quand les graminées sont les mieux contrôlés. Cela est cohérent avec l'idée qu'un filtrage environnemental fort entraîne une convergence phylogénétique des communautés (Cavender-Bares et al. 2009). Au-delà de cette famille, le seul trait qui discrimine les espèces entre la zone témoin et la zone traitée est leur tolérance moyenne aux herbicides homologués pour le désherbage du colza, compilée d'après des essais de désherbage (Mamarot and Rodriguez 2003). Cette tolérance est déterminée par des mécanismes physiologiques (capacité de détoxification, absence des cibles visées par les herbicides). Ce résultat correspond, au niveau de la communauté, à un phénomène connu sous le nom de «mimétisme avec la culture» ou «mimétisme vavilovien» (McElroy 2014), dans lequel les individus d'une population sont sélectionnés sur la base de leur ressemblance morphologique ou biochimique avec la culture, leur permettant d'échapper à certaines pressions de sélection (tri des graines, désherbage). Cela confirme l'hypothèse de convergence des valeurs de traits autour de celles de la culture (voir **Figure 9**). De plus, **P18** montre que plus la pression herbicides est forte et plus le colza revient fréquemment dans la rotation, plus la proportion d'espèces spécialistes du colza augmente au sein des communautés. Ces résultats amènent à penser que si l'application (voire l'intensité d'application) des herbicides influe peu sur la composition des communautés résiduelles après traitements, dans des parcelles soumises depuis longtemps à cette pratique, ils constituent un filtre non-

aléatoire fort sur l'abondance des espèces et de sa dynamique au cours d'une année culturale. D'un point de vue méthodologique, cela montre également que discuter de l'effet des herbicides est hasardeux avec un unique relevé de flore (cf. Gaba et al. (2016)), un seul relevé ne permettant pas d'identifier les variations d'abondance des espèces avant et après traitement.

4.2.2. Diversité des communautés adventices

La composition et la diversité des communautés adventices ne sont pas affectées de la même manière par les variables environnementales et agronomiques. Pour les grandes cultures annuelles, **P2** indique que les pratiques agricoles et le climat restent les principaux déterminants de la richesse (**Figure 31a**). Cependant, on constate que la diversité du paysage environnant les parcelles devient un facteur important (10% des variations expliquées) discriminant des parcelles riches dans les zones de bocages (15±1 espèces) versus plus pauvres dans les zones d'openfield (11±0 espèces). Cela rejoint les résultats d'autres études ayant montré que la richesse spécifique dans les parcelles était corrélée à la diversité du paysage (Gabriel et al. 2005, Gaba et al. 2010). Dans le cadre d'un fonctionnement des communautés végétales des agrosystèmes en méta-communautés, ce résultat pourrait s'expliquer par la plus grande probabilité de colonisation des parcelles de paysages diversifiés depuis des milieux sources voisins plus riches en espèces (Henckel et al. 2015).

Le nombre d'espèces par parcelle est également influencé par les profondeurs de labour avec une plus grande diversité dans les champs labourés profondément par rapport aux champs où un labour superficiel a été appliqué ou aux champs conduits en non-labour. Selon la littérature, l'impact du système de travail du sol sur la richesse spécifique reste controversé. Dans certains cas, le labour réduit augmente la diversité (Mas and Verdú 2003, Sosnoskie et al. 2006), dans d'autres cas l'effet du mode de labour sur la diversité dépend d'autres pratiques de gestion telles que l'intensité du désherbage ou la rotation (Stevenson et al. 1997, Légère et al. 2005). Dans notre jeu de donnée, le non-travail du sol est associé à une gestion chimique plus intensive dans l'interculture qui pourrait expliquer cette diversité plus faible.

La date de semis et le précédent cultural sont les deux autres variables sous contrôle humain qui affectent la diversité des espèces. Il y a des différences significatives entre les cultures semées en été représentées par le maïs et le tournesol contenant 14±1 et 13±1 espèces par champ, respectivement, comparé à 10±0 dans le blé d'hiver. Les conditions abiotiques au printemps (températures élevées conjuguées à des précipitations) sont plus favorables pour la levée d'un grand nombre d'individus et donc d'espèces adventices, ce qui peut expliquer la plus grande richesse observée dans les cultures semées au printemps. Les années suivant les cultures fourragères hébergent près de deux fois plus d'espèces (22,7) que la richesse moyenne (12,7), tandis qu'à l'extrême opposé, les années suivant la betterave à sucre sont très pauvres (6,9 espèces). La richesse en espèces est également associée à certains gradients environnementaux avec un nombre croissant d'espèces par champ à plus haute altitude (Lososová et al. 2004) et sous des précipitations annuelles plus élevées, ainsi que sur des sols acides et des textures sableuses (Manhoudt et al. 2007). Ces conditions peuvent correspondre à des parcelles conduites en polyculture-élevage dans l'ouest de la France avec des pratiques de gestion moins intensives. Les sols acides, plus pauvres, sont souvent moins productifs (avec des objectifs de rendement plus faibles). Enfin, la rémanence des produits herbicides est moins longue sur ces sols filtrants.

Dans les vignes, les résultats de **P37** sont encore plus contrastés entre facteurs affectant la composition et la diversité des communautés. Tandis que la composition des communautés est très largement déterminée par des facteurs spatiaux et édaphiques (30%) et très peu par les pratiques de gestion (5%, **Figure 31 b**), la richesse spécifique des communautés est quant à elle plus nettement déterminée par les pratiques de gestion (14%). La richesse spécifique est corrélée négativement avec le nombre de traitement herbicides et avec le nombre de façons culturales, tandis que le nombre de tonte n'a pas d'effet.

Synthèse (4.2.). Nos résultats suggèrent que le climat puis le sol déterminent le pool local d'espèces présent dans une parcelle (~ banque de graines) et ses environs (méta-communautés). Le type de culture, suivant sa date de mise en place, filtre ensuite de façon plus forte la composition et la diversité des communautés observées une année donnée. Les variations d'abondance des espèces au cours d'une année de culture et la richesse de la communauté adventice sont également déterminées par l'intensité de gestion (travail du sol, herbicides) et la capacité de recolonisation depuis le paysage environnant (dispersion spatiale), ou depuis la banque de graines (dispersion temporelle).

4.3. Dynamique temporelle de l'assemblage des communautés adventices au cours des séquences culturales

Dans la section **4.2.**, nous avons considéré les facteurs qui affectent la composition et la diversité des communautés adventices à un *instant t* (ou entre deux temps t très rapprochés au cours d'une campagne culturale) en faisant abstraction des processus temporels. Or une des particularités des champs cultivés réside dans l'importance de la banque de diaspores du sol, puisque l'on estime que la flore émergée une année n ne représente que 5% à 20% des individus présents sous forme de graines dans le stock de semences du sol (Barralis and Chadoeuf 1980, Dessaint et al. 1990). La banque de diaspores du sol représentant les espèces qui ont réussi à se reproduire durant les campagnes culturales précédentes, on peut faire l'hypothèse que les conditions abiotiques et les pratiques culturales passées pourraient jouer un rôle important dans l'assemblage des communautés d'une année n via la *dispersion temporelle* des espèces. Sous cette hypothèse, on considère que les communautés adventices fonctionnement en méta-communautés (avec ici un focus sur les aspects temporels plus que spatiaux), et on cherche à savoir quel est le poids respectif des processus contemporains (équivalent de l'échelle locale pour le spatial) et des processus passés (équivalent de l'échelle régionale pour le spatial) pour expliquer la composition (**P32**) et la diversité (**S38**) des communautés adventices. Cette hypothèse correspond au travail de thèse de Lucie Mahaut réalisé entre fin 2014 et début 2018.

4.3.1. Poids respectif des processus passés et contemporains sur l'assemblage des communautés

Pour tester le poids respectif des processus contemporains et passés, nous avons comparé dans **P32** la composition des communautés adventices entre différentes années (β-diversité temporelle) au sein d'une même parcelle cultivée (*flèches f et g* de la **Figure 29**). Nous avons considéré une campagne culturale (de la date de semis à la date de récolte d'une culture) comme un patch d'habitat éphémère pour la colonisation des adventices. En effet, le travail du sol avant le semis, et la barre de coupe lors de la récolte, sont des perturbations importantes qui délimitent la période pendant laquelle les adventices peuvent se développer sans interruption et produire des graines. Ce patch d'habitat peut être caractérisé par sa *période de disponibilité* (période entre la date de semis et la récolte) et par sa *qualité* qui correspond aux conditions abiotiques et biotiques plus ou moins modifiées par les pratiques agricoles (mode de travail du sol, spectre herbicides, hauteur de la culture, conditions météorologiques). A ces deux facteurs contemporains, s'ajoutent les facteurs passés caractérisés par la variabilité de la *disponibilité* et de la *qualité* du patch au cours du temps (i.e. la variabilité des conditions environnementales de la parcelle au cours du temps en fonction des pratiques et des conditions météorologiques).

Deux mesures de β-diversité temporelle ont été utilisées : une mesure tenant compte de la présence-absence des espèces (indice de Jaccard) et une mesure intégrant l'abondance des espèces (indice de Bray-Curtis). Les deux indices de β-diversité sont calculés en présence (zone désherbée) et en absence (zone témoin) d'application d'herbicides, et au début et au milieu des années culturales (relevés N1 et N2)

afin de tester si la contribution relative des processus contemporains et passés changent i) en fonction de l'application d'herbicide et ii) au fil d'une année de culture au cours de laquelle la compétition avec la culture augmente au fil du temps. On fait l'hypothèse que la dispersion temporelle joue surtout en début de saison lors de la colonisation du patch via l'émergence d'espèces de la banque du sol, qui serait possible même en conditions suboptimales (*mass effect*). Puis au cours de la campagne culturale, on suppose que la croissance de la culture et les pratiques culturales appliquées augmentent l'importance du filtrage environnemental.

Encadré 3. Représentation schématique d'une succession culturale de colza-blé-maïs-maïs et calcul des variables explicatives de la β-diversité temporelle des communautés adventices

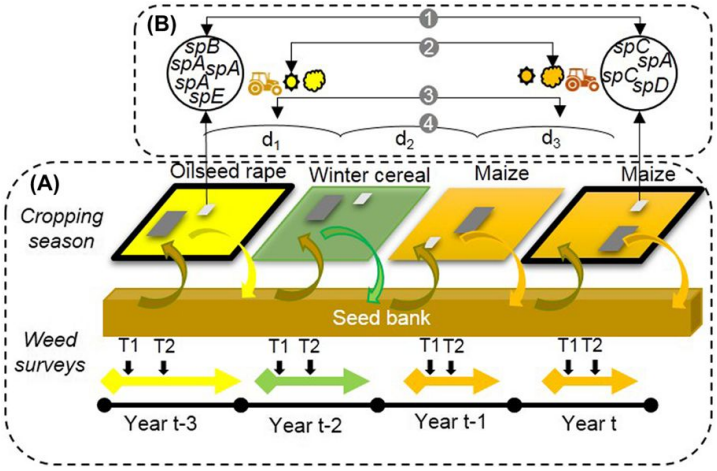
La β-diversité temporelle des communautés entre deux campagnes culturales (❶) a été modélisée en fonction de :

i) la *distance temporelle* entre les deux campagnes comparées (i.e., le nombre d'années séparant les deux communautés comparées. Dans l'exemple ci-dessous, cela représente 3 ans) : on suppose que la β-diversité augmente avec la distance temporelle ;

ii) la différence de *période de disponibilité* du patch (i.e. la distance entre les dates de semis des deux campagnes culturales comparées) : on suppose que la β-diversité augmente avec la distance entre les dates de semis des années comparées (dans l'exemple donnée, la distance entre la date de semis du colza (août) et du maïs (avril) est plus importante que la distance entre la date de semis du colza et du blé (septembre-octobre).

iii) la différence de *qualité du patch* (i.e. la distance entre les conditions météorologiques (❷ température, précipitation) et les pratiques (❸ travail du sol, spectre herbicides) appliquées lors des deux campagnes culturales comparées : on suppose que la β-diversité augmente avec la distance entre les conditions environnementales (qualité de l'habitat) des années comparées ;

iv) les *variations temporelles* moyennes de la disponibilité et de la qualité du patch entre les deux campagnes culturales comparées. Cet ensemble de variables mesure la diversité de la succession de cultures (et des conditions météorologiques). On fait l'hypothèse que la β-diversité augmente si les conditions sont hétérogènes entre les années comparées.



Les résultats montrent que la composition des communautés adventices qui se succèdent au sein d'une même parcelle cultivée change fortement d'une année de culture à l'autre avec une dissimilarité en moyenne de 0,78 et 0,84 respectivement pour l'indice de Jaccard de Bray-Curtis, soit environ 20% d'espèces communes entre deux années de culture sur la même parcelle. Les résultats indiquent que les facteurs contemporains (~60%) ont un effet quatre fois plus élevé que les facteurs temporels passés (~20%, **Figure 32**). Parmi les facteurs contemporains, c'est la différence de dates de semis qui explique le mieux la dissimilarité floristique entre les deux campagnes culturales comparées (~40-70% des variations expliquées) : plus les dates de semis diffèrent, plus la composition des communautés diffère. Les changements dans le mode de travail du sol (~10%), les spectres herbicides (~2%), et l'interaction entre la hauteur de l'espèce cultivée et les conditions météorologiques (~8%) ont un rôle plus faible. Cela est

cohérent avec les résultats obtenus dans **P2** (cf. **4.2.1.**) où la date de semis (et le type de culture selon sa date de semis) expliquaient également fortement la composition des communautés sur une année donnée. Cela suggère que plus que la qualité des patches, c'est leur période de disponibilité qui explique pour une grande part l'assemblage des adventices. Cet assemblage serait donc principalement dicté par le calendrier des régimes de perturbations (lui-même dicté par la date de semis) à l'origine de l'apparition et de la disparition des patches éphémères, et donc par les dynamiques de colonisation et d'extinction des patches. L'importance du « calendrier des perturbations » peut être mis en lien avec l'existence de quelques périodes préférentielles de levée chez les adventices annuelles, principalement en automne, en sortie d'hier et au printemps (Jauzein 1986, Crawley 2004).

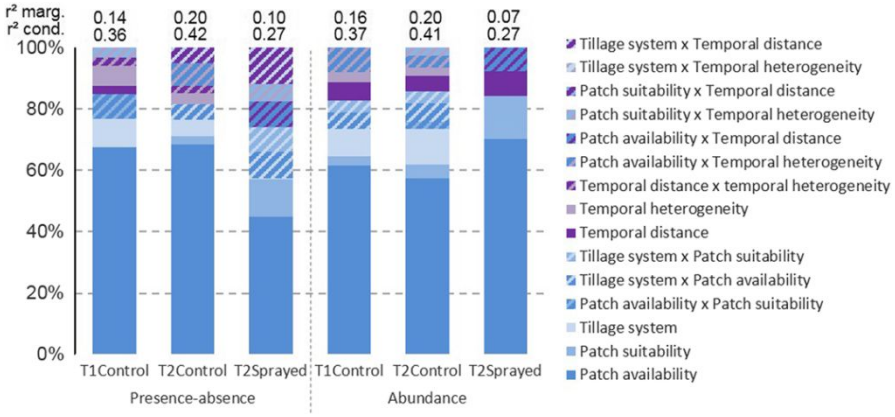


Figure 32. Contribution relative des facteurs contemporains (disponibilité et qualité du patch), de la distance temporelle, et de la variation temporelle de la disponibilité et de la qualité du patch sur la dissimilarité temporelle des communautés adventices à partir des données de présence-absence (indice de Jaccard) et des données d'abondance relative (indice de Bray-Curtis) des adventices observées au début de la campagne agricole (T1) et au milieu de la campagne agricole (T2) dans les parcelles témoins (Control) et désherbées chimiquement (Sprayed). *Les différentes couleurs dans chaque barre représentent les deux grands types de variables, avec le bleu pour les facteurs contemporains et le violet pour les facteurs temporels. La variance totale expliquée par les effets fixes (R^2 marginal) et la variance expliquée par le modèle complet, avec des effets fixes et aléatoires (R^2 conditionnel) sont présentées en haut de la barre (**P32**).*

Comme attendu, la variation temporelle des conditions environnementales et la distance temporelle ont des effets plus prononcés sur les deux indices de β-diversité temporelle au début de l'année de culture tandis que le pouvoir explicatif de la qualité du patch (hauteur de la culture, interaction entre spectre herbicides et précipitation) augmente entre le début et le milieu de l'année de culture (**Figure 32**). Ces résultats suggèrent que le rôle de la dispersion temporelle est important au début de l'année de culture immédiatement après perturbations du sol où les patches nouvellement créés sont disponibles pour la colonisation (Connell 1978). A l'inverse, le filtrage environnemental, notamment la compétition avec l'espèce cultivée, augmente au cours d'une année de culture. Cela est cohérent avec un résultat obtenu dans **P18** où nous cherchions quels traits expliquaient le mieux le maintien des adventices au cours de la croissance de la culture de colza et la fermeture de sa canopée (date importante d'après **P15**, voir **2.1.**). En comparant la densité des adventices un mois après le semis du colza et 5 mois plus tard (*flèche d* de la **Figure 29**), **P18** indique que la fermeture du couvert de la culture sélectionne les espèces selon leur date de levée et leur tolérance à l'ombrage. Les espèces dont la densité diminue le moins sont celles qui germent en même temps que la culture et/ou qui sont les plus tolérantes à l'ombrage tandis que les espèces qui germent plus tardivement et/ou qui sont plus héliophiles voient leur densité fortement chuter voire disparaissent. En réponse au filtrage biotique imposé par la fermeture du couvert de la culture on peut donc identifier deux stratégies : l'évitement (germer tôt et pousser avec (et au-dessus de) la culture) ou la tolérance à l'ombrage (Storkey 2005). Ces deux stratégies sont associées à des syndromes de traits

distincts : la tolérance à l'ombrage des espèces de petite taille est possible grâce à des valeurs de SLA élevé, tandis que les espèces à faible SLA « évitent » l'ombrage via une stature plus élevée (Storkey 2005).

Le nombre d'années séparant les deux relevés comparés est corrélé positivement avec la dissimilarité floristique. La distance temporelle a cependant un faible pouvoir explicatif (3% pour l'indice de Jaccard et 5% pour l'indice de Bray-Curtis). Ceci montre que, pour la période d'étude (jusqu'à neuf années entre deux relevés), l'assemblage des adventices est faiblement limité par la dispersion temporelle, ce qui est cohérent avec la persistance des graines d'adventices dans le sol, souvent jusqu'à 20 ans (Lewis 1973). La dispersion temporelle des espèces pourrait donc promouvoir des dynamiques source-puit entre la banque de graines et les années de cultures. Cela nous amène directement à considérer l'influence de la diversité des successions de cultures sur la diversité des communautés adventices.

4.3.2. Effet de la diversité des successions de culture sur la diversité des communautés adventices

Dans le domaine de la malherbologie, il existe une abondante littérature sur les effets des séquences de culture sur la diversité et l'abondance des adventices (Liebman and Dyck 1993). Ces études, souvent expérimentales, comparent généralement des monocultures (même culture revenant tous les ans) à des rotations culturales plus ou moins diversifiées. Les résultats de ces études indiquent des effets contrastés de la séquence de culture sur les communautés adventices avec des densités plus faibles (Blackshaw et al. 2001, Koocheki et al. 2009) ou similaires (Barberi et al. 1997, Murphy and Lemerle 2006, Santín-Montanyá et al. 2013) dans les parcelles conduites en rotation par rapport à la monoculture. De même, des effets positifs (Murphy and Lemerle 2006, Ulber et al. 2009), faibles (Doucet et al. 1999, Smith and Gross 2007) ou nuls (Santín-Montanyá et al. 2013) sont observés sur la diversité des communautés adventices.

Intuitivement, on comprend que des rotations de cultures diversifiées pourraient être associées à une diversité accrue d'adventices comparativement aux monocultures (Légère et al. 2005). Cet effet serait lié à la diversité de conditions environnementales produites par différentes cultures permettant à des espèces ayant des niches écologiques différentes de coexister dans les mêmes parcelles. A l'inverse, le fait de changer de conditions environnementales de façon abrupte d'une année à l'autre (semis en automne, semis au printemps) crée une hétérogénéité environnementale et peut empêcher des espèces bien adaptées à une situation donnée, de produire des graines tous les ans réduisant ainsi leur abondance dans la banque de graines et donc dans la communauté (Liebman and Dyck 1993). Les rotations diversifiées pourraient donc promouvoir la diversité des communautés adventices tout en contrôlant l'abondance des espèces. La limite des études précitées est qu'elles ne mesurent pas la *diversité* de la rotation. Certaines cultures étant peu différentes d'autres d'un point de vue biologique (même filtrage biotique) et du point de vue des pratiques associées (spectre herbicides, dose et nature des fertilisants), l'effet attendu de certaines rotations peut ne pas être très différent de celui d'une monoculture (e.g., blé-orge ou maïs-sorgho). Ainsi, les résultats des différentes études impliquant différentes cultures dans les rotations ne peuvent être directement comparés sur une même échelle. Dans **S38**, nous proposons donc une nouvelle approche pour caractériser la diversité des successions de culture et mesurer leurs effets sur la diversité et l'abondance des communautés.

Chaque espèce de culture annuelle peut être caractérisée par : 1) une date de semis qui dicte la date des perturbations pendant une campagne culturale, 2) des capacités compétitives qui dictent la quantité de ressources disponibles pour les adventices, et 3) la disponibilité d'un spectre herbicide qui détermine l'identité des adventices ciblées par les traitements (**P15**). Ces trois facteurs sont considérés comme des facteurs importants de l'assemblage des adventices au cours d'une saison de culture (Perronne et al., 2015, **P18**). Par conséquent, la diversité de chaque séquence de culture a été mesurée en fonction de la diversité de la date de semis des cultures, de l'espacement des rangs (un indicateur de la compétitivité

des cultures) et du spectre des herbicides. Nous avons également pris en compte l'intensité de la gestion chimique (IFT herbicides) et mécanique (profondeur de labour) des adventices.

La diversité et l'abondance des adventices ont été mesurées à l'échelle cumulée des six années (diversité gamma, reflétant la richesse de la banque de graines) et à l'échelle de la dernière année disponible toujours positionnée dans un blé d'hiver (diversité alpha). Les données Biovigilance Flore ont été utilisées pour évaluer la diversité de 562 séquences de cultures sur 6 campagnes culturales consécutives.

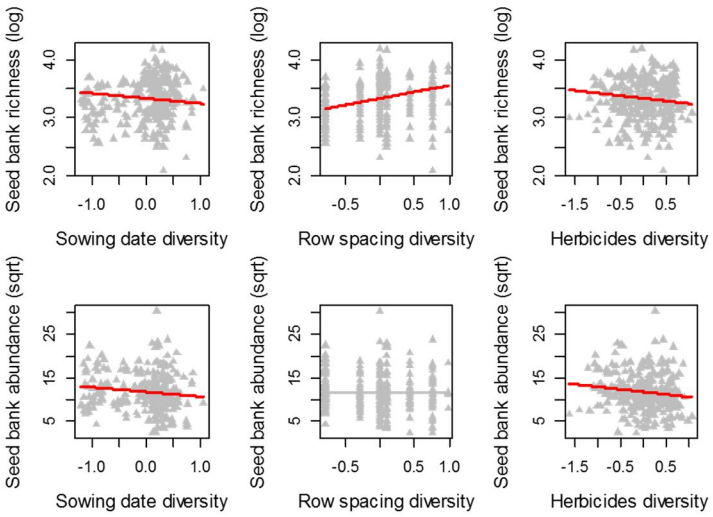


Figure 33. Effets des trois composantes de la diversité des successions de culture (date de semis, écartement des rangs de la culture et spectre herbicides) sur la richesse gamma (6 années de cultures ~ banque de graines) et sur la richesse alpha (dernière année de culture en blé d'hiver). Les droites rouges indiquent un effet significatif (d'après **S38**).

La **Figure 33** montre que la richesse spécifique gamma et l'abondance totale diminuent avec la diversité des dates de semis et du spectre herbicide. La richesse gamma est cependant augmentée avec la diversité d'écartements des rangs. Les modèles indiquent que la richesse et l'abondance totale sont d'abord influencées par le contexte pédoclimatique (38% et 41% de la variance expliquée, respectivement), ensuite par les interactions entre la diversité de la succession de culture et l'intensité de gestion (respectivement 26% et 27%), la diversité de la succession (respectivement 25% et 18% de la variance expliquée) et enfin l'intensité de la gestion (respectivement 12% et 15% de la variance expliquée).

A l'échelle de la communauté adventice du blé d'hiver (dernière année des 6 cultures successives), la diversité de la succession n'a pas d'effet sur l'abondance totale. La richesse spécifique alpha diminue avec la diversité des dates de semis et augmente avec la diversité d'écartements des rangs tandis que la diversité du spectre herbicide n'a plus d'influence. En revanche, pour des espèces problématiques spécialistes du blé d'hiver comme *Alopecurus myosuroides*, on observe une baisse de son abondance avec la diversité des dates de semis.

Ces résultats sont cohérents avec nos hypothèses concernant l'effet attendu de la diversité des rotations à travers la création d'une hétérogénéité temporelle et d'une diversité de conditions environnementales. La diversité des écartements de rangs traduit la qualité de l'habitat et des ressources disponibles pour les adventices (Gunton et al. 2011). Sa diversité promeut une plus grande diversité des communautés adventices par la possibilité que des espèces différentes coexistent dans la parcelle lors d'année culturale différente. La diversité des dates de semis traduit plus la variabilité du calendrier des perturbations. Sa diversité permet le contrôle des abondances dans la banque de graines et des espèces problématiques.

Synthèse (4.3.) Les analyses temporelles conduites sur plusieurs années à l'échelle des successions culturales ont permis pour la première fois d'analyser le poids des conditions passées sur la composition et la diversité des communautés adventices contemporaines via la banque de graine. Ces analyses montrent

que les facteurs contemporains ont un poids quatre fois plus important que les facteurs temporels, et confirment l'importance de la date de semis comme facteur primordial dans l'assemblage des adventices. Elles montrent également que la dispersion temporelle est peu contrainte sur 9 années et suggèrent un fonctionnement en méta-communautés temporelles selon un modèle intermédiaire entre la dynamique des patches et le tri des espèces où les adventices colonisent les patches de cultures selon leur disponibilité avant d'être filtré dans une moindre mesure selon leur qualité. Une formalisation écologique des hypothèses associées à l'effet « diversité des rotations » (diversité des niches écologiques, hétérogénéité temporelle) a permis de caractériser la complexité des successions culturales selon trois composantes : diversité de la date de semis, variation de la compétition avec la culture et diversité du spectre herbicide. Ce travail montre que la diversité du type de culture augmente la diversité des communautés adventices tandis que la diversité des dates de semis et du spectre herbicide permet de diminuer l'abondance des espèces à l'échelle de la rotation. Le fait que la diversité de la succession manifeste un poids plus important que l'intensité de la gestion ouvre sur des possibilités de réduction d'utilisation des herbicides en optimisant l'agencement des cultures dans les successions.

4.4. Changements à long-terme sur trois décennies

Dans tous les milieux, la composition de la végétation fluctue au cours des saisons, entre les différentes années successives ou de façon plus perceptible sur le long terme. Cependant, plus que dans tous les autres milieux, la composition et la diversité des communautés de plantes des milieux cultivés ont été profondément bouleversées en seulement quelques décennies. Beaucoup d'espèces messicoles inféodées au milieu cultivé depuis des siècles, dont certaines autrefois très communes, figurent sur les listes rouges d'espèces disparues ou en forte régression (cf. **Chapitre 5**). A l'inverse, les milieux agricoles sont également fréquemment colonisés par des espèces exotiques « récemment » introduites sur le territoire : *Ambrosia artemisiifolia* (Chauvel et al. 2006), *Salvia reflexa* (**V6**), *Ibicella lutea* (**V29**), etc. Ainsi, les terres arables sont le milieu qui comprend la plus forte proportion d'espèces exotiques naturalisées (Chytrý et al. 2008b).

Derrière ces observations maintes fois citées en exemple lorsque l'on évoque la forte dynamique de la végétation dans les milieux perturbés, il manque souvent un suivi détaillé, des données quantitatives précises, et des approches d'écologie permettant de mieux analyser et comprendre les mécanismes de sélection de cette flore à long terme. Une compréhension fine des processus est pourtant nécessaire si on cherche à prévoir et à mieux anticiper les futurs changements de flore qui pourraient suivre la réduction de l'application des herbicides, l'introduction de couverts végétaux ou l'introduction de nouvelles espèces cultivées dans l'assolement. C'est l'objet des réseaux de biovigilance développés en France dans le cadre de la Surveillance Biologique du Territoire (SBT).

Dans une série d'articles parus depuis 2009, nous avons caractérisé les changements de fréquence et de densité des principales adventices dans les quatre principales cultures en France, à savoir le tournesol (**P5**), le blé (**P12**), le colza (**P18**) et le maïs (**Pr45**). Cette section synthétise les principaux résultats mis en évidence dans ces quatre articles.

4.4.1. Intensité des changements : *turnover* dans la composition des espèces les plus fréquentes

Entre les périodes 1973-1976 et 2002-2010, les changements de végétation ont été très importants puisqu'ils touchent même des espèces communes dont les fréquences d'occurrence à l'échelle de la France ont parfois varié de plus de 25%. Autrement dit, certaines espèces sont « apparues » ou « ont disparu » de

manière concomitante de plusieurs centaines voire de plusieurs milliers de champs cultivés. Le **Tableau 8** caractérise différents aspects de ces changements. On peut distinguer :

i) des cultures ayant une flore « stable » (blé, betterave) avec un turnover faible (0.333) au sein des 25 espèces les plus fréquentes. Les changements importants concernent peu les espèces très communes : les espèces absentes ou rares (fréquence d'occurrence < ~1%) dans les années 1970s progressent jusque des rangs de fréquence toujours supérieurs à 12 ;

ii) des cultures ayant une flore plus « instable » (tournesol, colza, maïs) où le turnover est plus élevé (0.485-0.611.). Les changements importants concernent des espèces devenues très communes : des espèces absentes ou rares (<1%) dans les années 1970s progressent jusqu'à des rangs de fréquence compris entre 5 et 9.

A une autre échelle, on peut noter que certaines cultures sont riches en espèces archéophytes (blé, colza) tandis que d'autres sont plus riches en espèces néophytes (maïs tournesol) (**Tableau 8**).

Peut-on expliquer ces différences de turnover récent (1970-2000) et cette proportion variables d'espèces archéophytes et néophytes entre cultures ? Une première hypothèse est de considérer que les cultures dont la flore a été le plus modifiée sont celles qui ont subi le plus de changements en termes de pratiques culturales durant les 30 dernières années (nouvelles variétés, semis différents en termes de dates, de densité ou d'écartement des rangs, turnover des herbicides homologués, etc.). Une hypothèse alternative est de considérer que la stabilité des rangs de fréquence d'occurrence des espèces est corrélée à l'ancienneté de la mise en culture sur de grandes surfaces. Plus une culture est pratiquée depuis longtemps, plus elle a pu entraîner le cortège des espèces adventices les mieux adaptées, réduisant d'autant la probabilité d'installation de nouvelles espèces adventices plus performantes. Entre 1970s et 2000s, la betterave et le blé d'hiver qui sont cultivés en France depuis plusieurs siècles, ne présentent un taux de remplacement que de 0.333 dans la liste des 25 espèces majeures. A l'inverse, colza, maïs et tournesol qui ont vu leur surface fortement progresser seulement durant la seconde moitié du XXème siècle enregistrent les *turnovers* les plus importants (**C03, Tableau 8**).

Tableau 8. Différents aspects des changements entre 1973-1976 et 2002-2010 au sein des 25 espèces adventices les plus fréquentes dans 5 grandes cultures, et leur vulnérabilité aux introductions.

Intensité des changements au sein des espèces communes	**Blé d'hiver**	**Betterave**	**Tournesol**	**Colza**	**Maïs**
Coefficient de corrélation de Spearmann sur le rang des espèces	0.763 (n=29)	0.529 (n=22)	0.371 (n=24)	0.640 (n=24)	0.786 (n=29)
Indice de dissimilarité de Jaccard	0.333	0.333	0.485	0.485	0.611
Nombre de "nouvelles" espèces dans les 25 espèces plus fréquentes	5	5	8	8	11
Rang moyen des "nouvelles" espèces	22.8 +/- 1.9	20.2 +/- 5.3	15.2 +/- 6.2	18.25 +/- 6.71	17.6 +/-5.3
Rang maximum d'une "nouvelle" espèce	20	12	9	5	7
Proportion d'espèces non-indigènes (abondance relative moyenne dans la communauté)					
% Archéophytes	**20%**	15%	12%	**17%**	7%
% Neophytes	5%	3%	**7%**	4%	**8%**

Concernant la proportion d'archéophytes et de néophytes, on peut émettre l'hypothèse d'un lien entre date d'introduction d'une culture et date de colonisation. Les cultures anciennes ont été colonisées à des époques différentes des cultures plus récentes. Ainsi, on trouve plus d'archéophytes dans les cultures archéophytes (blé, colza) et plus de néophytes dans les cultures néophytes (maïs, tournesol, **Tableau 8**)

comme également observé en Europe central (Pyšek et al. 2005). Cela peut s'expliquer par l'origine biogéographique commune des adventices et des cultures archéophytes d'une part, et des néophytes d'autre part, et par leur introduction simultanée. Les archéophytes présentes dans le blé (messicoles) ont été introduites comme contaminants des semences avec l'extension de cette culture en Europe de l'Ouest depuis le Néolithique. De même de nombreuses néophytes d'origine américaine ont été introduites avec les semences de maïs ou plus récemment de soja. Mais cela ne suffit pas à expliquer le maintien des différences entre cultures malgré leur utilisation en rotation sur les mêmes parcelles. Cela suggère donc aussi des adaptations communes entre adventices archéophytes et cultures archéophytes, comme dans le cas du blé et des messicoles. Ces espèces, originaires du Proche et Moyen-Orient, et plus généralement du bassin méditerranéen, partagent un cycle annuel débutant en automne (retour des pluies) et finissant à la fin du printemps, évitant ainsi la période défavorable de la sécheresse estivale. Ces adaptations aux milieux xéro-thermophiles peuvent également expliquer la plus grande richesse résiduelle de messicoles dans le sud de la France (**V20**). A l'inverse, les cultures estivales, en particulier celles irriguées (maïs, soja), ont favorisé les espèces à type photosynthétique en C4, souvent néophytes originaires de zones sub-tropicales telles que les Panicoïdées ou certaines Amaranthacées. Leur avantage compétitif est exacerbé en conditions chaudes et humides.

4.4.2. Trajectoire des flores

La comparaison des 25 espèces les plus fréquentes – nous parlerons de *flore majeure* par la suite - de chaque culture dans les années 1970 et dans les années 2000 permet de comprendre les similitudes et les différences ainsi que l'influence d'une culture sur une autre à travers les rotations (**Figure 34**).

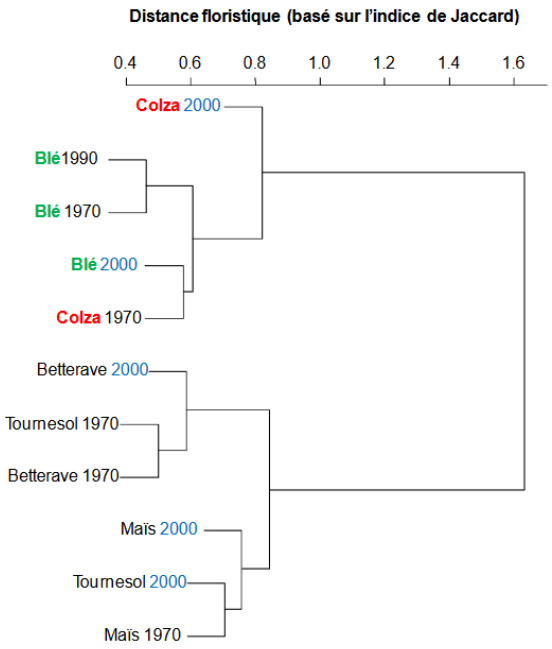


Figure 34. Différences de composition des 25 espèces les plus fréquentes de la flore des cinq principales grandes cultures en France entre 1970 et 2000 sur la base d'une classification ascendante hiérarchique selon la méthode de Ward.

Quelle que soit la période (1970 ou 2000), la première séparation discrimine les cultures de printemps (betterave, tournesol, maïs) et les cultures d'hiver (blé, colza) soulignant encore l'importance de la date de semis, dont on voit ici qu'elle est plus importante que les changements temporels (Hallgren et al. 1999). Cet arbre nous indique aussi que les espèces adventices majeures du blé des années 2000 sont plus proches de la flore du colza des années 1970s que de la flore du blé des années 1970s et 1990s. Parallèlement, on constate que la flore majeure du colza des années 2000 s'est nettement individualisée. Ces deux résultats peuvent refléter la sélection d'espèces spécifiques ou favorisées par le colza (e.g.,

Geranium dissectum, *Viola arvensis*) qui ont ensuite pu, à partir de la banque de graines, coloniser les blés suivant le colza dans la succession culturale (**A15**). Inversement, dans les années 1970s, le colza est une culture avec un historique récent sur la plupart des parcelles. Sa flore était alors fortement influencée par le pool local d'espèces disponibles dans la banque de graine qui correspondait à une flore sélectionnée dans le blé d'hiver.

4.4.3. L'apport des traits à la compréhension des changements de flore

Pour les cultures de tournesol (**P5**), de blé (**P12**), de colza (**P18**) et de maïs (**Pr45**), nous avons suivi une approche diachronique en comparant la fréquence d'occurrence des principales adventices entre les années 1973-1976 et les années 2002-2010 (**Figure 29**, *flèche h*). Le **Tableau 9** synthétise les traits qui discriminent les espèces ou les groupes fonctionnels d'espèces en progression et en régression dans ces quatre cultures.

Tableau 9. Traits fonctionnels et traits de performance écologique associés à un changement de fréquence et/ou d'abondance dans les quatre principales grandes cultures de France entre 1973 et 2010. *Synthétisé d'après* **P5**, **P12**, **P18**, **Pr45**. *Différences significatives à * P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001. Tendances non significatives « . » : P<0.10.*

Type de traits	Traits	Blé d'hiver	Colza	Maïs	Tournesol
Formes de vie	Types biologiques	NS	NS	NS	NS
	Graminées/ Eu-Dicotylédones	NS	NS	Non testé	Non testé
	Port de la plante	Non testé	Non testé	Non testé	**** (érigée)**
Traits LHS	**SLA**	NS	NS	**** (élevé)**	Non testé
	Taille	**** (~30cm)**	NS	NS	**** (30-100 et >100cm)**
	Masse de graines	**. (0.38 mg)**	NS	**** (faible)**	Non testé
Reproduction	**Mode de dissémination**	NS	Non testé	**** vent**	NS
	Densité banque de semences	Non testé	Non testé	Non testé	NS
	Nombre de graines produites	Non testé	Non testé	NS	Non testé
	Longévité des semences	Non testé	Non testé	NS	**** (>39 ans)**
Phénologie	**Période de levée**	**** (précoce)**	NS	**** (été)**	**** (été)**
	Durée de la levée	**** (longue)**	NS	NS	Non testé
	Période de floraison	**** (précoce)**	NS	NS	**** (été-automne)**
	Durée de floraison	**** (longue)**	NS	Non testé	**** (<3mois)**
Adaptation aux pratiques	Dispersion par les pratiques	Non testé	Non testé	Non testé	NS
	Tolérance aux herbicides	Non testé	NS	NS	**** (tolérante)**
Valeurs indicatrices d'Ellenberg	**Ellenberg-L**	Non testé	NS	**** (héliophile)**	**** (héliophile)**
	Ellenberg-T	Non testé	Non testé	**** (thermophile)**	NS
	Ellenberg-F	Non testé	Non testé	Non testé	NS
	Ellenberg-R	Non testé	Non testé	Non testé	NS
	Ellenberg-N	Non testé	NS	**** (nitrophile)**	**** (nitrophile)**

Deux types d'adventices sélectionnés

Les traits sélectionnés entre les années 1970 et 2000 peuvent se lire à la lumière de Holzner (1982) qui proposait de distinguer deux modèles dans les tendances évolutives des adventices : des espèces spécialistes des milieux cultivés et souvent d'une espèce cultivée en particulier, et des espèces pionnières généralistes (rudérales). Parmi les espèces spécialistes on trouve les espèces messicoles (cf. **Figure 8**) qui sont associées aux céréales d'hiver. Ces espèces ont évolué au cours du développement de l'agriculture avec les pressions de sélection associées (tri des semences, cycle de la culture). Les avantages de cette spécialisation sont évidents lorsque le milieu est stable et que les surfaces consacrées à la culture à laquelle l'adventice est spécialiste se développent (cas du blé du Néolithique jusqu'au XXème siècle). Plus récemment, le développement rapide de deux cultures (colza, tournesol) dans l'assolement et leur retour plus fréquent dans la succession culturale, ont conduit à des changements de flore spectaculaires. Ainsi, partant d'une flore proche de celle du blé dans les années 1970 (**Figure 34**), le colza a vu se développer un cortège d'espèces très particulières liées à des dates de semis très précoces (août) et un spectre herbicide laissant passer, outre les adventices de la famille des Brassicacées, de nombreuses autres dicotylédones, notamment Géraniacées, Apiacées et Astéracées (**P18**). L'utilisation d'approches fonctionnelles pour analyser ces changements révèle que pour la flore du tournesol entre 1973 et 2006 (**P5**), les espèces en progression sont concentrées dans un seul groupe fonctionnel d'espèces compétitives (grande taille, port érigé, espèces nitrophiles), ayant un cycle de vie mimétique de celui du tournesol (germination en fin de printemps, fructification en fin d'été) et adaptées aux conditions écologiques de cette culture (héliophilie compatible avec un espacement important des inter-rangs, tolérance aux herbicides du tournesol, longévité des graines élevée, **Tableau 9**).

Les concepts d'espèces spécialistes d'une culture et de mimétismes de la culture (McElroy, 2014) restent donc pertinents dans les agrosystèmes actuels. Historiquement la pression par le tri des semences et le désherbage manuel a favorisé les espèces dont l'aspect végétatif ou les graines étaient morphologiquement similaire à la culture. Aujourd'hui, l'intensité des perturbations favorise un mimétisme de la phénologie : avoir le même cycle que celui de la culture permet d'éviter les perturbations. S'ajoute aujourd'hui un mimétisme biochimique lié au désherbage chimique plus difficile à mesurer par les traits classiquement utilisés (**P30**) mais que l'on a déjà mis en évidence à l'échelle des familles botaniques : Brassicaceae moins touchées par les herbicides dans le colza (**P18)**, Poaceae plus abondantes qu'attendues par leur fréquence dans le maïs (**Pr45**). **P18** montre également que plus la pression herbicides est élevée et plus le colza revient dans la rotation, plus la proportion d'adventices spécialistes du colza est important dans les communautés.

Cette sélection d'espèces mimétiques ou au moins partiellement convergentes avec la culture n'est pas une généralité. Dans le blé, on observe au contraire la disparition des spécialistes (messicoles) remplacées par des espèces présentant un syndrome de traits d'espèces généralistes (**P12**) : petite taille, production de nombreuses graines légères, germination et floraison précoce et possible sur une longue période de l'année (**Tableau 9**). Ces espèces que l'on peut qualifier de généralistes sont avantagées d'une part par la modification des successions culturales avec l'introduction de cultures printanières et estivales dans la rotation. Du fait de la plasticité de leur période de germination, elles peuvent produire des graines dans toutes les cultures de la rotation quel que soit leur date de semis, quand les spécialistes du blé ne pourront enrichir le stock de semences qu'une année sur deux ou moins. Dans **P9**, nous confirmons cette hypothèse en montrant que la proportion d'espèces généralistes augmente dans les rotations comparées aux monocultures. Le caractère généraliste permet aussi de mieux faire face à l'intensification des pratiques agricoles et notamment la pression accrue des herbicides. La possibilité de germer toute l'année permet toujours à une partie des cohortes d'échapper aux traitements herbicides. Ainsi, dans **P9** nous montrons que la proportion d'espèces généralistes dans les communautés adventices a progressé entre 1968 et 2006.

Une idée que l'on retrouve dans une méta-analyse récente sur les changements de flore dans les cultures en Europe (Richner et al. 2015).

Synthèse pour l'ensemble des cultures

Dans le paragraphe précédent, nous avons caractérisé les traits des espèces en progression et en régression au sein de différentes cultures. Cependant le statut d'une espèce peut différer dans différentes cultures (cf. **A15** pour une comparaison entre la flore du blé et du colza). Pour les 101 espèces pour lesquelles nous avons pu déterminer un statut dans les 4 principales grandes cultures en France (blé, maïs, colza, tournesol), nous avons construit un statut global permettant de discriminer les espèces en progression dans toutes les cultures versus celles en régression dans toutes les cultures avec toutes les situations intermédiaires (indice variant de -4 à +4). Les espèces le plus souvent en progression et en régression s'oppose sur deux axes fonctionnels (**Figure 35**). Les espèces en progression sont des espèces nitrophiles, à acquisition rapide des ressources (forte valeur de SLA), à durée de floraison élevée, et à cycle estival ou possible toute l'année (valeurs positives sur l'axe 3 et 4); elles s'opposent en cela aux espèces en régression, qui sont par ailleurs plus sensibles en moyenne aux herbicides utilisés dans ces quatre cultures et plutôt caractéristiques des sols à pH acide.

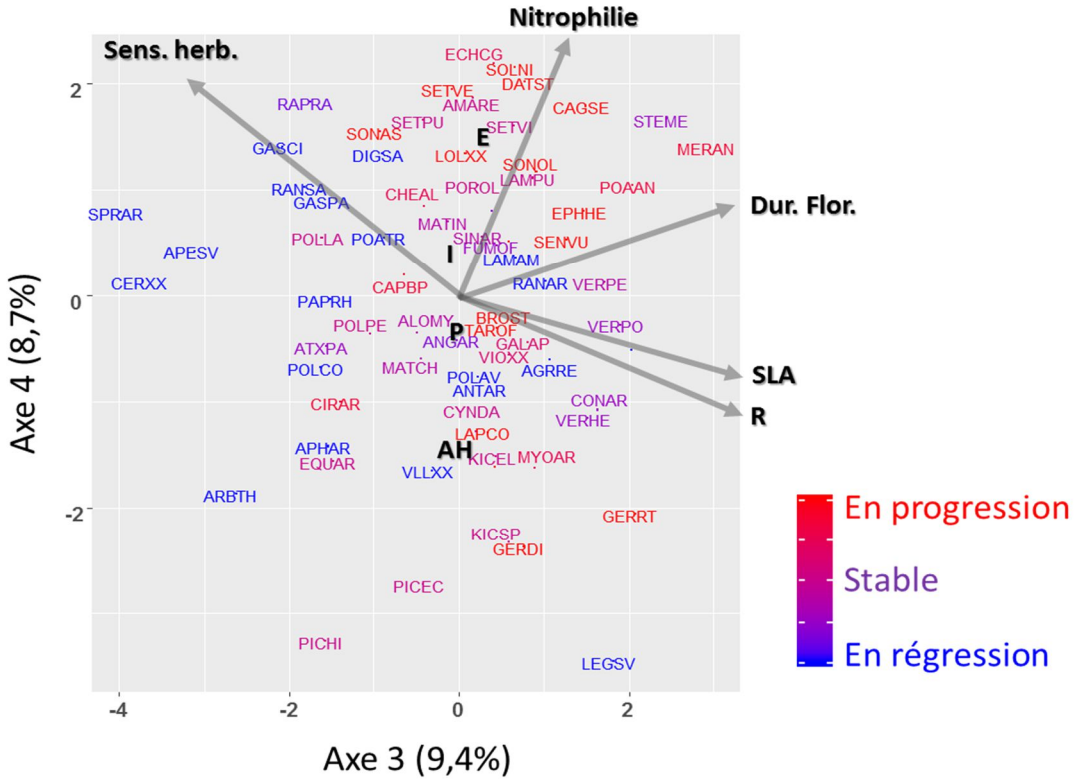


Figure 35 Distribution des espèces adventices selon leur statut dans l'espace multivarié des traits. *Les espèces en progression (en rouge) s'opposent aux espèces en régression (en bleu) sur l'axe 3 et 4 de l'Analyse Hill and Smith (recalculée d'après* **P5**, **P12**, **P18** *et* **Pr45***). Les deux premiers axes (qui expliquent ensemble 27% de la variabilité totale observée) maximisent la séparation des espèces selon leur taille, le poids des semences et leur phénologie (date de germination, date de floraison) mais ne discriminent pas le statut des espèces. Il existe donc différentes combinaisons de ces traits qui ont permis de réussir selon la culture et le contexte (cf.* **Tableau 9***). Sur les axes 3 et 4, les espèces le plus souvent en progression dans les 4 principales cultures (blé, maïs, colza, tournesol) partagent des coordonnées positives associées à des valeurs élevées de nitrophilie, de SLA, de durée de floraison (Dur. Flor.), de valeur indicatrice pour le pH (R), et de tolérance aux herbicides (opposé à Sens. Herb.). E : germination estivale, I : germination possible toute l'année, P : germination printanière, AH : germination automnale-hivernale. Le nom des espèces est abrégé selon leur code EPPO (https://gd.eppo.int).*

Cette analyse met en évidence des traits qui n'étaient pas (SLA, espèces acidiphiles) ou peu (durée floraison) ressortis à l'échelle de chacune des cultures analysées (**Tableau 9**). Elle montre aussi que le succès global d'une espèce ne nécessite pas d'avoir uniquement des traits adaptés au filtre d'une culture mais d'être capable de passer à travers les filtres de l'ensemble des cultures (Booth and Swanton 2002). A partir des liens supposés entre pratiques et traits (**Tableau 3**), on peut identifier les pratiques qui ont le plus influencé les changements de flore depuis les années 1970s (**Tableau 10**).

Tableau 10. Traits discriminants espèces « gagnantes » et espèces « perdantes » entre les années 1970 et les années 2000 et pratiques agricoles susceptibles d'avoir opérées cette sélection.

Traits discriminants	Interprétations	Pratiques agricoles
Ellenberg-N, SLA	Sélection d'espèces nitrophiles capables d'acquérir rapidement les ressources disponibles	Hausse de la fertilisation azotée, cultivars plus compétitifs
Espèces à germination estivale ou indifférente	Augmentation dans le stock semencier d'espèces à cycle printanier-estival ou indifférentes qui peuvent « déborder » dans les autres cultures	Hausse de la sole en cultures estivales (tournesol, maïs)
Ellenberg-R	Régression des espèces liées aux sols sableux acides et pauvres	Chaulages, amendements
Sensibilité aux herbicides, germination tardive ou indifférente	Sélection d'espèces capables de tolérer (physiologiquement) ou d'éviter (phénologiquement) la pression des herbicides	Hausse des traitements herbicides

Synthèse (4.4). L'étude de la variation de la fréquence et de l'abondance des adventices les plus communes à l'échelle de trois décennies met en évidence, via les traits, l'influence de facteurs qui avaient moins de poids à l'échelle synchronique. Outre les modifications liées aux changements dans l'assolement (succès des généralistes et des estivales en réponse à l'augmentation de cultures semées au printemps), nos résultats suggèrent un effet de l'augmentation de la fertilisation azotée, et plus largement des chaulages et des amendements améliorant la fertilité des sols, ou encore un effet de l'intensification du désherbage chimique.

Synthèse (4.) La complémentarité des approches synchroniques et diachroniques développées à différentes échelles spatio-temporelles nous a permis de mieux comprendre l'effet des pratiques agricoles et des facteurs environnementaux sur la flore des champs cultivés. A large échelle spatiale, la flore adventice est structurée par des gradients environnementaux (climat, sol) et, via le régime des dates de semis (et donc de perturbations), par les grands type de rotations. A une échelle spatio-temporelle plus fine, le travail du sol et le désherbage chimique agissent plutôt sur la richesse spécifique des communautés ou sur les variations de l'abondance au cours d'une saison. L'effet cumulé de ces pratiques de gestion se manifeste plus nettement sur la composition des communautés à une échelle temporelle plus grande (30 ans) où l'on perçoit l'effet de la répétition de l'application de certaines matières actives herbicides et l'effet de la fertilisation, en plus des modifications dans les assolements.

- V -

REGLES DE REPONSE DES COMMUNAUTES VEGETALES DES AGROSYSTEMES AUX INTRANTS CHIMIQUES

«Des arbres massacrés. Des maisons surgissent. Des gueules, des gueules partout. L'homme s'étend. L'homme est le cancer de la terre. »
Emil Michel Cioran (1973) De l'inconvénient d'être né.

5. REGLES DE REPONSES DES COMMUNAUTES VEGETALES DES AGROSYSTEMES AUX INTRANTS CHIMIQUES

Projet ANR VigiWeed (2007-2010), Projet GT Stats 500 ENI (2015-2018)
2 stagiaires (1 stage de césure, 1 stage de Master 2), 5 publications (A2, A6, P4, P27, P35)

Depuis les années 1950, les pratiques agricoles ont connu des changements spectaculaires en Europe (Stoate et al. 2001). Si tous les aspects de l'agriculture ont évolués, la hausse des intrants chimiques a été particulièrement considérable avec l'utilisation massive de fertilisants minéraux et de pesticides (Robinson and Sutherland 2002). Cette période est aussi marquée par de profonds changements dans l'assolement des cultures avec la progression de cultures comme le maïs, le tournesol et le colza et la régression des orges de printemps, de l'avoine et des fourrages. Les remembrements entrepris à partir des années 1960 ont visé à augmenter la taille des parcelles pour faciliter les travaux mécaniques. Cette modification des paysages a entraîné l'arrachage de nombreuses haies, la réduction voire la disparition des éléments linéaires semi-naturels entre les parcelles.

Durant cette même période, la faune et la flore associées aux agrosystèmes a connu un fort déclin (Donald et al. 2001, Benton et al. 2002). Parmi le contingent d'espèces figurant sur les listes rouges d'espèces disparues ou en forte régression, les espèces inféodées au milieu cultivé sont très nombreuses : parmi les espèces emblématiques on peut citer la nielle des blés (*Agrostemma githago*), la nigelle des champs (*Nigella arvensis*), etc. En Île-de-France, 25.9% des espèces disparues sont des espèces des milieux agricoles (Auvert et al. 2011). Jusque 77% de la flore des champs cultivés est menacée dans certains pays européens et 584 plantes adventices sont considérées comme en danger en Europe (Storkey et al. 2011). Au-delà du déclin de ces espèces particulières, quel est l'impact de ces changements sur la diversité des communautés adventices ?

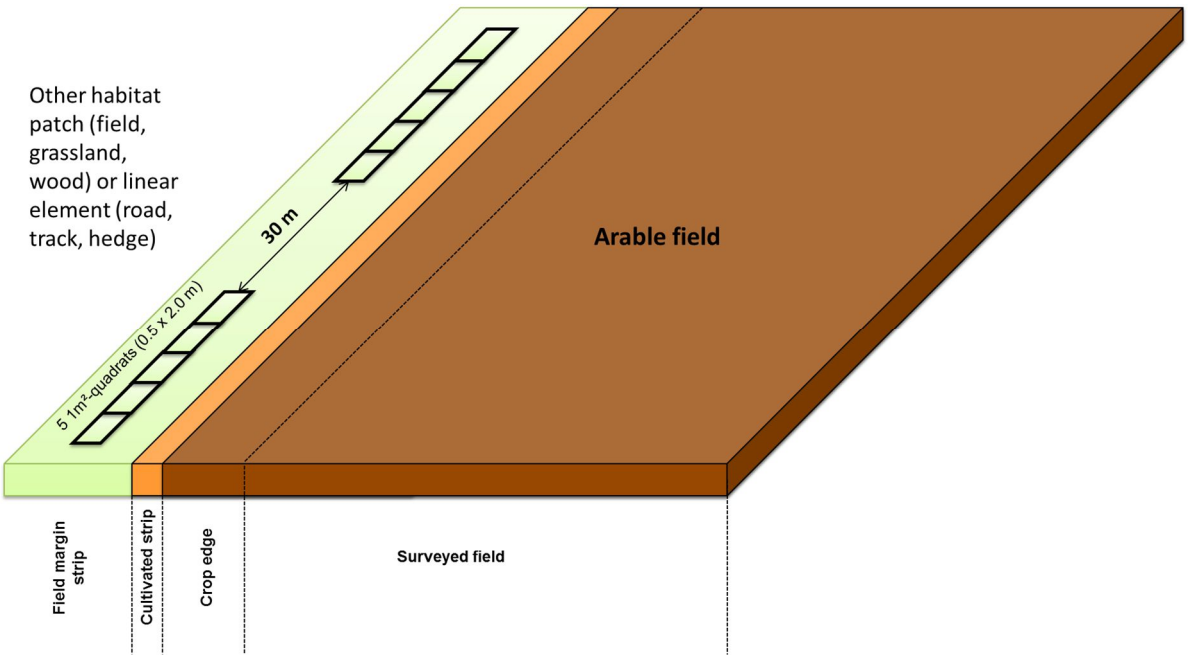


Figure 36. Les différentes zones d'une parcelle cultivée avec un focus sur les bordures de champs (d'après Marshall and Moonen 2002). *Dans **P4** nous avons échantillonné les adventices dans la parcelle (arable field) et dans la bordure intérieure du champ (crop edge). Dans **P35**, c'est la végétation herbacée extérieure à la parcelle qui a été étudié (field margin strip) : les quadrats matérialisés représentent le protocole de relevés floristiques. Dans **A2**, les 4 zones ont été comparées.*

Les bordures intérieures des parcelles et l'interface (voir **Figure 36**) peuvent apparaître comme une zone refuge pour certaines adventices du fait de conditions écologiques différentes par rapport au cœur de parcelles : labour moins profond, rampe herbicides n'ayant pas atteint le bord (Kleijn and Van Der Voort 1997). La bordure herbacée extérieure (**Figure 36**) est considérée comme un élément important dans les paysages agricoles du fait de la végétation plus stable qui peut servir de ressources ou d'habitat pour les niveaux trophiques supérieurs (Marshall and Moonen 2002).

Les questions et les objectifs des travaux dans cette cinquième partie sont doubles:
(1) Quels sont les effets de l'intensification des pratiques agricoles sur les communautés adventices dans les parcelles et quelles sont les conséquences potentielles de ces changements sur l'agroécosystème ? Nous avons répondu à ces questions en : i) quantifiant les changements de composition et de diversité des communautés adventices à l'échelle de trois décennies durant la période d'intensification de l'agriculture, ii) en identifiant les espèces dont la fréquence dans les parcelles a augmenté, est resté stable ou a diminué, et iii) en utilisant les traits fonctionnels des espèces adventices pour comprendre quels ont été les processus écologiques à l'origine des changements (*traits de réponse*) et les conséquences de ces changements sur l'agrosystème (*traits d'effets*) (**5.1.**)

(2) Est-ce que les effets de l'intensification des pratiques dans les parcelles se manifestent jusque dans les milieux environnants les parcelles ? Nous avons ici cherché à savoir quelles variables environnementales expliquent le mieux l'assemblage des communautés végétales des bordures herbacées des champs, notamment les liens entre intrants synthétiques et traits fonctionnels. Plus précisément les questions suivantes ont été abordées: i) Quels sont les liens entre les conditions environnementales, les pratiques de gestion sur le terrain et les caractéristiques des plantes dans les bordures herbacées des champs? ii) Y a-t-il des syndromes de traits associés à des gradients de pratiques de gestion et/ou d'intensité d'utilisation des terres? iii) Quels facteurs influencent la richesse en espèces végétales et la diversité fonctionnelle des plantes dans les bordures herbacées des champs? (**5.2.**)

5.1. Effets de l'intensification des pratiques agricoles depuis les années 1970s sur sur la flore des champs cultivés

Entre 1968 et 1976 puis en 2005 et 2006, 158 parcelles distribuées sur le département de la Côte-d'Or ont fait l'objet de relevés floristiques et d'analyses de sol. Durant les deux périodes, les relevés ont été effectués sur une zone de 2000 m² au centre de la parcelle. Dans les années 2000, un second relevé a également été effectué dans la bordure interne du champ (voir **Figure 36**, *crop edge*).

Dans **P4**, nous avons quantifié la magnitude du déclin des espèces adventices. Au total 222 espèces adventices ont été observées sur les deux périodes. Entre 1968 et 2006, la diversité régionale (diversité γ) a légèrement diminué de 165 (±4.02) à 155, tandis qu'à l'échelle des parcelles (diversité α) le nombre d'espèces a baissé de 42% passant de 16.6±4.8 à 9.3±4.9. Sur les 188 espèces adventices identifiées dans les années 1970, 68 n'ont pas été retrouvées durant les années 2000 tandis que 34 espèces trouvées dans les années 2000 n'étaient pas présentes dans les champs durant les années 1970s. Parmi les 121 espèces communes aux deux périodes, 48 sont en régression et seulement 12 en progression. L'ampleur de la régression représentée sur la **Figure 37** est comparable à celle observée ailleurs en Europe durant la même période (Meyer et al. 2013, Richner et al. 2015, Chamorro et al. 2016).

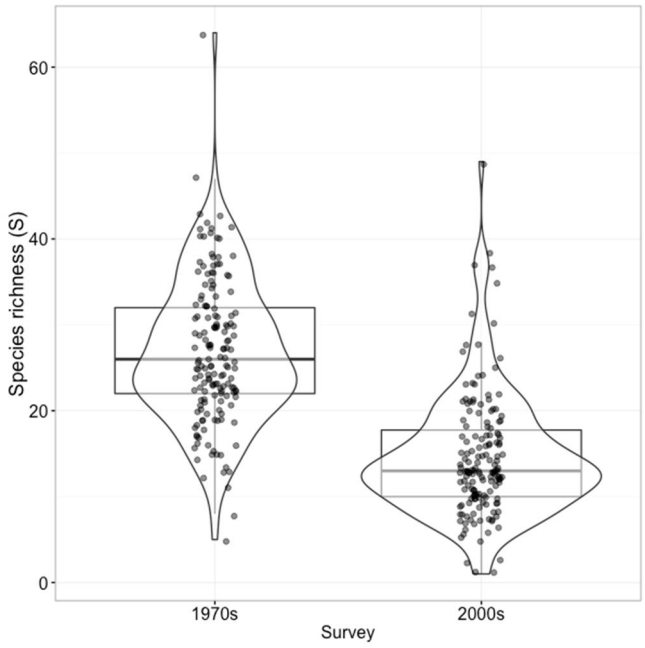


Figure 37. Comparaison de la richesse spécifique entre les années 1970s et les années 2000s. *Cette figure extraite de* **P27** *combine la richesse à l'échelle de deux années successives : 2005-2006 pour les années 2000, et les deux premières années de la série de relevés effectués entre 1968 et 1976. Le déclin reste comparable à cette échelle, passant de 27 ± 8 espèces à 15 ± 7 (P< 0.001), soit une baisse de 46%.*

Une première conclusion de ce travail est que la magnitude de la régression des espèces messicoles rares présentes en Côte-d'Or et ciblées par un plan de conservation (Cambecèdes et al. 2012) n'est pas plus importante que la magnitude de la régression d'espèces adventices communes. Ce constat ne vise pas à remettre en cause le choix de conserver les messicoles. Cependant, selon l'hypothèse de «contribution spécifique» ou de «dominance» (*mass ratio hypothesis*) de Grime (1998), la régression d'espèces communes peut avoir des conséquences plus importantes dans le fonctionnement des écosystèmes (Gaston and Fuller 2007). Parmi ces espèces communes, certaines sont en particulier reconnues comme ayant à la fois une grande valeur pour les autres niveaux trophiques présents dans les agroécosystèmes (comme source de nourriture pour les insectes et les oiseaux) et pour être les moins compétitives vis-à-vis des cultures (Storkey 2006). Ainsi, nous avons montré que l'abondance des espèces communes et importantes comme *Lamium purpureum*, *Polygonum aviculare* ou encore *Stellaria media* avait chuté de 67% diminuant d'autant le niveau de ressources disponibles pour les niveaux trophiques supérieurs.

Suite à ce premier constat (**P4**), nous nous sommes intéressés à la dimension fonctionnelle de ce déclin des adventices en utilisant le même jeu de données et en caractérisant les espèces adventices par 9 traits fonctionnels (**P4**, **P27**). Parmi ces traits, 7 sont considérés comme des traits de réponses (type biologique, hauteur, poids des graines, période de germination, mode de dispersion, Ellenberg-L, Ellenberg-N) et 2 ont été considérés comme des traits d'effets important pour les communautés de pollinisateurs (période de floraison, mode de pollinisation avec un focus sur les espèces entomogames)

En termes de traits de réponse, on constate que les communautés adventices des années 2000 montrent un indice moyen de nitrophilie plus élevé que dans les années 1970 et que la proportion d'espèces vivaces est passée de 20 à 12%. Cela suggère à la fois une intensification des perturbations souterraines (labour plus profond, plus puissant et/ou régulier) et/ou une utilisation accrue d'herbicides systémiques en interculture (glyphosate), et une augmentation du niveau de ressources disponibles liée à la hausse des niveaux de fertilisation.

Concernant les deux traits d'effets étudiés, liés à la ressource pour les pollinisateurs (période de floraison, mode de pollinisation), les espèces entomogames et à floraison printanière précoce ont plus souvent disparues que les autres espèces. **P27** montre également l'existence d'un seuil dans les relations entre la richesse spécifique et la diversité fonctionnelle (**Figure 38**). Lorsque les communautés adventices comprennent entre 20 et 60 espèces, il y a une redondance fonctionnelle élevée ne provoquant aucune perte fonctionnelle lorsque le nombre d'espèces diminue. Lorsque les communautés adventices

comprennent entre 1 et 20 espèces, la diversité fonctionnelle diminue beaucoup plus rapidement que la richesse spécifique, ce qui peut être interprété comme la perte d'espèces qui ne sont plus fonctionnellement redondantes. Fait intéressant, la plupart des communautés adventices des années 2000 sont réparties dans la deuxième étape de la relation (cercles pleins bleus), de sorte que les fonctions manquantes sont désormais plus répandues. On peut considérer que ~ 90% des parcelles ne présentent plus toute la gamme de richesse fonctionnelle liés à la ressource pour les pollinisateurs dans les années 2000 alors que seulement ~ 20% des parcelles étaient concernés dans les années 1970 (cercles pleins roses).

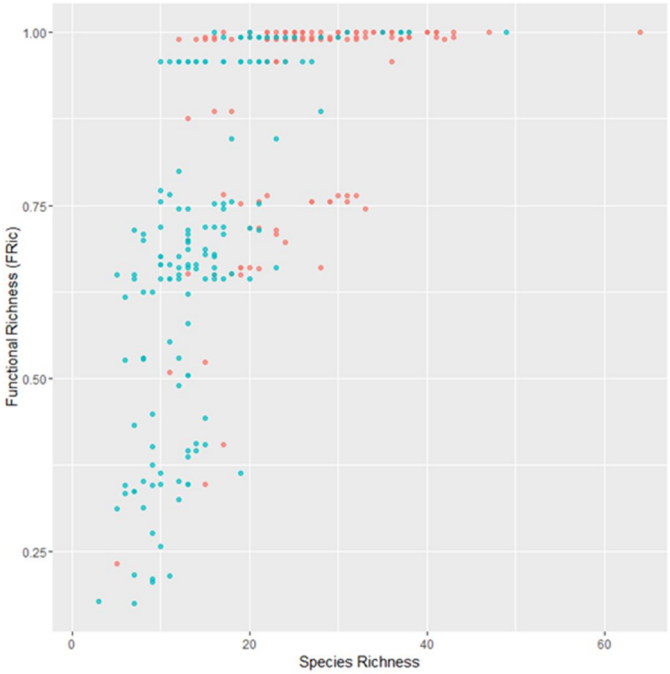


Figure 38. Relation entre la diversité fonctionnelle de deux traits d'effets importants pour les pollinisateurs (période de floraison et mode de pollinisation) et richesse spécifique des communautés adventices à deux périodes 1968-1976 et 2005-2006. *Les cercles pleins roses correspondent aux années 1970s (rho=0.539, P<0.001), les cercles pleins bleus correspondent aux années 2000s (rho=0.694, P<0.001)*

Dans notre étude, la baisse de diversité taxonomique et fonctionnelle des communautés adventices entre 1970 et 2000 est corrélée avec la diminution sur la même période, de l'indice de système agricole à « haute valeur naturelle» (HVN, Pointereau et al. (2010)) reflétant l'extensivité des pratiques et la diversité des paysages à l'échelle communale. Ce résultat signifie que la perte de fonctions dans les champs n'est probablement pas compensée par les fonctions présentes dans le paysage environnant. Cependant, comme les changements dans la richesse des espèces et la diversité fonctionnelle sont corrélés aux changements dans l'indicateur des terres agricoles à HVN élevée, cela suggère également que le changement des pratiques et du paysage vers une gestion plus respectueuse de l'environnement pourraient rétablir au moins partiellement les niveaux précédents de diversité.

Une dernière conclusion de ce travail est de souligner le rôle des bordures de champs dans le maintien d'une plus grande diversité d'espèces dans l'agrosystème cultivé. Parmi les espèces qui ont disparu du cœur des parcelles entre 1968-1976 et 2005-2006, 23 (soit 34%) se maintiennent dans la bordure intérieure de la parcelle. Le nombre moyen de messicoles par bordure est également plus élevé que dans le plein champ. Ce rôle des bordures peut s'expliquer de différentes manières. Premièrement, les différences dans la diversité et la densité des espèces pourraient simplement refléter le fait que la densité de la banque de graines du sol diminue depuis les bordures des cultures jusqu'au centre des champs (Wilson and Aebischer 1995). Dans ce cas, le meilleur maintien dans les bordures ne serait que temporaire et la poursuite des mêmes pratiques aboutirait finalement à une disparition des espèces y compris dans les bordures. Deuxièmement, les bords des cultures sont spatialement mieux connectés aux sources de propagules voisines (culture adjacente, marge de champ et mise en jachère) qui peuvent donc plus facilement compenser les extinctions dans les bordures de champs (*rescue effect*). Troisièmement, et comme

montré dans la présente étude, la flore adventice trouvée dans les bordures de culture reflète un degré beaucoup plus faible de perturbations mécaniques. Plusieurs espèces qui ont disparu dans la zone centrale du champ mais qui sont restées dans les bordures étaient des espèces vivaces adaptées à de légères perturbations mécaniques du sol avec des rhizomes, des tubercules ou des bulbes (*Lathyrus tuberosus*, *Muscari comosum*). Cependant, les valeurs indicatrices des adventices dans les plein champs et les lisières semblaient indiquer des conditions comparables pour l'azote et la lumière, d'où la capacité d'établissement de nouvelles adventices nitrophiles à l'intérieur des champs et l'incapacité des espèces les plus oligotrophes à se maintenir. Cette situation explique le succès des options sans engrais pour la conservation des messicoles rares dans les bords de champs (Walker et al. 2007).

Cela montre aussi que si les bordures constituent un refuge potentiel, elles sont cependant également impactées et menacées par les pratiques agricoles. C'est pour cette raison que la flore des bordures herbacées extérieures aux champs a été choisie en tant qu'espèces non cibles des traitements, fonctionnellement importantes, et représentant le milieu semi-naturel le plus proche susceptible d'être impacté par les pratiques.

5.2. Effets non-intentionnels des pratiques agricoles et phytosanitaires sur la flore des bords de champs

5.2.1. Gradients de richesse et de composition du plein champ à la bordure herbacée extérieure

Dans **A2**, un ensemble de 82 parcelles de grandes cultures a été échantillonné à l'échelle d'un paysage agricole du département de la Côte-d'Or (Plateforme Fénay). La végétation a été caractérisée en distinguant 4 zones : le plein champ, la bordure intérieure du champ (*crop edge*), l'interface cultivée (*cultivated strip*) et la bordure herbacée extérieure (*field margin strip*, **Figure 36**). Ce travail indiquait l'existence d'un gradient de richesse croissant du plein champ vers la bordure herbacée.

La richesse spécifique moyenne (α) augmente du plein champ vers la bordure herbacée (**Figure 39a**). On peut distinguer d'une part, les pleins champs et les bords de champs qui ont une richesse comparable avec en moyenne respectivement 8,7 et 10,4 espèces, et d'autre part, les interfaces et les bordures herbacées, plus riches, avec respectivement 16,7 et 18,9 espèces.

Avec une richesse de α=8,7, un plein champ ne représente en moyenne que 5,6% de la richesse globale à l'échelle du paysage (**Figure 39b**). Le bord de champ augmente en moyenne de βPc =6 espèces (soit + 3,9%) la richesse, qui atteint 14,7 espèces au niveau du champ cultivé. Avec l'interface, la richesse moyenne augmente encore de βCh =9,2 espèces (soit +6%) pour atteindre 23.9 espèces au niveau de la zone travaillée. Enfin, si on ajoute la bordure herbacée, la richesse moyenne de la parcelle étendue passe à 33,7, soit un apport moyen de βAi =9,9 espèces supplémentaires. Le plus gros apport réside toutefois dans les variations spatiales entre parcelles d'un même type de culture à l'échelle du paysage, avec un ajout de βPa =64,4 espèces (soit + 41,8%) pour atteindre 98,1 espèces en moyenne par type de culture. Ce travail confirme l'importance de la bordure herbacée extérieure en termes de diversité à l'échelle locale.

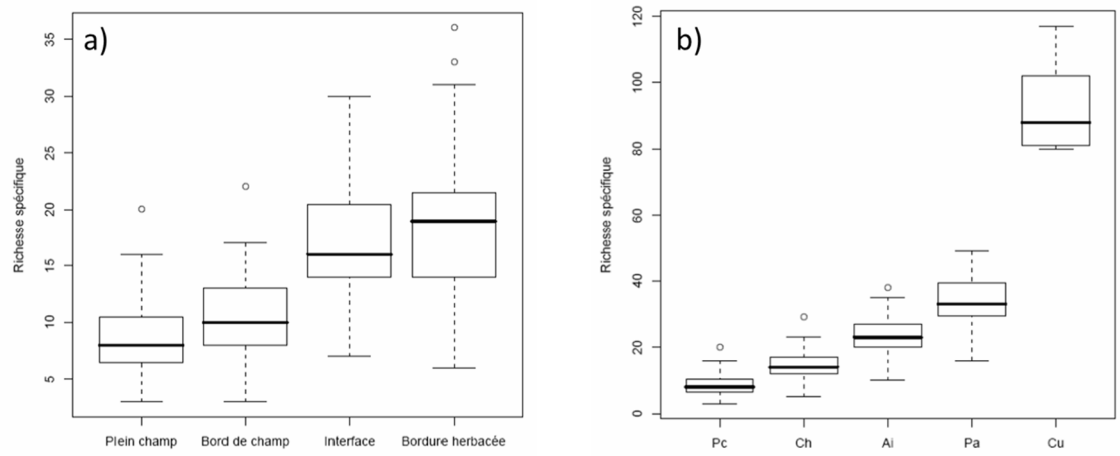


Figure 39. a) Distribution de la richesse spécifique pour les différentes zones en bordures de champs, b) Partitionnement de la richesse spécifique entre cinq niveaux d'organisation du paysage agricole. *Pc=plein champ ; Ch=champ cultivé (plein champ + bord de champ); Ai=zone travaillée (plein champ + bord de champ + interface) ; Pa=Parcelle étendue (plein champ + bord de champ + interface + bordure herbacée); Cu=ensemble des parcelles de la zone d'une même culture.*

5.2.2. Effets des pratiques agricoles sur la végétation des bordures herbacées des champs cultivés

Dans **P35**, nous avons étudié l'effet des pratiques agricoles sur la végétation des bordures herbacées en prenant en compte les facteurs abiotiques (pédo-climat), le paysage environnant et la gestion directe de la bordure. Nous avons utilisé les relevés floristiques réalisés sur 430 parcelles réparties dans l'ensemble de la France métropolitaine et couvrant les grandes cultures (tête de rotation blé, tête de rotation maïs), les vignes et les cultures maraîchères (voir carte dans la partie 2, **Figure 13**).

Nous avons combinée une méthode multivariée (RLQ) et une méthode d'inférences statistiques (4th corner analysis) pour relier 10 traits à 10 variables environnementales. La méthode RLQ permet d'identifier les gradients environnementaux et la combinaison de traits (stratégies fonctionnelles) qui y est associé. La méthode 4th corner analysis permet de tester le lien direct entre des traits et des variables environnementales.

L'analyse RLQ a identifié deux grands gradients qui structurent les bordures de champs. Le premier correspond à un gradient de perturbation et de *naturalité* qui est associé à un syndrome de traits reflétant le compromis entre capacité de compétition et de colonisation post-pertubation. Il oppose d'une part les bordures entourées d'un paysage diversifié (faible pourcentage de terres cultivées dans un rayon de 250m), incluant une haie et/ou un fossé dans les 5m, une bordure herbacée large et peu d'interventions de gestion. Cette partie du gradient est associé à des espèces pérennes, tolérantes à l'ombre, avec un besoin élevé d'humidité du sol (Ellenberg-H). A l'opposé, les bordures entourées de paysages d'openfield, sans éléments connexes, de faible largeur et fréquemment gérées, sont associées à la présence d'espèces annuelles, tolérant la sécheresse et exigeantes en lumière (Ellenberg-L). Le deuxième axe est associé à un gradient d'intensification des pratiques agricoles opposant les bordures selon la taille des parcelles et le niveau de la fertilisation azotée, ainsi que selon l'intensité d'application des herbicides et des insecticides. Sur ce gradient, les espèces associées aux systèmes de culture intensifs présentent un syndrome d'acquisition rapide des ressources combinant une petite taille à maturité, une floraison précoce, un SLA élevé et des valeurs indicatrices de nitrophilie (Ellenberg-N) élevés. Les espèces avec des caractéristiques opposées, pollinisées par des insectes et dispersées par des animaux sont associés à des parcelles de plus petite taille dans des systèmes de cultures plus extensifs.

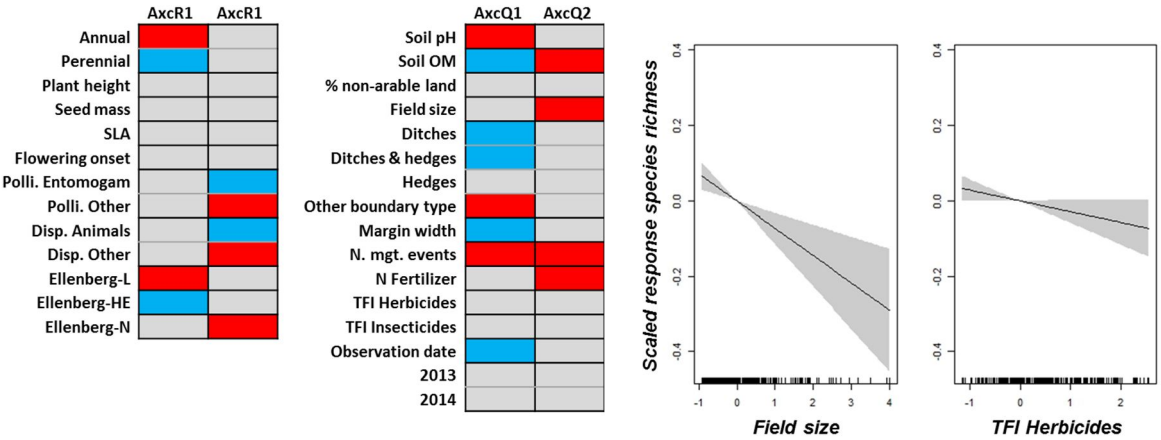


Figure 40. A g. : résultats de la combinaison de l'approche RLQ et 4th corner analysis. Les cases colorées indiquent une corrélation significative positive (rouge) ou négative (bleu) entre i) un trait et une combinaison de conditions environnementales (axe R de l'analyse RLQ) ou ii) une condition environnementale et une combinaison de traits (axe Q de l'analyse RLQ). A dr. : Résultats d'une modélisation GAMM de la richesse spécifique en fonction de la taille des parcelles et de la pression herbicides.

L'approche par *4th corner analysis* indique que parmi les pratiques agricoles, la fertilisation azotée présente l'effet le plus fort sur la flore des bords de champs avec une corrélation entre la dose d'azote apportée dans la parcelle et le degré de nitrophilie de la communauté dans les bordures. Le nombre de passage de gestion de la bordure favorise des espèces de petite taille à maturité et les bordures de faible largeur abritent plus d'espèces annuelles. La combinaison des deux approches fonctionnelles permet de tester le lien entre chaque traits et les gradients environnementaux, et le lien entre chaque variable environnementale et les syndromes de traits (Dray et al. 2014). Ainsi les espèces annuelles héliophiles sont associées à des bordures fréquemment gérées sans bordures particulières (ni haie, ni fossé) sur sol à pH basique (**Figure 40 gauche**). Sur ce même axe, les espèces pérennes à tendance plus hygrophile, sont associées à des bordures plus larges, avec présence de fossés (et parfois de haies) et des sols plus riches en matières organiques. Sur le deuxième axe, les espèces à tendance oligotrophe, pollinisées et dispersées par les animaux sont associées à des parcelles de petite taille, recevant peu ou pas de fertilisants et dont les bordures sont peu ou pas gérées. L'intensité d'application d'herbicides (mesurée par l'IFT) est corrélée négativement avec le nombre d'espèces dans les bordures, tout comme la taille des parcelles (**Figure 40 droite**).

Il n'est donc pas surprenant de trouver un effet du mode de production (biologique ou conventionnel) qui correspond à une combinaison de pratiques différentes en particulier sur l'axe associé aux niveaux d'intrants. Avec une moyenne de 16,53 ± 6,38 espèces, les marges des champs conduits en agriculture biologique sont significativement plus riches que les marges de champs conduits en agriculture conventionnelle avec une moyenne de 14,07 ± 6,61 espèces (Test-t de Student, t = 3,690, *P* <0,001). Fait intéressant, la différence entre ces deux modes de production repose principalement (75% de la différence) sur la présence dans les marges de champs biologiques d'espèces à valeur naturelle (voire légende de la **Figure 41**, 9,34 ± 5,29 contre 7,49 ± 4,89, respectivement, t = 3,509, P = 0,001). Les espèces agrotolérantes sont également plus nombreuses en bordures de champs biologiques mais la différence est moindre (7,19 ± 3,24 contre 6,58 ± 3,26, respectivement, t = 1,841, P = 0,022)

Ce travail confirme et quantifie à l'échelle nationale l'impact des intrants chimiques utilisés dans les parcelles sur l'environnement immédiat des champs cultivés. Il identifie aussi les conditions permettant de maintenir une diversité élevé d'espèces prairiales caractéristiques des bordures (paysage diversifié, petite parcelle, bordure suffisamment large, intervention de gestion dans la bordure peu fréquente, faible dose

d'intrants chimiques dans la parcelle).

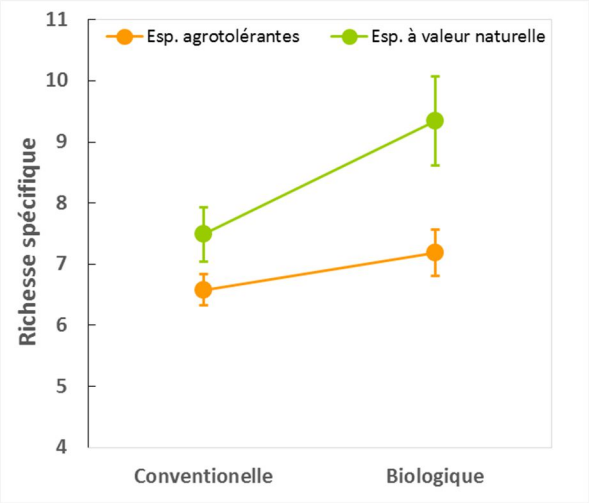


Figure 41. Richesse spécifique décomposée en nombre d'espèces agrotolérantes et nombre d'espèces à « valeur naturelle » dans les bordures de champs conduit en mode conventionnelle (à gauche) et en mode biologique (à droite), basé sur 430 bordures échantillonnées en 2013 et 2014. *Les espèces agrotolérantes sont les adventices communes des cultures présentes dans plus de 10% des pleins champs des parcelles à l'échelle nationale (réseau Biovigilance 2002-2010). Les espèces à valeur naturelle sont toutes les autres espèces, combinant des espèces prairiales et des adventices rares (par ex. des messicoles). Cette figure montre que l'augmentation du nombre d'espèces entre bordures de champs conventionnels et biologiques tient surtout à l'augmentation (pente verte) du nombre d'espèces à valeur naturelle. Autrement dit, l'agriculture biologique ne favorise pas particulièrement les adventices (agro-tolérantes) dans les bordures (pente orange) mais conserve mieux l'intégrité des espèces représentative des milieux semi-naturels voisins.*

Synthèse (5). L'approche diachronique conduite dans les parcelles cultivées d'un département de l'Est de la France entre 1968 et 2006 indique que la magnitude de la baisse de la diversité des communautés adventices des parcelles cultivées est très forte (- 44%) avec toutefois un meilleur maintien des espèces dans les bordures (intérieures) des parcelles. Cette baisse de richesse taxonomique s'accompagne d'une baisse sensible de la richesse fonctionnelle qui pourrait avoir des effets sur le niveau de service rendu par les communautés adventices aux communautés de pollinisateurs. L'intensification des pratiques de fertilisation a conduit à des communautés plus nitrophiles par disparition des espèces associées à des conditions plus oligotrophes. On constate également une baisse plus prononcée des espèces adventices entomogames. Il est frappant de constater qu'une approche synchronique conduite sur les bordures herbacées des champs dans les années 2010 met en évidence les mêmes effets principaux à l'échelle de la France : la dose de fertilisation azotée dans la parcelle est associée avec la présence d'espèces plus nitrophiles dans les bordures ; les espèces entomogames sont moins présentes dans les bordures de parcelles situées dans les parcelles de grande taille, traitées de manière intensive. Ces mêmes pratiques (intensification du désherbage chimique, parcelles de grande taille) sont également associées à des richesses spécifiques plus faibles. Autrement dit, les pratiques agricoles intensives impactent non seulement la flore adventice mais également la végétation herbacée des bordures semi-naturels des parcelles.

- VI -

CONCLUSIONS & PERSPECTIVES

«La croyance que rien ne change provient soit d'une mauvaise vue, soit d'une mauvaise foi. La première se corrige, la seconde se combat.» Friedrich Nietzsche, Fragments posthumes.

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

6.1. Conclusions

Une question fondamentale en écologie des invasions est de comprendre pourquoi certaines espèces introduites parviennent à s'établir alors que d'autres échouent. En se plaçant à différentes échelles spatiales, du paysage au continent, nos travaux de recherche ont pu mesurer l'influence relative de différents facteurs sur la capacité d'établissement de différentes espèces non-indigènes. Pour les espèces encore absentes ou peu présentes, la modélisation de la niche climatique combinée avec les préférences d'habitats permet d'aboutir à une cartographie composite du risque à l'échelle régionale (**P21**). Quelle que soit l'approche de modélisation, les résultats obtenus à cette échelle et à cette résolution (grossière) ne peuvent intégrer les interactions biotiques et conduisent à représenter les seules sites où les conditions sont identiques à celles où l'espèce a déjà réussi à se disperser (approche corrélative) et/ou les sites où les conditions abiotiques sont adéquates pour l'espèce (approche mécaniste). Si ces approximations ne posent pas de réels problèmes pour cartographier le risque à l'échelle régionale, elles deviennent problématiques à une échelle plus locale pour identifier par exemple le type de communautés vulnérables aux invasions à l'échelle du paysage. Ainsi, pour les espèces déjà présentes sur le territoire, nos travaux démontrent que l'échelle du bassin versant permet de mesurer le poids respectif de la dispersion, des filtres abiotiques et biotiques (**P33**). Enfin, les approches qui combinent une large couverture spatiale et diverses résolutions, dont certaines suffisamment fine pour détecter les interactions biotiques, permettent de développer des modèles plus intégrés mais ne sont possibles que dans le cadre de grands projets européens (**P34**).

S'il paraît évident que les espèces non-indigènes capables de former des peuplements denses ont des impacts sur les écosystèmes colonisés, il reste à savoir dans quelle mesure on peut prédire leurs impacts en fonction de leurs caractéristiques et des caractéristiques du milieu colonisé. Nos travaux ont montré que la magnitude des impacts des plantes non-indigènes est extrêmement variable entre espèces, mais peut en partie s'expliquer par les traits des espèces non-indigènes, leur taux de couverture, le type d'habitat colonisé et les conditions abiotiques et biotiques des sites (**P16**). Nous avons mis en évidence l'existence de seuils d'impacts avec un niveau de couverture au-delà duquel l'augmentation du taux de couverture de l'espèce invasive conduit à une diminution plus rapide des indices de structure ou de diversité des communautés résidentes (**P22**). Les traits de la communauté envahie permettent également de mieux comprendre les mécanismes de coexistence des espèces. Nous avons mis en évidence un exemple où les espèces résidentes se maintiennent d'autant mieux en présence de l'espèce invasive présente qu'elles ont des traits fonctionnels différents validant l'hypothèse de différenciation de niche (**S39**).

Dans les champs cultivés, nous avons montré que le climat puis le sol déterminent le pool local d'espèces présent dans une parcelle (**P2**, **P37**). Le type de culture, suivant sa date de mise en place, filtre ensuite de façon plus forte la composition et la diversité des communautés observées une année donnée. A l'échelle de plusieurs années, les dates de semis des cultures qui se succèdent définissent un régime de perturbations qui impacte la composition et la diversité des communautés, suivant l'importance de l'hétérogénéité temporelle générée (baisse de diversité) et le nombre de « niches » différentes créées (augmentation de la diversité). Les variations d'abondance des espèces et la richesse de la communauté sont également déterminées par l'intensité de gestion et la capacité de recolonisation depuis le paysage environnant. A plus long terme, l'intensification des pratiques est marquée par des communautés plus nitrophiles et plus pauvres, en réponse à la fertilisation accrue et à l'intensité du désherbage chimique (**P4**, **P27**). Ces tendances se retrouvent jusque dans les bordures de champs ce qui montre l'existence d'effets non-intentionnels des pratiques agricoles (**P35**). Cet appauvrissement floristique s'accompagne d'une

baisse de la diversité fonctionnelle qui pourrait se répercuter sur les pollinisateurs (absence de certaines plages de floraison, disparition des espèces entomogames) avec des effets possibles de rétroaction.

Dans l'ensemble, nos travaux montrent donc l'intérêt d'utiliser les approches fonctionnelles pour éclairer les mécanismes clés sous-jacents aux changements de végétation. Ils soulignent aussi l'intérêt des mesures répétées dans le temps (approches diachroniques), même à des échelles temporelles très courtes, pour mieux comprendre les règles d'assemblage des communautés.

6.2. Perspectives

Dans mes perspectives de travail, je souhaite poursuivre les travaux en cours sur les changements de végétation dans le temps (**6.2.1.**), et explorer de nouvelles échelles complémentaires (**6.2.2.** et **6.2.3.**). D'une part je souhaite développer des travaux à l'échelle macro-écologique en combinant les données françaises sur les communautés adventices (Biovigilance Flore) à des données européennes similaires pour mieux comprendre les déterminants des différentes composantes de l'abondance des espèces (abondance régionale, abondance locale, spécialisation écologique) et améliorer les prédictions sur les adventices potentielles dans différents systèmes de cultures (**6.2.2.**). Dans le domaine de l'écologie des invasions, je souhaite également valoriser les données sur le succès des espèces non-indigènes en lien avec leurs traits à des échelles plus larges (**6.2.2.**). Parallèlement à cette orientation vers la macro-écologie, je souhaite mieux prendre en compte la variabilité intraspécifique des traits en travaillant à une échelle plus fine (**6.2.3.**).

6.2.1. Approfondir les approches diachroniques

« Jamais deux sans trois » … : intérêt d'un troisième relevé sur les dispositifs à long terme

Dans le **Chapitre 4**, nous avons tiré des enseignements à partir d'une série de comparaisons de relevés de végétation diachroniques entre les années 1970s et 2000s. Ainsi dans **P5**, nous avions mis en évidence dans la flore du tournesol, une concentration des espèces en progression entre 1973-1976 et 2002-2006 dans un groupe fonctionnel particulier. A condition que les pressions de sélection restent identiques, les traits associés à ce groupe fonctionnel pourraient avoir un certain pouvoir prédictif permettant d'anticiper la progression d'autres espèces de ce groupe. Pour tester cette hypothèse, l'utilisation d'une troisième période de relevés, désormais disponible, et proche de la seconde (2007-2010), permettrait de confirmer la trajectoire fonctionnelle des communautés adventices dans les cultures de tournesol. Ce travail pourrait identifier jusqu'à quel point l'approche fonctionnelle a un pouvoir prédictif. Ce travail s'inscrit dans le projet ENI-VTH qui s'intéresse plus généralement aux effets non-intentionnels associés à l'utilisation des variétés de tournesol tolérantes aux herbicides sur la flore adventice et les populations d'ambroisies.

Dans le **Chapitre 5**, nous avons montré une forte régression de la diversité des communautés adventices en réponse à l'intensification des pratiques agricoles durant la seconde moitié du XXème siècle. Depuis cette période, un certain nombre de mesures agri-environnementales ont été mises en place, et les politiques publiques visent à réduire les quantités de fertilisation (Directive Nitrates) et l'utilisation de produits phytosanitaires (programme Ecophyto). On peut se demander dans quelle mesure la diversité des communautés adventices a été restaurée ou a cessé de décliner suite à la mise en place de ces pratiques plus raisonnées. Est-ce que toutes les espèces préalablement en déclin profitent de ces pratiques moins intensives ? Pour répondre à ces questions j'envisage deux projets.

- Le premier s'inscrirait dans un projet de thèse plus global sur les variations spatiales et temporelles de la flore adventice des vignes (collaboration avec Elena Kazakou, Montpellier SupAgro, cf. également **6.2.3.**). A l'échelle de l'Hérault, un réseau de 300 parcelles avait été mis en place par Jacques Maillet dans la région du Montpelliérais à la fin des années 1970. Quatre-vingt-neuf de ces 300 parcelles ont été ré-échantillonnées en 1989 montrant des changements importants des communautés adventices suite à l'arrêt du travail du sol et à une gestion reposant principalement sur les herbicides (Maillet 1992). Quarante ans après les premiers relevés, un troisième échantillonnage permettra de mesurer les éventuels effets des nouvelles pratiques viticoles (notamment la mise en place d'enherbements). Il ne s'agit pas simplement d'une baisse de la pression herbicide et d'un retour aux façons culturales, mais de l'introduction de couverts végétaux entretenus qui vont probablement imposer une nouvelle trajectoire aux communautés adventices
- Le second projet s'appuierait sur mes collaborations avec l'UMR Agroécologie à Dijon et viserait à réaliser une troisième campagne de relevés à l'échelle de la Côte-d'Or à l'horizon 2020, soit 15 ans après la seconde compagne (2005-2006) et 45-50 ans après la première. Nous faisons l'hypothèse d'une stabilisation du déclin des adventices. Il sera également intéressant de tester l'évolution de la diversité dans les bordures de champs pour évaluer si le rôle de refuge - voire de recolonisation des parcelles – est durable, ou si les bordures suivent avec un certain décalage les tendances observées dans les parcelles.

Au-delà d'un bilan de la santé de l'environnement dans les agrosystèmes, ce type de données permettra i) de comparer les traits des espèces en progression et en régression entre chacune des périodes et d'identifier les valeurs de traits de réponse favorisées/défavorisées par le filtrage imposé par les pratiques dominantes de chaque période, et ii) d'évaluer l'évolution de la diversité fonctionnelle des traits d'effets, notamment vis-à-vis du rôle des adventices comme support de la biodiversité faunistique.

Détecter des changements dans le temps

Les jeux de données décrits précédemment permettent de comparer la flore des parcelles à différents intervalles de temps mais souffriront toujours de l'absence d'information continue dans le temps sur les communautés et les facteurs du milieu. Depuis 2012, je suis en charge de l'analyse des données floristiques récoltées chaque année dans les bordures de 500 parcelles agricoles dans le cadre du suivi des effets non-intentionnels (réseau 500 ENI). Après une première analyse synchronique des données récoltées en 2013-2014 dans **P35** (voir **5.2.**), j'envisage de développer des analyses sur des séries temporelles continues. Les tendances dans l'évolution de la fréquence et de l'abondance des espèces pourront faire l'objet de régression en fonction directe du temps (année depuis 2012). L'enjeu serait ensuite d'être capable de définir la gamme des fréquences/abondances correspondant aux fluctuations « naturelles » des espèces, liées aux fluctuations météorologiques interannuelles *versus* les « véritables » tendances à la baisse ou à la hausse liées aux modifications dans les pratiques agricoles ou aux changements climatiques.

Intégrer le temps dans les mesures d'impact des plantes non-indigènes.

Dans le **Chapitre 3**, nous avons mis en évidence un certain nombre de caractéristiques expliquant la magnitude des impacts des espèces invasives sur les communautés colonisées. Ces mesures ont été réalisées à un *instant t* avec des espèces invasives installées depuis quelques années à plusieurs décennies (**P16**). Avec le temps, la mise en place de nouvelles interactions biotiques (compétition avec la végétation résidente, herbivorie, maladies) au sein des communautés envahies peut moduler les effets des plantes invasives sur la structure des communautés. Il serait donc important à l'avenir d'intégrer une dimension temporelle aux mesures d'impact, afin d'identifier si ces impacts persistent, s'accentuent ou au contraire

diminuent, suite aux changements écologiques et évolutifs des individus de l'espèce introduite, ou de la communauté envahie (Strayer et al. 2006). En retournant sur les 420 placettes où nous avons mesuré l'impact de 8 plantes invasives en 2011-2012 (**P16**) et sur les 60 placettes où nous avons mesuré l'impact de *Humulus scandens* en 2014-2015 (*flèche c* de la **Figure 22)**, nous souhaitons tester quels facteurs (espèces, traits, conditions abiotiques, biotiques) expliquent le mieux dans quelles conditions ces impacts persistent, s'accentuent ou au contraire diminuent.

6.2.2. Apports des traits pour une macro-écologie des espèces adventices et invasives

Patrons d'abondance à l'échelle régionale

Dans le **Chapitre 4**, nous avons analysé la réponse des communautés adventices aux conditions abiotiques et aux pratiques agricoles au moyen d'un jeu de donnée national (Biovigilance Flore). Ce type de données peut aussi permettre de répondre à des questions fondamentales en macro-écologie concernant par exemple les patrons d'abondance et de distribution des espèces, notamment pourquoi certaines espèces sont localement abondantes et répandues alors que d'autres sont rares et à distribution limitée. Combiner le jeu de données Biovigilance Flore à d'autres jeux de données similaires en Europe permettrait aussi d'améliorer les modèles de prédiction des espèces adventices en intégrant l'interaction des facteurs climatiques et culturaux. Deux projets ont été initiés et vont être poursuivi dans ce cadre :

- Dans le cadre du projet Discoweed (2016-2019), nous avons rassemblé les données Biovigilance Flore de France et Farm Scale Evaluation pour l'Angleterre. Par rapport aux études classiques reliant fréquence régionale et abondance locale (Gaston et al. 2000), nous apportons plusieurs améliorations en intégrant également une mesure de la spécialisation écologique et en testant différents modèles pour identifier quels traits déterminent la fréquence régionale, l'abondance locale et le degré de spécificité des adventices au milieu cultivé (**S40**). L'utilisation d'une nouvelle approche statistique (*phylogenetic path analysis*) permet aussi de tester différents liens de causalité entre abondance locale et fréquence régionale et l'existence de liens directs ou indirects entre les traits et la fréquence régionale et l'abondance locale. Les premiers résultats indiquent que la fréquence régionale est déterminée indirectement par les traits via les valeurs de traits conférant une forte spécialisation écologique au milieu cultivé. L'abondance locale dépend, en plus des traits, de la fréquence régionale, ce qui peut révéler le poids de la dispersion des adventices (*mass effect*). Ces approches ont des applications fortes en termes de gestion, puisqu'à une extrémité du gradient, on peut identifier les traits qui sont associés à des espèces envahissantes (abondance et fréquence élevées) et à l'autre extrémité ceux associés à des espèces présentant des risques d'extinction, au moins locale (abondance et fréquence faibles).
- Au sein de l'aire de répartition de certaines adventices, on peut distinguer différents sous-ensembles. Par exemple, l'aire où ces espèces sont simplement présentes dans les champs cultivés, et l'aire où elles sont abondantes et peuvent être nuisibles à une culture donnée. Cette dernière aire correspond aux sites dans lesquelles les conditions abiotiques, les pratiques culturales et la compétition avec la culture permet à une espèce adventice d'induire des pertes de rendements. Elle a été nommée « damage niche » (McDonald et al. 2009). Dans un premier temps, en comparant les sorties des modèles de distribution d'espèces basées sur les données de distribution des adventices dans les champs cultivés sur un gradient latitudinal en Europe (actuellement en Espagne, France, Allemagne, Lituanie) avec des modèles concurrents basés sur l'ensemble des données de présence des espèces (via les données GBIF), nous souhaitons montrer que les premiers modèles correspondent mieux aux zones où les espèces adventices sont considérées comme problématiques à dire d'experts. Une fois l'approche validée, ce travail pourrait permettre

dans un second temps de modéliser les changements dans la « niche de dommages » des adventices en Europe en fonction des scénarii de changements climatiques (Ziska and Dukes 2014). Ce travail sera réalisé en collaboration avec l'Université de Rostock (Allemagne) et le CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Espagne).

Les traits peuvent expliquer le degré de naturalisation des espèces et améliorer la pratique des analyses de risque?

Dans le **Chapitre 3**, nous avons présenté nos travaux visant à comprendre le succès de quelques espèces non-indigènes au cours des étapes d'établissement et d'invasion. Si ces travaux ont pointés l'importance de certains traits des invasives ou de la distance entre leurs valeurs et celles des espèces résidentes, leur portée ne permet pas d'améliorer directement les méthodes d'analyses de risque et les méthodes de hiérarchisation (**P8**, **P29**) qui visent à prédire quelles espèces posent un risque sur la base d'une combinaison de valeurs de traits optimaux. Pour atteindre une compréhension plus générale des facteurs déterminant la capacité des espèces à franchir les différentes étapes du processus d'introduction-établissement-invasion, je souhaiterais à l'avenir prendre en compte un plus grand nombre d'espèces et mesurer leur succès à une échelle plus large (~France métropolitaine). La moindre précision sur la performance des espèces (résumée ici au stade atteint sur le continuum introduction-établissement-invasion) serait compensée par une plus large gamme d'espèces dans les analyses. C'est pourquoi, depuis 2016, je co-anime le Groupement de Recherche ANF (voir projets financés page 12) qui vise à dresser l'inventaire de l'ensemble des plantes non-indigènes en France et d'identifier un certain nombre de leur caractéristique comme leur statut d'invasion (occasionnelle, naturalisée, invasive), leur date d'introduction (ou de première observation), leur mode et les vecteurs d'introduction. Au-delà de la publication de l'inventaire des espèces non-indigènes qui constitue une première finalité, nous envisageons de construire une base de données et de la connecter à d'autres bases de données sur les traits des espèces (TRY, Kattge et al. (2011)), sur la distribution des espèces en France (données SI-Flore) ou sur les communautés (données VegFrance). Certains travaux récents montrent que l'exploitation de ce type de données permettrait de mieux comprendre quels valeurs de traits distinguent les espèces naturalisées des espèces invasives (Gallagher et al. 2015, Lavoie et al. 2016) et d'aller vers des approches d'évaluation du risque plus quantitatives et plus prédictives.

6.2.3. Traits fonctionnels sélectionnés dans les vignes : intégrer les variations intra-spécifiques

Jusque récemment, nos travaux portant sur la flore des cultures se sont en grande partie focalisés sur les grandes cultures annuelles. Quelques études (**P28**, **P37**) ont utilisé le modèle de la vigne qui présente plusieurs intérêts. Par rapport aux grandes cultures, le mode de gestion des adventices est plus varié entre parcelles et au sein des parcelles (rang et inter-rang) avec un désherbage chimique et/ou mécanique et/ou l'utilisation de couverts végétaux. En plus des perturbations classiques du sol, la flore adventice des vignes peut aussi être soumise à la compétition interspécifique dans les couverts, et à la fauche. Par ailleurs, la compétition exercée par la vigne est moins forte qu'en grande culture, la colonisation des parcelles depuis les milieux voisins peut se faire plus facilement (milieu plus « ouvert »).

La disparition annoncée du glyphosate (principal herbicide utilisé dans le désherbage de la vigne) et la pression sociétale pour la réduction de l'utilisation des pesticides en général va accélérer les changements déjà en cours dans les pratiques d'entretien de sols en vignes. En utilisant un jeu de données national (Biovigilance Flore Vignes, décrit en **2.2.1.**), nous souhaitons dans un premier temps identifier les groupes de réponses fonctionnels au grand type de pratiques de gestion du sol (dont l'effet sur la composition et la richesse taxonomique a été abordé dans **P37**). Cette première approche repose sur l'idée que les variations interspécifiques des valeurs de traits permettent de comprendre les contraintes exercées

par les pratiques viticoles sur la flore adventice. Cependant, les variations des conditions environnementales entrainent aussi des variations des valeurs de traits à l'échelle intra-spécifique (Kazakou et al. 2014). Un second axe visera à explorer l'effet des enherbements sur la variation des valeurs de traits au sein de quelques espèces bien représentées à l'échelle d'une parcelle expérimentale divisée en différents traitements. Cet axe s'appuiera sur un dispositif qui compare 13 types d'enherbements composés de différentes espèces ou associations d'espèces. Les traits fonctionnels de ces enherbements ont été mesurés en 2017 et feront l'objet de nouvelles mesures en 2018 et 2019. On pourra alors tester comment varient les valeurs de traits des espèces adventices sélectionnées en fonction du gradient représenté par les valeurs de traits des enherbements dans lesquelles elles se trouvent. Cela correspond à la mise en pratique dans les enherbements semés en vignes de l'approche suggérée dans **P15** pour les systèmes de grandes cultures et qui consiste à caractériser le gradient de ressources disponibles pour les adventices via les traits d'effets de l'espèce cultivée : hauteur, architecture de la canopée, date de fermeture du couvert, etc. De ce travail pourrait découler une meilleure prédiction de la flore adventice attendue en fonction des traits des enherbements mis en place. Cela permettrait de mieux anticiper les risques malherbologiques et les services écosystémiques que l'on peut attendre d'un enherbement.

En résumé, mes perspectives de travail pourront capitaliser sur les jeux de données que nous avons mis en place ou compilé depuis 10 ans ou que nous continuons à collecter et à synthétiser (réseau 500 ENI). Ces perspectives investiront aussi de nouvelles échelles complémentaires à la fois à une résolution plus grande grâce à diverses collaborations européennes (macro-écologie) et à une résolution plus fine grâce aux collaborations avec Montpellier SupAgro et le CEFE à Montpellier (variations intra spécifique des traits des espèces adventices).

6.3. Retour sur l'enrichissement mutuel entre recherche et expertise

Ce bilan de mes travaux depuis environ 10 ans montre que mon travail de recherche alimente mon travail d'expertise à l'Anses. Ainsi, les approches fonctionnelles appliquées aux communautés des agroécosystèmes ont démontré leur utilité pour valoriser les suivis mis en place par le Ministère de l'Agriculture dans les bords de champs. Notre travail permet de répondre aux exigences de la loi (art. L251-1 du code rural et de la pêche maritime) qui encadre la Biovigilance, à savoir : "La surveillance biologique du territoire a pour objet de s'assurer de l'état sanitaire et phytosanitaire des végétaux et de suivre l'apparition éventuelle d'effets non intentionnels des pratiques agricoles sur l'environnement. [...]". La détection d'effets non-intentionnels associés à un produit particulier pourrait conduire à des expérimentations plus détaillées pour confirmer un lien de causalité présumé et entraîner un retrait d'homologation du produit concerné dans le cadre de la phytopharmacovigilance menée par l'Anses.

Mais l'expertise nourrit aussi la recherche. Mon poste a été créé en 2008 dans une volonté d'améliorer les capacités de la France à produire des analyses de risque sur des plantes invasives afin de mieux règlementer les introductions d'espèces non-indigènes au moment où les règlementations de biosécurité sont en cours de révision (règlementation phytosanitaire) ou de mise en place (règlementation sur les espèces exotiques envahissantes). Pour qu'une espèce puisse être règlementée et interdite sur un territoire, les accords entre la Convention Internationale de la Protection des Végétaux, la Convention sur la Diversité Biologique et l'Organisation Mondiale du Commerce prévoient que des preuves scientifiques soient apportées par un Etat ou un groupe d'Etats, justifiant que le risque d'introduction est inacceptable pour l'environnement et/ou l'économie. La pratique de ces analyses de risque a rapidement mis en évidence les lacunes existantes dans la littérature à propos des impacts environnementaux des plantes invasives. C'est ce constat qui nous a conduits à privilégier cet axe de recherche dans le domaine de

l'écologie des invasions. Nos travaux de recherche sur les impacts de *Baccharis halimifolia* et de *Humulus scandens* ont directement alimenté les analyses de risque conduites à l'échelle européenne par l'OEPP, ce qui a permis d'aboutir à l'interdiction d'introduction de *Baccharis halimifolia* via le règlement d'exécution (UE) 2016/1141 de la Commission du 13 juillet 2016 adoptant une liste des espèces exotiques envahissantes préoccupantes pour l'Union conformément au règlement (UE) n° 1143/2014 du Parlement européen et du Conseil. Sur les 23 espèces végétales règlementées dans l'Union européenne, 6 (26%) l'ont été grâce à des rapports d'analyse de risque de l'OEPP auxquels nous avons participé.

Ces deux exemples montrent comment dans notre position à l'interface entre la recherche et l'expertise, il peut être satisfaisant et motivant de voir des travaux de recherche se traduire potentiellement (effets non-intentionnels des pratiques agricoles) ou concrètement (analyse du risque des plantes invasives) en règlementations.

- VII -

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

Alignier, A., S. Petit, and D. A. Bohan. 2017. Relative effects of local management and landscape heterogeneity on weed richness, density, biomass and seed rain at the country-wide level, Great Britain. Agriculture, Ecosystems & Environment **246**:12-20.

Andersson, T. N., and P. Milberg. 1998. Weed flora an,d the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. Weed Science **46**:30-38.

Andreasen, C., and I. M. Skovgaard. 2009. Crop and soil factors of importance for the distribution of plant species on arable fields in Denmark. Agriculture, Ecosystems and Environment **133**:61-67.

Andreu, J., and M. Vilà. 2011. Native plant community response to alien plant invasion and removal. Management of Biological Invasions **2**:81-94.

Austin, M. 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. Vegetatio **42**:11-21.

Austin, M. P. 2002. Spatial prediction of species distribution: An interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological Modelling **157**:101-118.

Auvert, S., S. Filoche, M. Rambaud, A. Beylot, and F. Hendoux. 2011. Liste rouge régionale de la flore vasculaire d'Île-de-France. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. Pages 147-172 *in* D. Zohary, editor. Genetics of Colonizing Species, . Academic Press, New York.

Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. Annual Review of Ecological Systems **5**:1-24.

Balogh, L., and I. Dancza. 2008. Humulus japonicus, an emerging invader in Hungary. Pages 73-91 *in* B. Tokarska-Guzi, J. H. Brock, G. Brundu, C. C. Child, C. Daehler, and P. Pysek, editors. Plant Invasions: Human perception, ecological impacts and management. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.

Barberi, P., N. Silvestri, and E. Bonari. 1997. Weed communities of winter wheat as influenced by input level and rotation. Weed Research **37:**301-313.

Barney, J. N., D. R. Tekiela, E. S. J. Dollete, and B. J. Tomasek. 2013. What is the "real" impact of invasive plant species? Frontiers in Ecology and the Environment **11**:322-329.

Barralis, G. 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles : application à la Côte d'Or. Pages 59-68 Colloque Int. Ecol. Biol. Mauvaises Herbes, Dijon, France.

Barralis, G. 1977. Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France. INRA-AFPP, Paris, France.

Barralis, G., and R. Chadoeuf. 1980. Etude de la dynamique d'une communaute adventice: I — Evolution de la flore adventice au cours du cycle vegetatif d'une culture. Weed Research **20**:231-237.

Begon, M., C. R. H. Townsend, L. John, R. T. Colin, and L. H. John. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems.

Belyea, L. R., and J. Lancaster. 1999. Assembly rules within a contingent ecology. Oikos **86**:402-416.

Benton, T. G., D. M. Bryant, L. Cole, and H. Q. Crick. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. Journal of Applied Ecology **39**:673-687.

Berg, J. A., G. A. Meyer, and E. B. Young. 2016. Propagule pressure and environmental conditions interact to determine establishment success of an invasive plant species, glossy buckthorn (Frangula alnus), across five different wetland habitat types. Biological Invasions **18**:1363-1373.

Blackburn, T. M., P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík, J. R. U. Wilson, and D. M. Richardson. 2011. A proposed unified framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution **26**:333-339.

Blackshaw, R., F. Larney, C. Lindwall, P. Watson, and D. Derksen. 2001. Tillage intensity and crop rotation affect weed community dynamics in a winter wheat cropping system. Canadian Journal of Plant Science **81**:805-813.

Blonder, B. 2017. Hypervolume concepts in niche- and trait-based ecology. Ecography.

Booth, B. D., S. D. Murphy, and C. J. Swanton. 2003. Weed ecology in natural and agricultural systems. CABI publishing.

Booth, B. D., and C. J. Swanton. 2002. Assembly theory applied to weed communities. Weed Science **50**:2-13.

Bossard, M., J. Feranec, and J. Otahel. 2000. CORINE land cover technical guide: Addendum 2000.

Braun-Blanquet, J., W. Gajewski, J. Walas, and M. Wraber. 1936. Classe des Rudereto-Secalinetales: groupements messicoles, culturaux et nitrophiles-rudérales du cercle de végétation méditerranéen. Imprimerie Mari-Lavit.

Breton, R. 1956. Recherches phytosociologiques dans la région de Dijon. . Annales de l'Institut National de la Recherche Agronomique **7A**:349-443 ; 561-641.

Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard, and R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. Journal of Ecology **96**:18-34.

Brown, J. H., and A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. Ecology **58**:445-449.

Bruggisser, O. T., M. H. Schmidt-Entling, and S. Bacher. 2010. Effects of vineyard management on biodiversity at three trophic levels. Biological Conservation **143**:1521-1528.

Callaway, R. M., and F. I. Pugnaire. 2007. Facilitation in plant communities. Pages 435-456 *in* F. I. Pugnaire and F. Valladares, editors. Functional Plant Ecology, Second Edition. CRC Press.

Cambecèdes, J., G. Largier, and A. Lombard. 2012. Plan national d'actions en faveur des plantes messicoles. Conservatoire botanique national des Pyrénées et de Midi-Pyrénées–Fédération des Conservatoires botaniques nationaux–Ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie.

Campos, J. A., M. Herrera, I. Biurrun, and J. Loidi. 2004. The role of alien plants in the natural coastal vegetation in central-northern Spain. Biodiversity and Conservation **13**:2275-2293.

Carboni, M., T. Münkemüller, L. Gallien, S. Lavergne, A. Acosta, and W. Thuiller. 2013. Darwin's naturalization hypothesis: scale matters in coastal plant communities. Ecography **36**:560-568.

Carboni, M., T. Münkemüller, S. Lavergne, P. Choler, B. Borgy, C. Violle, F. Essl, C. Roquet, F. Munoz, C. DivGrass, and W. Thuiller. 2016. What it takes to invade grassland ecosystems: traits, introduction history and filtering processes. Ecology Letters **19**:219-229.

Catford, J. A., C. C. Daehler, H. T. Murphy, A. W. Sheppard, B. D. Hardesty, D. A. Westcott, M. Rejmánek, P. J. Bellingham, J. Pergl, and C. C. Horvitz. 2012. The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **14**:231-241.

Catford, J. A., R. Jansson, and C. Nilsson. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. Diversity and Distributions **15**:22-40.

Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine, and S. W. Kembel. 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. Ecology Letters **12**:693-715.

Chamorro, L., R. M. Masalles, and F. X. Sans. 2016. Arable weed decline in Northeast Spain: Does organic farming recover functional biodiversity? Agriculture, Ecosystems & Environment **223**:1-9.

Chauvel, B., F. Dessaint, C. Cardinal-Legrand, and F. Bretagnolle. 2006. The historical spread of Ambrosia artemisiifolia L. in France from herbarium records. Journal of Biogeography **33**:665-673.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **31**:343-366.

Chytrý, M., V. JarošÍk, P. Pyšek, O. Hájek, I. Knollová, L. Tichý, and J. Danihelka. 2008a. Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. Ecology **89**:1541-1553.

Chytrý, M., L. C. Maskell, J. Pino, P. Pysek, M. Vila, X. Font, and S. M. Smart. 2008b. Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. Journal of Applied Ecology **45**:448-458.

Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington.

Colautti, R. I., and H. J. MacIsaac. 2004. A neutral terminology to define 'invasive' species. Diversity and Distributions **10**:135-141.

Collinge, S. K., C. Ray, and F. Gerhardt. 2011. Long-term dynamics of biotic and abiotic resistance to exotic species invasion in restored vernal pool plant communities. Ecological Applications **21**:2105-2118.

Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. Science **199**:1302-1310.

Connell, J. H., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist **111**:1119-1144.

Cordeau, S., R. G. Smith, E. R. Gallandt, B. Brown, P. Salon, A. DiTommaso, and M. R. Ryan. 2017. Timing of tillage as a driver of weed communities. Weed Science **65**:504-514.

Crawley, M. J. 2004. Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. Ecology **85**:3277-3288.

Dale, M. R. T., A. G. Thomas, and E. A. John. 1992. Environmental factors including management practices as correlates of weed community composition in spring seeded crops. Canadian Journal of Botany **70**:1931-1939.

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

Davis, M., J. Pergl, A.-M. Truscott, J. Johannes Kollmann, J. P. Bakker, R. Domenech, K. Prach, A.-H. Prieur-Richard, R. M. Veeneklaas, P. Pysek, R. Moral (del), R. J. Hobbs, S. L. Collins, S. T. A. Pickett, and P. B. Reich. 2005b. Vegetation change: a reunifying concept in plant ecology. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **7**:69-76.

Davis, M. A., M. K. Chew, R. J. Hobbs, A. E. Lugo, J. J. Ewel, G. J. Vermeij, J. H. Brown, M. L. Rosenzweig, M. R. Gardener, S. P. Carroll, K. Thompson, S. T. A. Pickett, J. C. Stromberg, P. D. Tredici, K. N. Suding, J. G. Ehrenfeld, J. Philip Grime, J. Mascaro, and J. C. Briggs. 2011. Don't judge species on their origins. Nature **474**:153-154.

Davis, M. A., J. P. Grime, and K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. Journal of Ecology **88**:528-534.

de Bello, F., J. N. Price, T. Münkemüller, J. Liira, M. Zobel, W. Thuiller, P. Gerhold, L. Götzenberger, S. Lavergne, and J. Lepš. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. Ecology **93**:2263-2273.

de la Fuente, E. B., S. A. Suárez, and C. M. Ghersa. 2006. Soybean weed community composition and richness between 1995 and 2003 in the Rolling Pampas (Argentina). Agriculture, Ecosystems and Environment **115**:229-236.

Deen, W., T. Hunt, and C. J. Swanton. 1998. Influence of temperature, photoperiod, and irradiance on the phenological development of common ragweed (Ambrosia artemisiifolia). Weed Science **46**:555-560.

Denslow, J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. Oecologia **46**:18-21.

Derksen, D. A., G. P. Lafond, A. G. Thomas, H. A. Loeppky, and C. J. Swanton. 1993. Impact of Agronomic Practices on Weed Communities: Tillage Systems. Weed Science **41:**409-417.

Dessaint, F., R. Chadoeuf, and G. Barralis. 1990. Etude de la dynamique d'une communaute adventice. Weed Research **30**:297-306.

Dietz, H., and P. J. Edwards. 2006. Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. Ecology **87**:1359-1367.

Donald, P., R. Green, and M. Heath. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences **268**:25-29.

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

Dray, S., P. Choler, S. Dolédec, P. R. Peres-Neto, W. Thuiller, S. Pavoine, and C. J. F. ter Braak. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. Ecology **95**:14-21.

Elith, J., and J. R. Leathwick. 2009. Species distribution models: ecological explanation and prediction across space and time. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **40**:677-697.

Elith, J., S. J. Phillips, T. Hastie, M. Dudík, Y. E. Chee, and C. J. Yates. 2011. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. Diversity and Distributions **17**:43-57.

Elton, C. S. 1927. Animal ecology. University of Chicago Press.

Essl, F., K. Biró, D. Brandes, O. Broennimann, J. M. Bullock, D. S. Chapman, B. Chauvel, S. Dullinger, B. Fumanal, and A. Guisan. 2015. Biological flora of the British Isles: Ambrosia artemisiifolia. Journal of Ecology **103**:1069-1098.

Foxcroft, L. C., S. T. Pickett, and M. L. Cadenasso. 2011. Expanding the conceptual frameworks of plant invasion ecology. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **13**:89-100.

Franklin, J., J. M. Serra-Diaz, A. D. Syphard, and H. M. Regan. 2016. Global change and terrestrial plant community dynamics. Proceedings of the National Academy of Sciences **113**:3725-3734.

Froud-Williams, R., D. Drennan, and R. Chancellor. 1983. Influence of cultivation regime on weed floras of arable cropping systems. Journal of Applied Ecology **20**:187-197.

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

Gaba, S., E. Gabriel, J. Chadœuf, F. Bonneu, and V. Bretagnolle. 2016. Herbicides do not ensure for higher wheat yield, but eliminate rare plant species. Scientific Reports **6**:30112.

Gabriel, D., I. Roschewitz, T. Tscharntke, and C. Thies. 2006. Beta diversity at different spatial scales: plant communities in organic and conventional agriculture. Ecological Applications **16**:2011-2021.

Gabriel, D., C. Thies, and T. Tscharntke. 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **7**:85-93.

Gaertner, M., A. Den Breeyen, C. Hui, and D. M. Richardson. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. Progress in Physical Geography **33**:319-338.

Gallagher, R., R. Randall, and M. Leishman. 2015. Trait differences between naturalized and invasive plant species independent of residence time and phylogeny. Conservation Biology **29**:360-369.

Gallien, L., and M. Carboni. 2017. The community ecology of invasive species: where are we and what's next? Ecography **40**:335-352.

Gardarin, A., C. Dürr, and N. Colbach. 2010. Effects of seed depth and soil aggregates on the emergence of weeds with contrasting seed traits. Weed Research **50**:91-101.

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

Garnier, E., S. Lavorel, P. Ansquer, H. Castro, P. Cruz, J. Dolezal, O. Eriksson, C. Fortunel, H. Freitas, C. Golodets, K. Grigulis, C. Jouany, E. Kazakou, J. Kigel, M. Kleyer, V. Lehsten, J. Lepš, T. Meier, R. Pakeman, M. Papadimitriou, V. P. Papanastasis, H. Quested, F. Quétier, M. Robson, C. Roumet, G. Rusch, C. Skarpe, M. Sternberg, J.-P. Theau, A. Thébault, D. Vile, and M. P. Zarovali. 2007. Assessing the Effects of Land-use Change on Plant Traits, Communities and Ecosystem Functioning in Grasslands: A Standardized Methodology and Lessons from an Application to 11 European Sites. Annals of Botany **99**:967-985.

Gaston, K. J., T. M. Blackburn, J. J. Greenwood, R. D. Gregory, R. M. Quinn, and J. H. Lawton. 2000. Abundance–occupancy relationships. Journal of Applied Ecology **37**:39-59.

Gaston, K. J., and R. A. Fuller. 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. Progress in Physical Geography **31**:213-225.

Gentili, R., F. Gilardelli, S. Ciappetta, A. Ghiani, and S. Citterio. 2015. Inducing competition: intensive grassland seeding to control Ambrosia artemisiifolia. Weed Research **55**:278-288.

Ghersa, C. M., and R. León. 1999. Successional changes in agroecosystems of the Rolling Pampa. Pages 487-502 *in* L. R. Walker, editor. Ecosystems of the world. Elsevier, New York.

Gooden, B., K. French, P. J. Turner, and P. O. Downey. 2009. Impact threshold for an alien plant invader, Lantana camara L., on native plant communities. Biological Conservation **142**:2631-2641.

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

Grime, J. P. 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. Nature **242**:344-347.

Grime, J. P. 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. Journal of Vegetation Science **17**:255-260.

Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. The Auk **34**:427-433.

Gross, N., T. M. Robson, S. Lavorel, C. Albert, Y. L. Bagousse-Pinguet, and R. Guillemin. 2008. Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. New Phytologist **180**:652-662.

Guerrero, I., P. Martínez, M. B. Morales, and J. J. Oñate. 2010. Influence of agricultural factors on weed, carabid and bird richness in a Mediterranean cereal cropping system. Agriculture, Ecosystems & Environment **138**:103-108.

Guillemin, J.-P., and B. Chauvel. 2011. Effects of the seed weight and burial depth on the seed behavior of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). Weed Biology and Management **11**:217-223.

Guisan, A., and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. Ecological Modelling **135**:147-186.

Gunton, R. M., S. Petit, and S. Gaba. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. Journal of Vegetation Science **22**:541-550.

Gurevitch, J., G. Fox, G. Wardle, and D. Taub. 2011. Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. Ecology Letters **14**:407-418.

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

Hanzlik, K., and B. Gerowitt. 2011. The importance of climate, site and management on weed vegetation in oilseed rape in Germany. Agriculture, Ecosystems and Environment **141**:323-331.

Hawes, C., A. J. Haughton, D. A. Bohan, and G. R. Squire. 2009. Functional approaches for assessing plant and invertebrate abundance patterns in arable systems. Basic and Applied Ecology **10**:34-42.

Hejda, M. 2012. What Is the Impact of Impatiens parviflora on Diversity and Composition of Herbal Layer Communities of Temperate Forests? Plos One **7**.

Hejda, M. 2013. Do species of invaded communities differ in their vulnerability to being eliminated by the dominant alien plants? Biological Invasions **15**:1989-1999.

Hejda, M., P. Pyšek, and V. Jarošik. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. Journal of Ecology **97**:393-403.

Henckel, L., L. Börger, H. Meiss, S. Gaba, and V. Bretagnolle. 2015. Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. Proc. R. Soc. B **282**:20150002.

Hillger, D. E., S. C. Weller, E. T. Maynard, and K. D. Gibson. 2006. Emergent weed communities associated with tomato production systems in Indiana. Weed Science **54**:1106-1112.

Holt, R. D. 1985. Population dynamics in two-patch environments: some anomalous consequences of an optimal habitat distribution. Theoretical Population Biology **28**:181-208.

Holzapfel, C., K. Tielbörger, H. A. Parag, J. Kigel, and M. Sternberg. 2006. Annual plant-shrub interactions along an aridity gradient. Basic and Applied Ecology **7**:268-279.

Holzner, W. 1978. Weed species and weed communities. Vegetatio **38**:13-20.

Holzner, W. 1982. Concepts, categories and characteristics of weeds. Pages 3-20 Biology and ecology of weeds. Springer.

Hubbell, S. P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. Coral Reefs **16**:9-21.

Hulme, P. E., and E. T. Bremner. 2006. Assessing the impact of Impatiens glandulifera on riparian habitats: partitioning diversity components following species removal. Journal of Applied Ecology **43**:43-50.

Hulme, P. E., P. Pyšek, V. Jarošík, J. Pergl, U. Schaffner, and M. Vilà. 2013. Bias and error in understanding plant invasion impacts. Trends in Ecology and Evolution **28**:212-218.

Hüppe, J., and H. Hofmeister. 1990. Syntaxonomische Fassung und Übersicht über die Ackerunkrautgesellschaften der Bundesrepublik Deutschland. Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft **2**:61-81.

Hutchinson, G. 1957. The multivariate niche. Pages 415-421 *in* Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, Cold Spring Harbor

Hutchinson, G. E. 1978. An introduction to population ecology. Yale University Press.

Hyvönen, T., J. Holopainen, and J. Tiainen. 2005. Detecting the spatial component of variation in the weed community at the farm scale with variation partitioning by canonical correspondence analysis. Weed Research **45**:48-56.

Hyvönen, T., E. Ketoja, J. Salonen, H. Jalli, and J. Tiainen. 2003. Weed species diversity and community composition in organic and conventional cropping of spring cereals. Agriculture, Ecosystems & Environment **97**:131-149.

Hyvönen, T., and J. Salonen. 2002. Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels - A six-year experiment. Plant Ecology **159**:73-81.

Inderjit, J. A. Catford, S. Kalisz, D. Simberloff, and D. A. Wardle. 2017. A framework for understanding human-driven vegetation change. Oikos **126**:1687-1698.

Isermann, M. 2008. Expansion of Rosa rugosa and Hippophaë rhamnoides in coastal grey dunes: effects at different spatial scales. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants **203**:273-280.

Jauzein, P. 1986. Échelonnement et périodicité des levées de mauvaises herbes. Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques **133**:155-166.

Jauzein, P. 1995. Flore des champs cultivés. Sopra-INRA, Paris.

Jauzein, P. 1997. La notion de messicole: tentative de définition et de classification. Le Monde des Plantes **458**:19-23.

Jauzein, P., and O. Nawrot. 2011. Flore d'Île-de-France. Quae, Toulouse.

Jeschke, J., L. G. Aparicio, S. Haider, T. Heger, C. Lortie, P. Pyšek, and D. Strayer. 2012. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. NeoBiota **14**:1.

Jeschke, J. M., S. Bacher, T. M. Blackburn, J. T. A. Dick, F. Essl, T. Evans, M. Gaertner, P. E. Hulme, I. KÜHn, A. MrugaŁA, J. A. N. Pergl, P. PyŠEk, W. Rabitsch, A. Ricciardi, D. M. Richardson, A. Sendek, M. VilÀ, M. Winter, and S. Kumschick. 2014. Defining the Impact of Non-Native Species. Conservation Biology **28**:1188-1194.

Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönisch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. V. Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. C. Iii, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, and C. Wirth. 2011. TRY – a global database of plant traits. Global Change Biology **17**:2905-2935.

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

Kearney, M., and W. Porter. 2009. Mechanistic niche modelling: combining physiological and spatial data to predict species' ranges. Ecology Letters **12**:334-350.

Kearns, C. A., D. W. Inouye, and N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. Annual Review of Ecology and Systematics **29**:83-112.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science **3**:157-164.

Kleijn, D., and L. A. C. Van Der Voort. 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: The effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. Biological Conservation **81**:57-67.

Koocheki, A., M. Nassiri, L. Alimoradi, and R. Ghorbani. 2009. Effect of cropping systems and crop rotations on weeds. Agronomy for Sustainable Development **29**:401-408.

Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, and J. M. Levine. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology **29**:592-599.

Kriticos, D. J., and R. P. Randall. 2001. A comparison of systems to analyse potential weed distributions. Pages 61-79 *in* R. H. Groves, F. D. Panetta, and J. G. Virtue, editors. Weed risk assessment. CSIRO Publishing.

Kropáč, Z., E. Hadač, and S. Hejný. 1971. Some remarks on the synecological and syntaxonomic problems of weed plant communities. Preslia **43**:139-153.

Kumschick, S., M. Gaertner, M. Vilà, F. Essl, J. M. Jeschke, P. Pyšek, A. Ricciardi, S. Bacher, T. M. Blackburn, J. T. A. Dick, T. Evans, P. E. Hulme, I. Kühn, A. Mrugała, J. Pergl, W. Rabitsch, D. M. Richardson, A. Sendek, and M. Winter. 2014. Ecological Impacts of Alien Species: Quantification, Scope, Caveats, and Recommendations. Bioscience **65**:55-63.

Lacourt, J. 1977. Essai de synthèse sur les syntaxons commensaux des cultures d'Europe. . Université de Paris Sud, Centre d'Orsay.

Larson, B. M., and C. Kueffer. 2013. Managing invasive species amidst high uncertainty and novelty. Trends in Ecology & Evolution **28**:255-256.

Lavoie, C., S. Joly, A. Bergeron, G. Guay, and E. Groeneveld. 2016. Explaining naturalization and invasiveness: new insights from historical ornamental plant catalogs. Ecology and Evolution **6**:7188-7198.

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

Lavorel, S., and M. Hutchings. 2013. Plant functional effects on ecosystem services. Journal of Ecology **101**:4-8.

Le Maignan, I. 1981. Contribution à l'étude des groupements de "mauvaises herbes" des cultures de France. Aspects synsystématiques et biologiques. Université de Paris-Sud XI, Faculté des Sciences d'Orsay.

Leeson, J. Y., J. W. Sheard, and A. G. Thomas. 2000. Weed communities associated with arable Saskatchewan farm management systems. Canadian Journal of Plant Science **80**:177-185.

Légère, A., F. C. Stevenson, and D. L. Benoit. 2005. Diversity and assembly of weed communities: Contrasting responses across cropping systems. Weed Research **45**:303-315.

Leiblein, M. C., and R. Lösch. 2011. Biomass development and CO2 gas exchange of Ambrosia artemisiifolia L. under different soil moisture conditions. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants **206**:511-516.

Leibold, M. A. 1995. The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. Ecology **76**:1371-1382.

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

Leskovsek, R., A. Datta, A. Simoncic, and S. Z. Knezevic. 2012. Influence of nitrogen and plant density on the growth and seed production of common ragweed (*Ambrosia artemisiifolia* L.). Journal of Pest Science **85**:527-539.

Levine, J. M., P. B. Adler, and S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters **7**:975-989.

Lewis, J. 1973. Longevity of crop and weed seeds: survival after 20 years in soil. Weed Research **13**:179-191.

Liebman, M., and E. Dyck. 1993. Crop rotation and intercropping strategies for weed management. Ecological Applications **3**:92-122.

Lopez, R., and M. Fennessy. 2002. Testing the floristic quality assessment index as an indicator of wetland condition. Ecological Applications **12**:487-497.

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

Loudyi, M. C., M. Godron, and D. El Khyari. 1995. Influence des variables ‚cologiques sur la distribution des mauvaises herbes des cultures du Sa‹s (Maroc central). Weed Research **35**:225-240.

MacDonald, A. A. M., and P. M. Kotanen. 2010. The effects of disturbance and enemy exclusion on performance of an invasive species, common ragweed, in its native range. Oecologia **162**:977-986.

MacDougall, A. S., and R. Turkington. 2005. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? Ecology **86**:42-55.

Maillet, J. 1992. Constitution et dynamique des communautés de mauvaises herbes des vignes de France et des rizières de Camargue. USTL, Montpellier.

Mamarot, J., and A. Rodriguez. 2003. Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures. ACTA, Paris, France.

Manhoudt, A. G. E., A. J. Visser, and G. R. de Snoo. 2007. Management regimes and farming practices enhancing plant species richness on ditch banks. Agriculture, Ecosystems and Environment **119**:353-358.

Marshall, E. J. P., and A. C. Moonen. 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. Agriculture, Ecosystems & Environment **89**:5-21.

Mas, M. T., S. L. Poggio, and A. M. C. Verdú. 2007. Weed community structure of mandarin orchards under conventional and integrated management in northern Spain. Agriculture, Ecosystems & Environment **119**:305-310.

Mas, M. T., and A. M. Verdú. 2003. Tillage system effects on weed communities in a 4-year crop rotation under Mediterranean dryland conditions. Soil and Tillage Research **74**:15-24.

Maskell, L. C., L. G. Firbank, K. Thompson, J. M. Bullock, and S. M. Smart. 2006. Interactions between non-native plant species and the floristic composition of common habitats. Journal of Ecology **94**:1052-1060.

Mayfield, M. M., and J. M. Levine. 2010. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecology Letters **13**:1085-1093.

McDonald, A., S. Riha, A. DiTommaso, and A. DeGaetano. 2009. Climate change and the geography of weed damage: analysis of US maize systems suggests the potential for significant range transformations. Agriculture, Ecosystems & Environment **130**:131-140.

McElroy, J. S. 2014. Vavilovian Mimicry: Nikolai Vavilov and His Little-Known Impact on Weed Science. Weed Science **62**:207-216.

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

Milberg, P., E. Hallgren, and M. Palmer. 2001. Timing of disturbance and vegetation development: how sowing date affects the weed flora in spring-sown crops. Journal of Vegetation Science **12**:93-98.

Minden, V., and M. Kleyer. 2011. Testing the effect–response framework: key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. Journal of Vegetation Science **22**:387-401.

Mohler, C., and A. Galford. 1997. Weed seedling emergence and seed survival: separating the effects of seed position and soil modification by tillage. Weed Research **37**:147-155.

Moles, A. T., and M. Westoby. 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. Oikos **113**:91-105.

Moss, D. 2008. EUNIS habitat classification–a guide for users. European Topic Centre on Biological Diversity.

Murphy, C. E., and D. Lemerle. 2006. Continuous cropping systems and weed selection. Euphytica **148**:61-73.

Nairn, J. J., W. A. Forster, and R. M. van Leeuwen. 2011. Quantification of physical (roughness) and chemical (dielectric constant) leaf surface properties relevant to wettability and adhesion. Pest management science **67**:1562-1570.

Navas, M., and C. Violle. 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? Community Ecology **10**:131-137.

Paine, R. T., and R. L. Vadas. 1969. The effects of grazing by sea urchins, Strongylocentrotus spp., on benthic algal populations. Limnology and Oceanography **14**:710-719.

Panetta, F. D., and B. Gooden. 2017. Managing for biodiversity: impact and action thresholds for invasive plants in natural ecosystems. NeoBiota **34**:53.

Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers, and L. Goldwasser. 1999. Impact: Toward a Framework for Understanding the Ecological Effects of Invaders. Biological Invasions **1**:3-19.

Pärtel, M., R. Szava-Kovats, and M. Zobel. 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. Trends in Ecology & Evolution **26**:124-128.

Pärtel, M., R. Szava-Kovats, and M. Zobel. 2013. Community completeness: linking local and dark diversity within the species pool concept. Folia Geobotanica **48**:307-317.

Perkins, L. B., E. A. Leger, and R. S. Nowak. 2011. Invasion triangle: an organizational framework for species invasion. Ecology and Evolution **1**:610-625.

Perronne, R., F. Munoz, B. Borgy, X. Reboud, and S. Gaba. 2017. How to design trait-based analyses of community assembly mechanisms: Insights and guidelines from a literature review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **25**:29-44.

Petit, S., S. Gaba, A.-L. Grison, H. Meiss, B. Simmoneau, N. Munier-Jolain, and V. Bretagnolle. 2016. Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. Agriculture, Ecosystems & Environment **223**:41-47.

Plaza, E. H., M. Kozak, L. Navarrete, and J. Gonzalez-Andujar. 2011. Tillage system did not affect weed diversity in a 23-year experiment in Mediterranean dryland. Agriculture, Ecosystems & Environment **140**:102-105.

Poggio, S. L., E. H. Satorre, and E. B. de la Fuente. 2004. Structure of weed communities occurring in pea and wheat crops in the Rolling Pampa (Argentina). Agriculture, Ecosystems & Environment **103**:225-235.

Pointereau, P., F. Coulon, F. Jiguet, A. Doxa, M.-L. Paracchini, and J.-M. Terres. 2010. Les systèmes agricoles à haute valeur naturelle en France métropolitaine. Le Courrier de l'environnement de l'INRA **59**:3-18.

Powell, K. I., J. M. Chase, and T. M. Knight. 2011. A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. American Journal of Botany **98**:539-548.

Powell, K. I., J. M. Chase, and T. M. Knight. 2013. Invasive Plants Have Scale-Dependent Effects on Diversity by Altering Species-Area Relationships. Science **339**:316-318.

Pulliam, H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. The American Naturalist **132**:652-661.

Pyšek, P., V. Jarošík, M. Chytrý, Z. Kropáč, L. Tichý, and J. Wild. 2005. Alien plants in temperate weed communities: prehistoric and recent invaders occupy different habitats. Ecology **86**:772-785.

Pyšek, P., V. Jarošík, P. E. Hulme, J. Pergl, M. Hejda, U. Schaffner, and M. Vilà. 2012. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. Global Change Biology **18**:1725-1737.

Pyšek, P., and J. Lepš. 1991. Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. Journal of Vegetation Science **2**:237-244.

Pyšek, P., D. M. Richardson, M. Rejmánek, G. L. Webster, M. Williamson, and J. Kirschner. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon **53**:131-143.

Quantin, A. 1946. Les groupements messicoles de la Bourgogne méridionale. Bulletin de la Société Botanique de France **93**:385-387.

Quantin, A. 1947. Les associations végétales des cultures sarclées en Bourgogne méridionale. Bulletin de la Société Botanique de France **94**:320-323.

Reever, M. K. J., and K. J. Rice. 2006. Variation in resource availability changes the impact of invasive thistles on native bunchgrasses. Ecological Applications **16**:528-539.

Rejmánek, M., and T. J. Stohlgren. 2015. Scale-dependent impacts of invasive species: a reply to Chase et al. (2015). Biology Letters **11**:20150402

Richards, C. L., O. Bossdorf, N. Z. Muth, J. Gurevitch, and M. Pigliucci. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. Ecology Letters **9**:981–993.

Richardson, D. M., P. Pysek, M. Rejm nek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, and C. J. West. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and Distribution **6**:65-112.

Richner, N., R. Holderegger, H. P. Linder, and T. Walter. 2015. Reviewing change in the arable flora of Europe: A meta-analysis. Weed Research **55**:1-13.

Robinson, R. A., and W. J. Sutherland. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. Journal of Applied Ecology **39**:157-176.

Roger-Estrade, J., G. Richard, J. Caneill, H. Boizard, Y. Coquet, P. Defossez, and H. Manichon. 2004. Morphological characterisation of soil structure in tilled fields: from a diagnosis method to the modelling of structural changes over time. Soil and Tillage Research **79**:33-49.

Roger-Estrade, J., G. Richard, A. Dexter, H. Boizard, S. De Tourdonnet, M. Bertrand, and J. Caneill. 2009. Integration of soil structure variations with time and space into models for crop management: a review. Pages 813-822 Sustainable Agriculture. Springer.

Santín-Montanyá, M., D. Martín-Lammerding, I. Walter, E. Zambrana, and J. Tenorio. 2013. Effects of tillage, crop systems and fertilization on weed abundance and diversity in 4-year dry land winter wheat. European Journal of Agronomy **48**:43-49.

Sax, D. F. 2002. Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. Diversity and Distributions **8**:193-210.

Seebens, H., T. M. Blackburn, E. E. Dyer, P. Genovesi, P. E. Hulme, J. M. Jeschke, S. Pagad, P. Pyšek, M. Winter, and M. Arianoutsou. 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. Nature Communications **8**:14435.

Shea, K., and P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends in Ecology and Evolution **17**:170-176.

Shipley, B., D. Vile, and É. Garnier. 2006. From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. Science **314**:812-814.

Shmida, A., and M. V. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography **12**:1-20.

Shresta, A., S. Z. Knezevic, R. C. Roy, B. R. Ball-Coelho, and C. J. Swanton. 2002. Effect of tillage, cover crop and crop rotation on the composition of weed flora in a sandy soil. Weed Research **42**:76-87.

Siebert, S., P. Döll, J. Hoogeveen, J.-M. Faures, K. Frenken, and S. Feick. 2005. Development and validation of the global map of irrigation areas. Hydrology and Earth System Sciences Discussions **2**:1299-1327.

Silc, U., S. Vrbnicanin, D. Bozic, A. Carni, and Z. D. Stevanovic. 2009. Weed vegetation in the north-western Balkans: diversity and species composition. Weed Research **49**:602-612.

Simberloff, D., J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. García-Berthou, M. Pascal, P. Pyšek, R. Sousa, E. Tabacchi, and M. Vilà. 2013. Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. Trends in Ecology and Evolution **28**:58-66.

Skálová, H., L. Moravcová, A. F. Dixon, P. Kindlmann, and P. Pyšek. 2015. Effect of temperature and nutrients on the growth and development of seedlings of an invasive plant. AoB Plants **7**.

Smith, R. G., and K. L. Gross. 2007. Assembly of weed communities along a crop diversity gradient. Journal of Applied Ecology **44**:1046-1056.

Soberón, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. Ecology Letters **10**:1115-1123.

Soberón, J., and M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. Proceedings of the National Academy of Sciences **106**:19644-19650.

Sosnoskie, L. M., C. P. Herms, and J. Cardina. 2006. Weed seedbank community composition in a 35-yr-old tillage and rotation experiment. Weed Science **54**:263-273.

Squire, G., S. Rodger, and G. Wright. 2000. Community-scale seedbank response to less intense rotation and reduced herbicide input at three sites. Annals of Applied Biology **136**:47-57.

Stevenson, F. C., A. L‚gŠre, R. R. Simard, D. A. Angers, D. Pageau, and G. P. Lafond. 1997. Weed species diversity in spring barley varies with crop rotation and tillage, but not with nutrient source. Weed Science **45**:798-806.

Stoate, C., N. D. Boatman, R. J. Borralho, C. Rio Carvalho, G. R. de Snoo, and P. Eden. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe Journal of Environmental Management **63** 337-365.

Stohlgren, T. J., D. Binkley, G. W. Chong, M. A. Kalkhan, L. D. Schell, K. A. Bull, Y. Otsuki, G. Newman, M. Bashkin, and Y. Son. 1999. Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. Ecological Monographs **69**:25-46.

Storkey, J. 2005. Modelling assimilation rates of 14 temperate arable weed species as a function of the environment and leaf traits. Weed Research **45**:361-370.

Storkey, J. 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. Weed Research **46**:513-522.

Storkey, J., S. Meyer, K. S. Still, and C. Leuschner. 2011. The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. Proc. R. Soc. B:rspb20111686.

Storkey, J., S. R. Moss, and J. W. Cussans. 2010. Using Assembly Theory to Explain Changes in a Weed Flora in Response to Agricultural Intensification. Weed Science **58**:39-46.

Strayer, D. L., V. T. Eviner, J. M. Jeschke, and M. L. Pace. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. Trends in Ecology & Evolution **21**:645-651.

Streit, B., S. B. Rieger, P. Stamp, and W. Richner. 2002. The effect of tillage intensity and time of herbicide application on weed communities and populations in maize in central Europe. Agriculture, Ecosystems and Environment **92**:211-224.

Streit, B., S. B. Rieger, P. Stamp, and W. Richner. 2003. Weed populations in winter wheat as affected by crop sequence, intensity of tillage and time of herbicide application in a cool and humide climate. Weed Research **43**:20-32.

Suding, K. N., S. Lavorel, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, S. Diaz, E. Garnier, D. Goldberg, D. U. Hooper, S. T. Jackson, and M. L. Navas. 2008. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. Global Change Biology **14**:1125-1140.

Sutherst, R. W. 2003. Prediction of species geographical ranges. Journal of Biogeography **30**:805-816.

Sutherst, R. W., G. F. Maywald, T. Yonow, and P. M. Stevens. 1999. CLIMEX: predicting the effects of climate on plants and animals. Pages 1-88. Australia CSIRO Publishing, Collingwood.

Tamado, T., and P. Milberg. 2000. Weed flora in arable fields of eastern Ethiopia with emphasis on the occurrence of Parthenium hysterophorus. Weed Research **40**:507-521.

te Beest, M., K. Esler, and D. Richardson. 2015. Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study. Plant Ecology **216**:293-305.

Thiele, J., M. Isermann, A. Otte, and J. Kollmann. 2010. Competitive displacement or biotic resistance? Disentangling relationships between community diversity and invasion success of tall herbs and shrubs. Journal of Vegetation Science **21**:213-220.

Thomas, A. G., and M. R. T. Dale. 1991. Weed community structure in spring-seede crops in Manitoba. Canadian Journal of Plant Science **71**:1069-1080.

Thuiller, W., L. Gallien, I. Boulangeat, F. de Bello, T. Munkemuller, C. Roquet, and S. Lavergne. 2010. Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. Diversity and Distributions **16**:461-475.

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton university press.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecology **80**:1455-1474.

Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **101**:10854-10861.

Tilman, D., J. Fargione, B. Wolff, C. D'Antonio, A. Dobson, R. Howarth, D. Schindler, W. H. Schlesinger, D. Simberloff, and D. Swackhamer. 2001. Forecasting Agriculturally Driven Global Environmental Change. Science **292**:281-284.

Trichard, A., A. Alignier, B. Chauvel, and S. Petit. 2013. Identification of weed community traits response to conservation agriculture. Agriculture, Ecosystems and Environment **179**:179-186.

Truscott, A. M., S. C. Palmer, C. Soulsby, S. Westaway, and P. E. Hulme. 2008. Consequences of invasion by the alien plant Mimulus guttatus on the-species composition and soil properties of riparian plant communities in Scotland. Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics **10**:231-240.

Ulber, L., H. H. Steinmann, S. Klimek, and J. Isselstein. 2009. An on-farm approach to investigate the impact of diversified crop rotations on weed species richness and composition in winter wheat. Weed Research **49**:534-543.

Van Acker, R. C., A. G. Thomas, J. Y. Leeson, S. Z. Knezevic, and B. L. Frick. 2000. Comparison of weed communities in Manitoba ecoregions and crops. Canadian Journal of Plant Science **80**:963-972.

van Kleunen, M., E. Weber, and M. Fischer. 2009. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. Ecology Letters **13**:235–245.

Violle, C., E. Garnier, J. Lecoeur, C. Roumet, C. Podeur, A. Blanchard, and M. L. Navas. 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. Oecologia **160**:747-755.

Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos **116**:882-892.

Vitousek, P. M., C. M. D'antonio, L. L. Loope, M. Rejmanek, and R. Westbrooks. 1997a. Introduced species: a significant component of human-caused global change. New Zealand Journal of Ecology **21**:1-16.

Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenco, and J. M. Melillo. 1997b. Human Domination of Earth's Ecosystems. Science **277**:494-499.

Vitta, J. I., D. Tuesca, and E. Puricelli. 2004. Widespread use of glyphosate tolerant soybean and weed community richness in Argentina. Agriculture, Ecosystems & Environment **103**:621-624.

Walker, K. J., C. N. R. Critchley, A. J. Sherwood, R. Large, P. Nuttall, S. Hulmes, R. Rose, and J. O. Mountford. 2007. The conservation of arable plants on cereal field margins: An assessment of new agri-environment scheme options in England, UK. Biological Conservation **136**:260-270.

Wallace, J. M., and T. S. Prather. 2016. Invasive spread dynamics of Anthriscus caucalis at an ecosystem scale: propagule pressure, grazing disturbance and plant community susceptibility in canyon grasslands. Biological Invasions **18**:145-157.

Walter, A. M., S. Christensen, and S. E. Simmelsgaard. 2002. Spatial correlation between weed species densities and soil properties. Weed Research **42**:26-38.

Warren, M., J. Hill, J. Thomas, J. Asher, R. Fox, B. Huntley, D. Roy, M. Telfer, S. Jeffcoate, and P. Harding. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. Nature **414**:65.

Weber, E., and D. Gut. 2004. Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe. Journal for Nature Conservation **3**:171-179.

Westman, W., F. Panetta, and T. Stanely. 1975. Ecological studies on reproduction and establishment of the woody weed, groundsel bush (*Baccharis halimifolia* L.: Asteraceae). Australian Journal of Agricultural Research **26**:855-870.

White, P. S., and S. T. A. Pickett. 1985. Chapter 1 - Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. Pages 3-13 *in* S. T. A. P. S. White, editor. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, San Diego.

Whittaker, R. H., S. A. Levin, and R. B. Root. 1973. Niche, habitat, and ecotope. The American Naturalist **107**:321-338.

Williamson, M., and A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. Ecology **77**:1661-1666.

Wilson, B. J., and P. Brain. 1991. Long-term stability of distribution of Alopecurus myosuroides Huds. within cereal fields. Weed Research **31**:367-373.

Wilson, P., and N. Aebischer. 1995. The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge. Journal of Applied Ecology **32**:295-310.

Wood, S. A., D. S. Karp, F. DeClerck, C. Kremen, S. Naeem, and C. A. Palm. 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. Trends in Ecology & Evolution **30**:531-539.

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

Ziska, L. H., and J. S. Dukes. 2014. Invasive species and global climate change. CABI.

Zobel, M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. Journal of Vegetation Science **27**:8-18.

- VII-

ANNEXES

ANNEXE 1

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

Agriculture, Ecosystems and Environment 128 (2008) 68–76

Contents lists available at ScienceDirect

Agriculture, Ecosystems and Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agee

Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France

Guillaume Fried [a,b], Lisa R. Norton [c], Xavier Reboud [a,*]

[a] INRA, UMR 1210, Biologie et Gestion des Adventices, F-21000 Dijon, France
[b] LNPV, Laboratoire National de la Protection des Végétaux, F-34000 Montpellier, France
[c] Centre for Ecology & Hydrology, Lancaster Environment Centre, Library Avenue, Bailrigg, Lancaster LA1 4AP, United Kingdom

ARTICLE INFO

Article history:
Received 14 February 2008
Received in revised form 22 April 2008
Accepted 9 May 2008
Available online 20 June 2008

Keywords:
Weed community
Weed survey
Agricultural practices
Environmental gradient
Broad scale
'Biovigilance Flore'

ABSTRACT

Multivariate analysis of data from approximately 700 arable fields from France was carried out to partition the respective importance of environmental factors *versus* management practices on weed species richness and composition. Overall, canonical correspondence analysis indicated that the major variations in species composition between fields were associated with human management factors; (1) the current crop type and (2) the preceding crop type. Three main weed communities were identified according to sowing season: winter, spring and summer-sown crops. The third most important gradient was associated with soil pH and soil texture to a lesser degree, resulting in highly contrasting weed communities on basic clay soils against those on acidic sandy soils. The influence of climate and geographical region was less pronounced and identified mainly through relationships with precipitation and longitude. Within individual crop types, the effect of other management practices became more prominent. Species richness is dependant on factors other than, or in addition to those influencing species composition, like those describing landscape organisation and/or tillage depth. Species richness (α-diversity) and community composition (β-diversity) had, for example, contrasting relationship to altitude: 300–450 m altitude giving high species richness but low species turnover. The variations observed in this large scale data set help to identify the agricultural practices which have had the most significant impact on the loss of species diversity in arable fields in recent decades.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

A major objective of most weed community ecology studies has been to identify patterns of species composition and distribution and to interpret these patterns in relation to known or presumed gradients in the environment. Factors found to act on the build up of weed communities include abiotic factors such as climate or soil properties (Andreasen et al., 1991), biotic factors such as competition from the crop (Caussanel, 1989) or other weed species, agricultural practices (Dale et al., 1992) and landscape heterogeneity (Weibull et al., 2003; Roschewitz et al., 2005; Boutin et al., 2008). While the main principles governing weed vegetation and its ecology are generally known, the large number of factors involved and their interactions have strongly limited attempts to measure the relative importance of each factor on either community composition or diversity (Pysek and Leps, 1991). However, some studies have attempted to rank the relative importance of several factors in different situations (Andersson and Milberg, 1998; Hallgren et al., 1999; Lososova et al., 2004). This approach was also the underlying objective of the phytosociological classification of vegetation which took place in the early 1930s.

In pioneering weed studies, phytosociologists made a fundamental distinction between the weed communities developing in cereals (*Secalietalia* Br.-Bl. 1936) and those developing in root crops (*Chenopodietalia* Br.-Bl. 1936) (Braun-Blanquet et al., 1936). Soil type was then established as a second order criterion to split the observed diversity within these crop types. Finally, within a particular soil type, broad scale regional differences were identified as the third gradient differentiating communities, with those from Mediterranean regions contrasting most with weed communities from northern regions. The most important factor differentiating between communities was thus one under human control. In the more recent work by Hüppe and Hofmeister (1990), weed vegetation of Central Europe is split into '*Papaveretalia rhoeadis* (Hüppe and Hofmeister, 1990)' from basic soils and

* Corresponding author at: Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/Université de Bourgogne, 17, rue Sully, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France.
Tel.: +33 3 80 69 31 84; fax: +33 3 80 69 32 22.
E-mail address: reboud@dijon.inra.fr (X. Reboud).

0167-8809/$ – see front matter © 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.
doi:10.1016/j.agee.2008.05.003

'*Sperguletalia arvensis* (Hüppe and Hofmeister, 1990)' from acidic soils. For these authors, the fundamental differentiating factor is environmental, not under human control. A number of multivariate analyses on weed community composition support the conclusion that environmental gradients play the key role in weed vegetation composition (Thomas and Dale, 1991; Dale et al., 1992; Andersson and Milberg, 1998; Lososova et al., 2004). On the other hand, management practices, especially crop types (i.e. summer *versus* winter crops, Hallgren et al., 1999), crop succession or tillage systems (Loudyi et al., 1995) have been recognized to explain the majority of variations in weed species composition over vast regions covering a large range of soil conditions. The lack of consensus on the relative importance of environmental against human controlled factors on weed community composition may however result from differences in the scale at which studies have been carried out, as well as the level of information on management practices included in the analysis. Here, one of our aims is to evaluate the effect of scale on the relative importance given to potential explanatory factors.

While community ecology is becoming more commonly applied to weed science, analyses of large data set of weed flora coupled with environmental and management variables are still seldom undertaken. To our knowledge, only three studies have been conducted over more than 500 fields in the last 15 years (Dale et al., 1992; Hallgren et al., 1999; Lososova et al., 2004), all of which respond to varying sampling strategies or contrast in the number and kind of factors considered. For West European weed vegetation, including Atlantic and Mediterranean areas, modern multivariate analysis has not to date been carried out on large data sets with the purpose of determining the relative importance of factors influencing the assemblage of weed communities, thus leaving only early empirical phytosociological theories (Braun-Blanquet et al., 1936; Le Maignan, 1981; Bardat et al., 2004) to classify weed community assemblages.

This paper analyses a large data set coupling weed flora and 14 agro-ecological factors collected between 2002 and 2004 on 694 arable fields across France. Our objectives were (1) to test the relationships between broad-scale environment gradients and management practices and weed species composition and diversity, (2) to rank the relative importance of each factor on species composition at a range of scales from the largest sample (all regions and all crops) to more restricted sub-samples and finally, (3) to see whether the same factors were involved in different measures of weed community richness and diversity.

2. Materials and methods

2.1. Weed survey

The 'Biovigilance Flore' framework, a weed survey set up in France in 2002 was designed to measure the impact of new innovations in agricultural land (Fried et al., 2007). The survey was carried out across a large number of fields (269 in 2002, 602 in 2003 and 798 in 2004) chosen to represent the diversity of cultural practices and environmental conditions present in arable fields in France. Apart from mountainous (Alp, Massif Central, Pyrenees) and Mediterranean areas where annual crops are poorly represented, the plots were regularly distributed across France (Fig. 1).

In each arable field, an area of approximately 2000 m^2 (50 m × 40 m) subject to normal field management practices was surveyed, positioned at least 20 m from field boundaries to avoid field edge effects (Marshall and Arnold, 1995). An equivalent control plot was located in an unsprayed area adjacent to the survey area. Surveys were performed by two or more trained persons walking across the survey area for a minimum of 20 min,

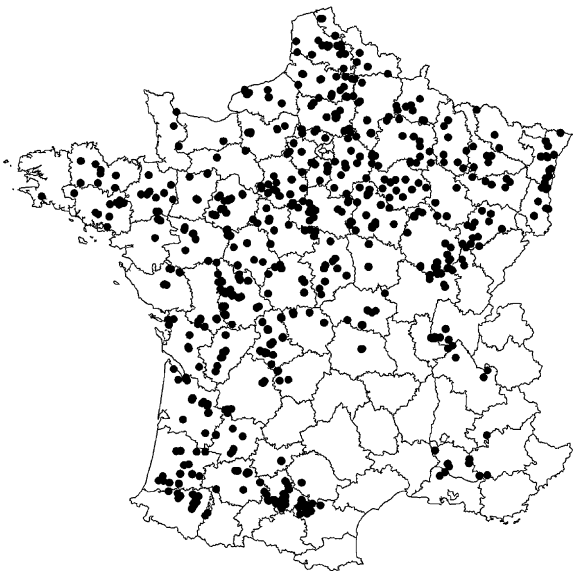


Fig. 1. Distribution of the 694 sampling plots across France. At this scale individual points may, in some cases, represent a number of plots.

recording all species observed until no more new species were found. The abundance of each species was estimated using six abundance classes as developed in Barralis (1976). This method takes into account the number of individuals per m^2, using the following scale intervals: '+' found once in the 2000 m^2 area; '1' less than 1 individual/m^2; '2' 1–2 individual/m^2; '3' 3–20 individuals/m^2; '4' 21–50 individuals/m^2; '5' more than 50 individuals/m^2. In each field, surveys were conducted twice (N1, N2) in each year in both the sprayed and control plot areas. The N1 survey took place 30–40 days after crop sowing, therefore survey date varied according to crop species. The N2 survey took place in spring (between the end of March and the beginning of April) for winter-sown crops, and in summer (around the beginning of July) for spring- and summer-sown crops. This second survey was generally made after herbicide treatments. Consequently the two sampling dates made it possible to account for seasonal variations in weed populations (i.e. weeds associated with both autumn and spring cropping patterns) as well as differences before and after post-emergence chemical weed control.

A few plant records determined only at the genus level were discarded from the analysis while other taxa known to be inconsistently identified at seedling stage were grouped at the genus level: *Valerianella* spp., *Lolium* spp., *Vicia* spp., *Bromus* spp., *Cerastium* spp., *Rubus* spp., *Crepis* spp., *Allium* spp., *Carex* spp. and *Sedum* spp.

2.2. Explanatory variables

Farmers were asked about the surveyed crop and preceding crop, the kind, number and maximum depth of tillage operations, the date of sowing and the kind, number and dose of herbicides used. Due to a huge diversity of responses on herbicide practices and only little explanatory weight at the studied scale (data not shown), the direct impact of herbicides will not be examined further in the present study but will be discussed as supplementary information. In order to analyse the effects of broad-scale environmental gradients, crop successions and tillage systems, we pooled the data from all four samples available for each field (i.e. the N1 and N2 surveys carried out in both the sprayed and the unsprayed control plot) to produce one list of weed species per year for each field. In total five management variables were

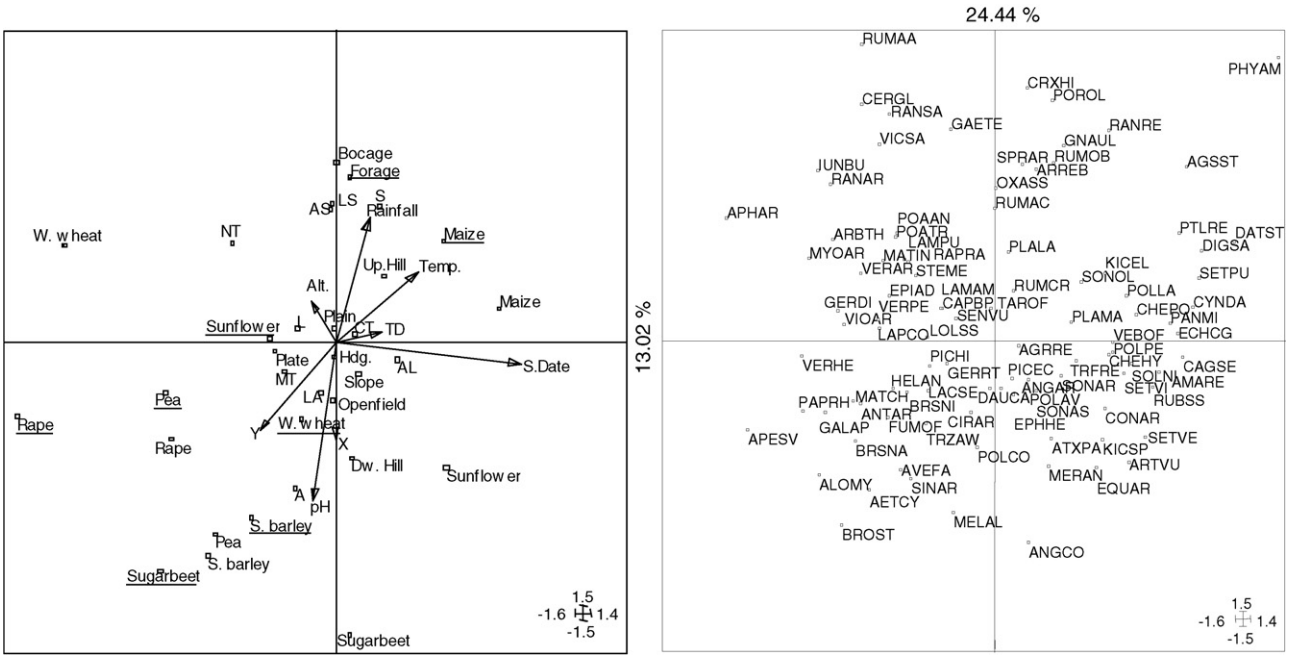


Fig. 2. Plots showing the results of canonical correspondence analysis (CCA) investigating the impacts of a range of environmental and management variables (plot 1) on weed communities (plot 2). Variables included in plot 1 are as follows: S. Date: sowing date; W. wheat: winter wheat; Rape: oilseed rape, (underlined crop names indicate that the crop was a preceding crop); NT: no-tillage; MT: minimum tillage; CT: conventional tillage; Hdg.: fields surrounded by hedges; Bocage: fields surrounded by hedges and meadows. A: clay; AL: clay loam; AS: sandy clay; L: silt loam; LS: silty clay; S: sandy loam and sand. The arrows indicate the direction and magnitude of responses. In plot 2 species codes refer to Bayer codes (Bayer, 1992) which are provided in Supplementary file. Species with low weight (frequencies of occurrence <5%) are not shown.

included in the analysis (as shown in brackets below). The variable 'Crop' (1) included maize (*Zea mays* L.), oilseed rape (*Brassica napus* L.), pea (*Pisum sativum* L.), spring barley (*Hordeum vulgare* L.), oats (*Avena sativa* L.), soyabean (*Glycine max* (L.) Merr.), sugar beet (*Beta vulgaris* L.), sunflower (*Helianthus annus* L.), common winter and durum wheat (*Triticum aestivum* L. and *T. durum* Desf.). The variable 'Preceding crop' (2) included all the above and one additional crop type: forage crops, comprising either of lucerne (*Medicago sativa* L.) or a rye-grass (*Lolium* spp.)/red clover (*Trifolium pratense* L.) mix. Tillage system (3) distinguished between three kinds of tillage systems: no-tillage (NT, i.e. implementing direct drilling), minimum tillage (MT) which consists in only chiselling the soil and conventional tillage (CT) including tilling the soil with mouldboard plough followed by one or more harrow and/or cover-crops passage(s). Tillage depth (4) and sowing date (5) comprised the final two management variables.

Environmental variables included in the analysis (nine in total—as shown in brackets below) were grouped into a number of categories; (a) soil conditions incorporating soil pH (1) and soil texture (2) in seven classes; clay, clay loam, sandy clay, silt loam, silty clay, sandy loam and sand, (b) climatic conditions as represented by mean temperature (3) and annual rainfall (4), obtained from 30 years METEO-France climatic data by the AURELHY method of interpolation (Benichou and Lebreton, 1987), (c) geographic position as given by the site longitude (*X*)(5), latitude (*Y*)(6) and altitude (*Z*)(7), (d) local agricultural land context around the field (landscape)(8) in three coarse landscape types; intensive open-field area, field surrounded (at least partly) by hedges and field included in mixed-cropping–breeding systems with hedges and both arable fields and meadows around, referred to in the following text by its French name 'bocage' and (e) local field topography (9) which was split into four classes: (i) plain or plate, (ii) at the bottom of hillside, (iii) on the top of hillside and (iv) on a slope.

Preliminary work in which we conducted separate analysis for each of the years (2002, 2003 and 2004) revealed very similar results across years for both weed composition and diversity (data not shown). Therefore in order to increase the robustness and generality of the results, data from all 3 years were analyzed together. The final analysis included 694 samples across the 2002–2004 period, after eliminating all observations with missing environmental data to improve statistical robustness.

2.3. Data analysis

First, we submitted the whole data set (694 sampled fields, 153 weed species observed in more than 1% of the surveyed fields and 14 explanatory variables) to canonical correspondence analysis (CCA; ter Braak, 1986) performed under 'R' Software (Ihaca and Gentleman, 1996) as implemented into the ade4 library (Thioulouse et al., 1997). Following the methodology of Lososova et al. (2004), we then tested for both gross and net effects of each of the 14 explanatory variables on species composition. Separate CCAs with a single explanatory variable were used to test gross effects. The effect of a particular variable after partitioning out the effect shared with the other explanatory variables (i.e. net effect) was tested using partial CCAs (pCCA), each with a single explanatory variable and the other 13 variables used as covariates. In each case, significances were tested by 1000 permutation tests. We used the ratio of a particular canonical eigenvalue over the sum of all eigenvalues (total inertia) as a rough measure of the proportion of variation explained by each factor, respectively. To further explore the hierarchy of factors and evaluate the possible influence of the study scale, we performed several successive analyses in which we separately examined subsets of samples nested within the variation of the main factor which had been previously shown to be influencing weed species composition.

The effect of each of the 14 variables on species richness (α-diversity) was tested using ANOVA. A principal component

analysis (PCA) was also performed to account for correlations between variables when determining which of the 14 variables would best correlate with total species richness. In order to assess patterns of β-diversity (i.e. the mean difference in weed species composition between samples) along the different gradients identified, we calculated β-diversity as mean Jaccard dissimilarity between all pairs of surveys ($1 - J$, where J is Jaccard similarity index; see Koleff et al., 2003). For quantitative variables, we partitioned the data set into either four or five parts according to practical significance along the gradients.

3. Results

3.1. Factors affecting weed composition

The variation of weed species composition across the whole data set was detected using CCA (Fig. 2). The first axis explained 24.4% of the variation and corresponded to differences between winter and spring crop types. The species associated with winter-sown crops were: *Aphanes arvensis*, *Veronica hederifolia*, *Papaver rhoeas*, *Myosotis arvensis*, *Juncus bufonius*, *Alopecurus myosuroides* and *Galium aparine*. Those associated with summer crops were: *Amaranthus retroflexus*, *Echinochloa crus-galli*, *Calystegia sepium*, *Cynodon dactylon*, *Setaria pumila*, *Digitaria sanguinalis* and *Datura stramonium*. The second axis explained 13.0% of total variation and was associated with a trophic gradient between acidic sandy soils of precipitation-rich areas to basic soils of drier areas. *Reseda phyteuma*, *Anagallis foemina*, *Bromus sterilis* and *Ammi majus* were associated with basic and clay rich-soils, and *Rumex acetosella*, *Phytolacca americana*, *Portulacca oleracea* and *Ranunculus sardous* were associated with acidic sandy soils. The third axis (8.2%) was mainly associated with a latitudinal-temperature gradient from Mediterranean to continental climates (not added in Fig. 2 for simplicity). The species typically associated with warm climates were *Legousia speculum-veneris*, *Anthemis arvensis* and *Reseda phyteuma* whilst *Galeopsis tetrahit*, *Gnaphalium uliginosum*, *Matricaria perforata* were associated with colder and more northern regions. Together, the 14 variables explained 34.75% of the total variation in species data.

According to permutation tests, 9 out of 14 variables were significantly linked to the species composition of the community (Table 1). The amount of variation in species data explained by the net effects of particular variables, as detected by partial CCAs (Table 1), was highest for crop and decreased first through preceding crop and soil pH, second through other major environmental variables (rainfall, soil texture, latitude and altitude) and was lowest for a third group of variables including both environmental and management variables (longitude, landscape and sowing date). Topography, tillage & temperature did not explain significant variations in species composition. Species ranks along the main gradients identified are summarized in Table 2.

3.2. Winter- and summer-sown crop subsets

As the main factor affecting weed community composition in the complete data set was crop type and particularly the division between winter- and summer-sown crops represented along CCA axis 1, a second analysis for each of these two sub-samples was performed independently (Table 1). In winter-sown crops, the main factors associated with CCA axes 1, 2 and 3 were respectively: the soil pH-precipitation gradient (14.6% of total variation), the latitudinal-temperature gradient (9.6%) and thirdly, differences between crop type in terms of sowing date (8.8%). The net effect, however, remained higher for the two management variables crop type (0.087/0.253 = 0.35) and preceding crop (0.29) than for the environmental gradients of soil pH (0.21) or longitude (0.24). In summer-sown crops, only two significant gradients were detected: the first gradient included the influence of latitude, temperature and preceding crop (17.5% of total variations) contrasting thermophilous species observed in maize grown in a monoculture

Table 1
Gross and net effect of tested variables on weed community composition in surveyed fields

Factors	Complete data set			Winter-sown crop			Summer-sown crop			Winter wheat			Maize		
	Gross effect	Net effect	*P*	Gross effect	Net effect	*P*	Gross effect	Net effect	*P*	Gross effect	Net effect	*P*	Gross effect	Net effect	*P*
Management practices															
Crop	0.89	0.18	***	0.59	0.35	**	0.35	0.24	***	–	–	–	–	–	–
Preceding crop	0.38	0.12	***	0.40	0.29	***	0.57	0.21	**	0.36	0.17		0.56	0.22	*
Sowing date	0.84	0.06	*	0.44	0.21		0.32	0.14	*	0.37	0.24		0.36	0.16	*
Tillage system	0.14	0.07		0.38	0.21		0.23	0.14		0.40	0.17		0.26	0.17	
Tillage depth	0.14	0.06		0.27	0.19		0.19	0.12		0.27	0.19	*	0.22	0.14	
Broad-scale environmental gradients															
Soil conditions															
Soil pH	0.37	0.11	***	0.64	0.21	***	0.58	0.20	***	0.65	0.21	**	0.60	0.21	***
Soil texture	0.20	0.10	**	0.42	0.25		0.32	0.20		0.44	0.21		0.31	0.22	
Climatic conditions															
Rainfall	0.29	0.10	***	0.55	0.18		0.49	0.23	***	0.51	0.17		0.51	0.25	***
Temperature	0.42	0.05		0.57	0.15		0.72	0.11		0.64	0.15		0.80	0.12	
Geographical position															
Latitude	0.24	0.09	**	0.61	0.17		0.59	0.13		0.65	0.16		0.66	0.13	
Longitude	0.40	0.07	***	0.41	0.24	***	0.45	0.22	***	0.48	0.28	**	0.52	0.24	***
Altitude	0.22	0.08	***	0.45	0.15		0.51	0.17	**	0.42	0.15		0.56	0.16	
Local environmental conditions															
Topography	0.09	0.07		0.26	0.20		0.19	0.14		0.26	0.17		0.19	0.15	
Landscape	0.20	0.07	*	0.45	0.19		0.32	0.16	*	0.41	0.17		0.32	0.16	*
All explanatory variables	0.35	0.35	***	0.25	0.25	***	0.22	0.22	***	0.25	0.25	**	0.23	0.23	***

Gross effect was calculated using separate CCAs each with one explanatory variable. Net effect was estimated with partial CCAs performed using one of the explanatory variables with the other 13 as covariables. Gross and net effect are estimated as the ratio between a particular eigenvalue and the sum of all eigenvalues. *P*-values associated with permutation tests on pCCA are as follows: $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.01$, $^{***}P < 0.001$.

Table 2
Species with highest fit in partial CCAs and their respective scores along ordination axis 1

Crop			Soil pH			Altitude			Longitude		
Species	Axis 1 score	Fit	Species	Axis 1 score	Fit	Species	Axis 1 score	Fit	Species	Axis 1 score	Fit
O. rape											
			Acidic pH			Low altitudes (≈10 m)			West		
Chenopodium hybridum	−0.85	0.019	*Arenaria serpyllifolia*	−1.65	0.010	*Xanthium strumarium*	−0.79	0.007	*Lithospermum arvense*	−0.98	0.009
Thlaspi arvense	−0.79	0.006	*Spergula arvensis*	−0.38	0.008	*Erophila verna*	−0.78	0.007	*Veronica polita*	−0.49	0.006
Sonchus arvensis	−0.45	0.013	*Polygonum lapathifolium*	−0.37	0.018	*Phytolacca americana*	−0.65	0.009	*Kicksia elatine*	−0.48	0.007
Geranium dissectum	−0.44	0.038	*Ranunculus sardous*	−0.34	0.010	*Centaurea cyanus*	−0.56	0.005	*Gnaphalium uliginosum*	−0.48	0.007
Mercurialis annua	−0.31	0.029	*Oxalis fontana*	−0.32	0.008	*Datura stramonium*	−0.37	0.013	*Oxalis fontana*	−0.48	0.012
Maize											
Echinochloa crus-galli	−0.20	0.014	*Rumex obtusifolius*	−0.30	0.015	*Aethusa cynapium*	−0.37	0.006	*Chenopodium hybridum*	−0.40	0.007
Polygonum persicaria	−0.19	0.018	*Chenopodium polyspermum*	−0.28	0.010	*Sonchus oleraceus*	−0.24	0.006	*Avena fatua*	−0.39	0.006
Chenopodium album	−0.18	0.021	*Datura stramonium*	−0.26	0.010	*Polygonum lapathifolium*	−0.20	0.006	*Setaria viridis*	−0.27	0.008
Amaranthus retroflexus	−0.14	0.007	*Echinochloa crus−galli*	−0.15	0.012	*Capsella bursa-pastoris*	0.16	0.011	*Rumex obtusifolius*	−0.25	0.009
S. barley											
Polygonum aviculare	0.13	0.011	*Polygonum persicaria*	−0.15	0.014	*Poa annua*	0.16	0.010	*Datura stramonium*	−0.17	0.005
Poa annua	0.15	0.018	*Veronica hederifolia*	0.16	0.009	*Cerastium glomeratum*	0.19	0.006	*Capsella bursa-pastoris*	−0.09	0.008
Veronica persica	0.20	0.014	*Fallopia convolvulus*	0.20	0.012	*Rubus spp.*	0.26	0.009	*Solanum nigrum*	0.03	0.007
Papaver rhoeas	0.23	0.010	*Convolvulus arvensis*	0.22	0.018	*Chenopodium polyspermum*	0.27	0.009	*Anagallis arvensis*	0.17	0.019
Viola arvensis	0.24	0.023	*Setaria viridis*	0.25	0.018	*Matricaria inodora*	0.29	0.007	*Setaria verticillata*	0.28	0.007
Alopecurus myosuroides	0.25	0.009	*Sinapis arvensis*	0.28	0.013	*Vicia sativa*	0.32	0.013	*Lactuca serriola*	0.36	0.013
Fallopia convolvulus	0.26	0.019	*Avena fatua*	0.37	0.009	*Oxalis fontana*	0.41	0.008	*Sorghum halepense*	0.37	0.007
W. wheat											
Aphanes arvensis	0.32	0.011	*Mercurialis annua*	0.39	0.039	*Poa trivialis*	0.58	0.009	*Panicum milliaceum*	0.39	0.007
Myosotis arvensis	0.41	0.015	*Ammi majus*	0.45	0.008	*Rumex acetosella*	0.65	0.009	*Anthemis arvensis*	0.57	0.013
Veronica hederifolia	0.45	0.033	*Aethusa cynapium*	0.47	0.010	*Digitaria ischaemum*	0.79	0.007	*Legousia speculum-veneris*	1.25	0.028
Legousia speculum-veneris	0.67	0.006	*Reseda phyteuma*	0.82	0.008	*Holcus mollis*	0.82	0.009	*Reseda phyteuma*	1.74	0.034
			Basic pH			High altitudes (≈450 m)			East		

Each column represents a separate partial CCA in which crop, soil pH, altitude and longitude were used sequentially, one at a time, as the explanatory variable while the effects of the other variables were subtracted by entering them as co-variables.

Table 3
Influence of management practices and environmental gradients on species richness

Variables	F	R^2
Landscape	$F_{2,606} = 49.71^{**}$	0.126
Tillage depth	$F_{4,694} = 22.66^{**}$	0.116
Sowing date	$F_{4,694} = 12.92^{**}$	0.070
Altitude	$F_{4,694} = 12.34^{**}$	0.067
Preceding crop	$F_{7,648} = 12.08^{**}$	0.066
Total rainfall	$F_{4,694} = 11.59^{**}$	0.063
pH	$F_{4,694} = 11.27^{**}$	0.061
Soil texture	$F_{6,676} = 11.24$	0.061
Crop	$F_{6,693} = 8.581^{**}$	0.070
Topography	$F_{4,665} = 7.268^{**}$	0.040
Tillage system	$F_{2,693} = 6.512^{*}$	0.019
Temperature	$F_{4,694} = 1.075$	0.009
Longitude	$F_{4,694} = 0.646$	0.004
Latitude	$F_{4,694} = 0$	0

P-values associated with one-way ANOVA are given with the following scale: $^{*}P < 0.05$, $^{**}P < 0.001$.

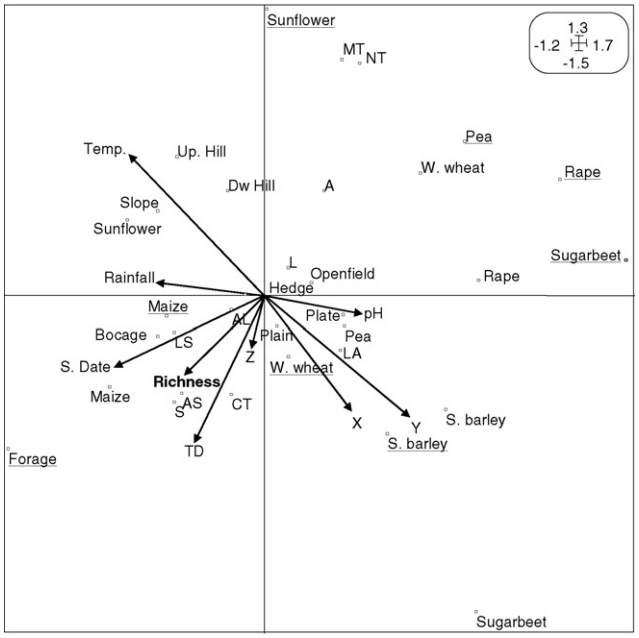


Fig. 3. Principal components analysis plot showing the correlations between species richness and environmental gradients and management practices. Abbreviations are as used in Fig. 2.

to species occurring in maize grown in a rotation with winter cereals or forage crops. The second gradient mainly represented the effects of soil pH and precipitation (13.0%) but also contrasted cropping systems including rotations with forage crops within a 'bocage' landscape to those including cereals in rotations within other landscape types. For summer-sown crops, the management variable crop type (0.24) only slightly outweighed the two broad-scale environmental gradients of longitude (0.22) and annual rainfall (0.23).

As crop type was still found to be the main factor affecting weed community composition for both winter-sown and, to a lesser degree, summer-sown subsets, a third analysis was performed for the two major crop types of these subsets, winter wheat and maize, respectively. The main gradients identified on CCA axes did not differ from those observed on the whole dataset as given in Table 1. In addition, at the scale of a given crop type, gradients associated

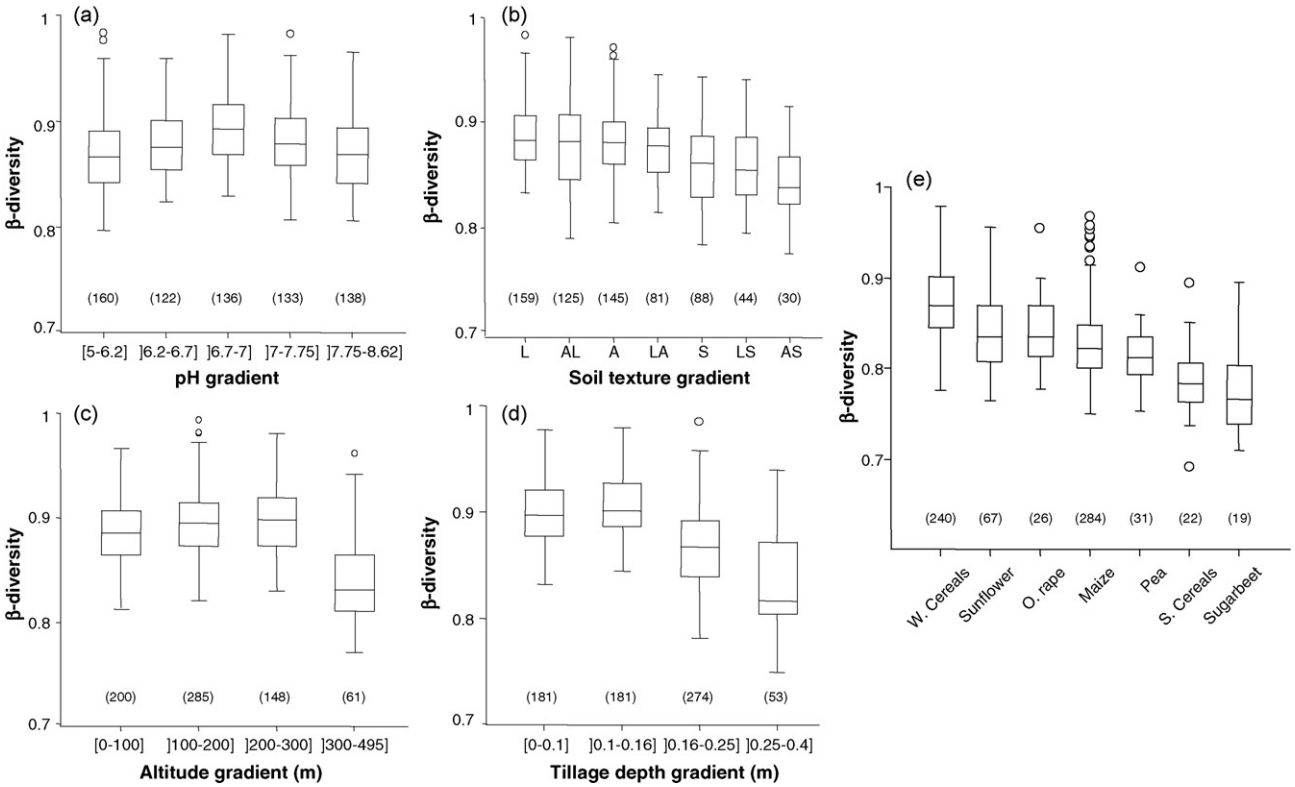


Fig. 4. β-Diversity (measured using mean pairwise Jaccard dissimilarity index) in relation to; (a) pH, (b) soil texture, (c) altitude, (d) tillage depth and (e) crop type. On the *X*-axis, samples were grouped according to practical significance along the gradients. For categorical variables, groups of samples were ordered from maximal to minimal β-diversity. For soil texture, abbreviations are as used in Fig. 2. Boxes represent interquartile ranges, containing 50% of values; the line across boxes is the median values; the whiskers are drawn from the top of the box up to the largest data point less than 1.5 times the box height from the box (the "upper inner fence"), and similarly below the box. Values outside the inner fences are shown as circles. Numbers in brackets refer to the number of samples in each group.

with management practices that were not detected at larger scales either became significant, e.g. tillage depths in winter wheat (Monte-Carlo permutation test, $P = 0.05$), or increased their significance, e.g. effects of sowing date in winter wheat (net effect rising from 0.21 to 0.24).

3.3. Species richness and β-diversity

Landscape had the greatest influence on species richness (Table 3). Fields situated in a 'bocage' landscape or 'landscapes including hedges' harbouring significantly more species than fields from open-field areas (15.2 ± 0.9, 15.0 ± 0.6 and 11.0 ± 0.4, respectively). The number of species per field was also greatly influenced by tillage depths with greater diversity in deeply tilled fields compared to fields where superficial or no tillage was applied. Sowing date and preceding crop were the two other variables under human control that affect species diversity. There were significant differences between summer-sown crops as represented by maize and sunflower containing 14.8 ± 0.5 and 13.2 ± 1.2 species per field, respectively, compared to 10.1 ± 0.4 in winter wheat. Crops following forage crops harbouring almost twice the overall mean species richness (22.7 ± 2.4 compared to 12.7 species) while at the opposite extreme, crops following sugarbeet were very poor (6.9 ± 0.8). Species richness was also associated to some environmental gradients with an increasing number of species per field at higher altitude and under higher annual rainfall as well as on acidic soils and sandy textures. PCA (Fig. 3) showed that the maximum number of species per field was observed in fields with deeply tilled soil, sandy (either sandy clay, sandy loam or sand) soils, acidic pH conditions, late sown crops and relatively high altitudes.

Conversely, Jaccard dissimilarity values for β-diversity (where values closer to 1 represented higher β-diversity) indicated that β-diversity decreased at high altitude (above 300 m), under extreme pH (acid or basic), or in sandy soils (Fig. 4). Higher β-diversities were also found in winter cereals compared to spring cereals or sugarbeet and under no-tillage systems (Fig. 4). Other variables showed no clear pattern although significant differences of β-diversity were detected between categories.

4. Discussion

The present analysis aimed to identify the main factors affecting weed species composition and diversity in order to rank the relative importance of environmental *versus* management factors as explanatory variables. High explanatory weight attached to management factors would open up possibilities for cropping systems with reduced impacts on weed diversity. It would also pinpoint the agricultural practices with the highest negative impact on species diversity under different environmental conditions. Conversely, high weightings of environmental variables would suggest that any strategy aimed at enhancing weed communities would gain from targeting a geographic area of defined interest rather than exploring management options.

4.1. The effect of crop type

Crop type had the most significant influence on species composition although it had a low impact on species richness. Three main weed community types were identified according to sowing season; (a) winter-sown crops (winter cereals and oilseed rape), (b) spring-sown crops (spring cereals, pea and sugarbeet) and (c) summer-sown crops (maize, sunflower and soyabean). The pCCA showed that even when partitioning out effects of other possibly correlated variables (e.g. sowing date), crop type remained the most significant factor. This indicates that in addition to sowing date, crop type is likely to affect other variables known to vary with crop type such as main herbicide families and fertilization regimes (Andersson and Milberg, 1998). In addition to crop-specific management practices, we might also expect that each crop would result in different ecological conditions for weeds with regard to light conditions or growth phenology (Hallgren et al., 1999).

The results observed here contrast with other recent weed community analysis which showed the role of management practices to be minimal, highlighting instead the importance of geographical variability on weed vegetation (Hüppe and Hofmeister, 1990; Thomas and Dale, 1991; Dale et al., 1992; Salonen, 1993; Lososova et al., 2004). This potential discrepancy between studies could result from differences in sampling methods between the studied datasets (e.g. the extent of the cropping systems under study, the areas studied – although many weed species have extensive distributions – and the breadth of environmental gradients considered) or may rely upon decisions made in the data analysis. In the present analysis, the sampling method has been defined in order to be able to answer agronomical questions (surveys in sprayed and unsprayed control plot, plots of identical size to allow comparisons between fields). This differs from the traditional methods of the phytosociologists that are more centred on the vegetation per se (for example, plot size should vary according to the species-area relationships to capture the whole community). It should also be kept in mind that the consideration of data from unsprayed control plots resulting in an 'artificial weed composition' clearly distinguishable from that in the plots under normal agricultural practice may contribute to differences between this and other studies. Additionally, the pooling of samples from different seasons (N1 and N2 surveys) may have increased the effect of 'Crop type' at the expense of seasonal variation.

The potential effect of decisions made in the data analysis can be illustrated using the study of Lososova et al. (2004), where the variable defined as 'Crop' referred to the two broad groupings 'Cereals' and 'Root Crops', thereby including in each category crops sown at very different times of the year and mixing perennial and annual crops within the same categories. Applying this classification rule on our data set, we found that the effect of crop type dropped from 0.31 to 0.05 in terms of gross effect and from 0.06 to 0.03 in terms of net effect. A number of the studies cited above only examined spring-seeded crops (Thomas and Dale, 1991; Dale et al., 1992; Salonen, 1993). Our embedded scale analyses clearly showed that homogenizing crop type tended to increase the weight attached to regional variables: see, for example the evolution of the net effects of longitude in Table 1. However, even when we split the analysis among crop types sown in (a) winter or (b) summer, crop type still explained the largest variations in species composition. Long-term studies covering a 50-year period (Hallgren et al., 1999; Lososova et al., 2004) which included time as a variable revealed that important changes have occurred in the composition of weed communities associated with specific crop types. Based on the comparison between the data set analyzed in this paper and a former survey performed in the 1970s, we showed that the spectrum of the most common weeds found in oilseed rape shifted from winter wheat specialist species in the 1970s to oilseed rape specialist species in the 2000s (Fried and Reboud, 2007). Such a major shift in weed community composition over time would thus reduce the importance of crop type when analysing long-term datasets. This specific example strongly suggests that herbicide use should be considered when trying to capture changes in weed communities over time. The shift in active ingredients used in herbicides for certain crops in the past 30 years had dramatically affected weed communities as shown in sunflower (Fried et al., in press).

4.2. The effect of broad-scale environmental gradients

Broad-scale environmental gradients explained large variations in weed species composition, particularly within a given crop type, while their relative importance on species richness was much lower. Soil pH was the main broad-scale environmental gradient differentiating between weed communities within different crop types on the basis of the presence of calcifuge or calcicole species. As found in other studies covering Central Europe (Hüppe and Hofmeister, 1990; Ries, 1992; Mucina, 1993), the pH gradient was found to co-vary with a gradient of annual rainfall, with the main discontinuity in ecological conditions occurring between the weed vegetation of basic soils in drier areas *versus* that of more acidic soils in precipitation-rich areas. While this gradient is of established significance and therefore predictable, the significance of the longitudinal gradient at a range of scales, was less expected. Longitude was the main factor affecting weed community composition in both winter wheat and in maize (in addition to soil pH or total rainfall, respectively). A previous study focusing on oilseed rape weed communities (Fried and Reboud, 2007) showed that such a gradient is likely to be associated with low winter minimum temperatures thereby discriminating between frost-susceptible and frost-tolerant species in oilseed rape. In this crop type, species such as *Mercurialis annua* or *Chenopodium album* only develop in the Atlantic (warmer) regions of France.

Finally, our data set also highlight an increase in species richness with Altitude, in sandy and very acidic soils. Higher numbers of species per field at higher altitudes (ranging from 300 to 495 m) are probably a side effect of lower agricultural intensity in upland areas as previously suggested by Lososova et al. (2004). The mean number of herbicide treatments in fields above 300 m altitude is indeed significantly lower (1.21 ± 0.05 S.E.; min: 0, max: 2) than that of fields at lower altitudes (mean 1.59 ± 0.03 S.E.; min: 0, max: 6). More generally, we may expect more extensive agricultural practices under marginal environmental conditions (e.g. poor sandy and/or acidic soils).

Importantly we found that β-diversity showed the opposite pattern, i.e. it was reduced at higher altitudes, on soils with extreme acid or basic pH and on sandy soils. As these conditions were found in different areas, this would suggest that the same set of species were found on these more extreme conditions irrespective of the region or cropping systems under consideration (e.g. on very acid soils, *Gnaphalium uliginosum*, *Spergula arvensis* and *Galeopsis tetrahit* were found together in geographically distinct regions such as Franche-Comté, Limousin or Aquitain or in different crop types, i.e. winter wheat or maize).

4.3. The effect of management practices and local environment

When considered at the largest global scale, the impacts of both management practices and local landscape environment on weed species composition are limited, while, conversely, these variables were found to be highly correlated with species richness at this scale. Species richness was 33% higher in fields located in diversified landscapes surrounded by hedges and meadows than in field located in open areas. This result is in agreement with the studies of Gabriel et al. (2005) and Roschewitz et al. (2005) showing that increased landscape complexity enhances species diversity in arable fields. Further studies may be able to partition this increase between a direct influence of hedges (acting as potential refuges for weed populations or to increase isolation between fields) and the indirect influence of other (extensive) management practices usually associated with these landscape types as in Boutin et al. (2008).

The study also revealed that tillage depth had more influence on species richness than tillage system with the lowest species richness observed in superficially tilled soils (Table 3). According to the literature, the impact of tillage system on species richness remains under debate with cases where reduced tillage was found to increase diversity (Mas and Verdu, 2003; Sosnoskie et al., 2006) and others where the impact of reduced tillage on diversity was found to depend upon other management practices such as crop rotation (Stevenson et al., 1997; Legère et al., 2005). This indicates that the precise effect of reduced tillage should therefore be explored for specific crop types in relation to herbicide use, application rates, active ingredients and timing of applications. Finally, we found that management practices had a more significant effect on weed species composition at the finest scale, i.e. for a particular crop type than at the broad scale (Table 1, tillage depth or sowing date in winter wheat).

4.4. Managing weed species composition and diversity

Our study showed that weed community composition and species richness are not generally correlated with the same sets of environmental factors and management practices although both are largely influenced by crop type and/or preceding crop. We believe that, without subsidies, farmers are unlikely to manage in such a way as to encourage diversity of weed communities on their land. Higher weed diversity could however be perceived positively. For example, a species-rich weed community, within threshold limits, may favour diversity at other trophic levels (e.g. birds and insects of conservation values (De Snoo, 1999). Moreover, species-rich communities would help to contain pest outbreaks by maintaining populations of predators and parasites. Conversely, composition may remain of greater direct significance for farmers as the presence of some weed species may have serious implications for management (Legère et al., 2005). The overriding importance of the variables 'Crop' and 'Preceding crop' on species composition, with different sets of species associated with particular cropping practices, suggests that farmers could induce important shifts in their weed flora by simply altering their choice of crops and rotational practices. A complex rotation would aid weed control as the resulting communities would not contain dominant (noxious) species. On the other hand, a varied crop rotation could be favourable to species that can grow under a large range of cropping conditions, thus resulting in weed communities rich in generalist species (i.e. species with the most central position in CCA plot on Fig. 2).

In general, fields harbouring species-rich communities are correlated with (i) marginal environmental conditions, i.e. fields located on slope and poor sandy soils rather than in fields located at the bottom of hills on fertile clay soils and (ii) in mid-altitudinal areas where the landscape includes hedges and meadows and forage crops in the rotation. Fields of this type are often part of a mixed-cropping-breeding system that is dependant on both animal and crop production and uses extensive practices compared to more intensive cereal-based cropping systems.

If we assume that the diversity of spatial patterns covered in this study may be representative of changes in agricultural practices over time, it is possible to highlight some of the factors which may have been involved in the maintenance or loss of species diversity in the recent past. Thus, landscape simplification including; the loss of hedges, simplification of crop rotations, abandonment of forage crops and increasing soil nutrient richness are likely to be among the factors which have had the greatest impact on the decline of weed species richness within agrosystems. Agri-environmental schemes aimed at addressing losses in plant diversity in agricultural land should therefore favour the

maintenance of mixed farming practices as the whole farm management system (including landscape management) appears to enhance species richness.

5. Conclusion

Statistical analyses of a large data set covering a 1000-km south-to-north and west-to-east transect through France, confirmed, clarified and broadened our knowledge of weed species communities. Firstly, the study indicated the primary importance of crop type in differentiating between weed communities. Contrary to early phytosociologist's systems and other recent studies, the effect of crop type was not related to differences in management practices between cereals and root crops, but rather to sowing dates, with three important periods of soil disturbance: autumn–winter, spring and summer. By applying nested scale approaches, the study indicated that crop type and preceding crop, i.e. factors under human control, better discriminate between weed communities than any broad-scale environment gradient. Our study also reinforced previous findings indicating complex relationships between weed communities and a gradient combining the effects of soil pH and total rainfall. Finally, our study showed the importance of landscape diversity on local weed species richness.

Acknowledgements

The authors acknowledge all people involved in the French weed monitoring network 'Biovigilance Flore' for providing data. The current field survey is financed by the French Ministry of Agriculture. G. Fried has been granted by a FCPR (Formation Complémentaire Par la Recherche) provided by the French Ministry of Agriculture. This study has received funding from ANR VIGIWEED.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.agee.2008.05.003.

References

Andersson, T.N., Milberg, P., 1998. Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. Weed Sci. 46, 30–38.
Andreasen, C., Streibig, J.C., Haas, H., 1991. Soil properties affecting the distribution of 37 weed species in Danish fields. Weed Res. 31, 181–187.
Bardat, J., Bioret, F., Botineau, M., Boullet, V., Delpech, R., Gehu, J.M., Haury, J., Lacoste, A., Rameau, J.C., Royer, J.M., Roux, G., Touffet, J., 2004. Prodrome des Végétations de France. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: 5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes, INRA, Dijon, pp. 59–68.
Bayer, 1992. In: Bayer, A.G. (Ed.), Important Crops of the World and Their Weeds. 2nd ed. Leverkusen.
Benichou, P., Lebreton, O., 1987. Prise en compte de la topographie pour la cartographie des champs pluviométriques statistiques. La Météorologie 7, 23–34.
Braun-Blanquet, J., Gajewski, W., Wraber, M., Walas, J., 1936. Prodrome des groupements végétaux. 3. In: Classe des Rudereto-Secalinetales, Centre National de Recherche Scientifique, Montpellier.
Boutin, C., Baril, A., Martin, P.A., 2008. Plant diversity in crop fields and woody hedgerows of organic and conventional farms in contrasting landscapes. Agric. Ecosyst. Environ. 123, 185–193.
Caussanel, J.P., 1989. Nuisibilité et seuil de nuisibilité des mauvaises herbes dans une culture annuelle: situation de concurrence bispécifique. Agronomie 9, 219–240.
Dale, M.R.T., Thomas, A.G., John, E.A., 1992. Environmental factors including management practices as correlates of weed community composition in spring seeded crops. Can. J. Bot. 70, 1931–1939.
De Snoo, G.R., 1999. Unsprayed field margins: effects on environment, biodiversity and agricultural pratice. Landsc. Urban Plann. 46, 151–160.
Fried, G., Reboud, X., 2007. Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de cultures. OCL 14, 1–9.
Fried, G., Reboud, X., Gasquez, J., Delos, M., 2007. Le réseau « Biovigilance Flore »: présentation du dispositif et première synthèse des résultats. In: Proceedings 2007 AFPP. 20ème Conférence du Columa. Journées Internationales sur la Lutte Contre les Mauvaises Herbes, Dijon, pp. 315–325.
Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., in press. A functional analysis of large-scale temporal shifts in the sunflower weed assemblages in France between 1970 and 2000. J. Veg. Sci.
Gabriel, D., Thies, C., Tscharntke, T., 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. Perspect. Plant Ecol. 7, 85–93.
Hallgren, E., Palmer, M.W., Milberg, P., 1999. Data diving with cross-validation: an investigation of broad-scale gradients in Swedish weed communities. J. Ecol. 87, 1037–1051.
Hüppe, J., Hofmeister, H., 1990. Syntaxonomische fassung und übersicht über die ackerunkrautgesellschaften der bundesrepublik Deutschland. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 2, 61–81.
Ihaca, R., Gentleman, R., 1996. R: a language for data analysis and graphics. J. Comput. Graph. Stat. 5, 299–314.
Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. J. Anim. Ecol. 72, 367–382.
Legère, A., Stevenson, F.C., Benoit, D.L., 2005. Diversity and assembly of weed communities: contrasting responses across cropping systems. Weed Res. 45, 303–315.
Le Maignan, I., 1981. Contributions à l'étude des groupements de mauvaises herbes des cultures françaises. Aspects synsystématiques et biologiques. Ph.D. Thesis. Université Paris-Sud, Orsay.
Lososova, Z., Chytry, M., Cimalova, S., Kropac, Z., Otypkova, Z., Pysek, P., Tichy, L., 2004. Weed vegetation of arable land in Central Europe: gradients of diversity and species composition. J. Veg. Sci. 15, 415–422.
Loudyi, M.C., Godron, M., El Khyari, D., 1995. Influence des variables écologiques sur la distribution des mauvaises herbes des cultures du Saïs (Maroc central). Weed Res. 35, 225–240.
Marshall, E.J.P., Arnold, G.M., 1995. Factors affecting field weed and field margin flora on a farm in Essex, UK. Landsc. Urban Plann. 31, 205–216.
Mas, M.T., Verdu, A.M.C., 2003. Tillage system effects on weed communities in a 4-year crop rotation under mediterranean dryland conditions. Soil Till. Res. 74, 15–24.
Mucina, L., 1993. Stellarietea mediae. In: Mucina, L., Grabherr, G., Ellmauer, T. (Eds.), Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil I. Anthropogene Vegetation. Gustav Fischer Verlag, Jena, pp. 110–168.
Pysek, P., Leps, J., 1991. Response of a weed community to nitrogen fertilization: a multivariate analysis. J. Veg. Sci. 2, 237–244.
Ries, C., 1992. Überblick über die ackerunkrautvegetation österreichs und ihre entwicklung in neuerer. Zeit. Diss. Bot. 187, 1–188.
Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. J. Appl. Ecol. 42, 873–882.
Salonen, J., 1993. Weed infestation and factors affecting weed incidence in spring cereals in Finland—a multivariate approach. Agric. Food Sci. Finland 2, 525–536.
Sosnoskie, L.M., Herms, N.P., Cardina, J., 2006. Weed seedbank community composition in a 35-yr-old tillage and rotation experiment. Weed Sci. 54, 263–273.
Stevenson, F.C., Légère, A., Simard, R.R., Pageau, D., 1997. Weed species diversity in spring barley varies with crop rotation and tillage, but not with nutrient source. Weed Sci. 45, 798–806.
ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 69, 69–77.
Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S., Olivier, J.M., 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. Stat. Comput. 7, 75–83.
Thomas, A.G., Dale, M.R.T., 1991. Weed community structure in spring-seeded crops in Manitoba. Can. J. Plant Sci. 71, 1069–1080.
Weibull, A.C., Ostman, O., Granqvist, A., 2003. Species richness in agroecosystems: the effect of landscape, habitat and farm management. Biodivers. Conserv. 12, 1335–1355.

ANNEXE 2

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

Journal of Vegetation Science 20, 2009
doi: 10.3170/2008-8-18465, published online 24 June 2008
© IAVS; Opulus Press Uppsala.

A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France

Fried, G.[1,2,3]**; Chauvel, B.**[1,4] **& Reboud, X.**[1*]

[1]*INRA, UMR 1210 Biologie et Gestion des Adventices, INRA/ENESAD/UB, BP 86510, F-21065 Dijon CEDEX, France;*
[2]*Present address: LNPV, Laboratoire National de la Protection des Végétaux, F-34000 Montpellier, France;*
[3]*E-mail fried@supagro.inra.fr;* [4]*E-mail chauvel@dijon.inra.fr;*
[*]*Corresponding author; Fax +33 380693222; E-mail reboud@dijon.inra.fr*

Abstract

Questions: What are the relationships between weed species traits and their change in distribution over a 30-year period? What does it tell us about factors that have driven shifts in the composition of weed communities?

Location: France.

Methods: We analysed the links between change in the status of weed species in sunflower crops (decreasing or increasing) and a set of 17 traits using data sets collected in the 1970s and the 2000s, respectively. We analysed the contribution of traits to explain changes in the status of species both individually and in a multivariate way by mean of a clustering of species into functional groups.

Results: 69% of the most widespread species had significantly changed their frequency rank status over the last 30 years. Nearly two thirds of the increasing species belonged to a single functional group, out of the five groups identified in this analysis. Overall, the weed flora occurring in sunflower crops has specialised since the 1970s in favour of 'sunflower mimicking' functional groups: increasing species were more nitrophilous, more heliophilous, less sensitive to sunflower herbicides and shared a rapid summer life cycle.

Conclusions: The individual trait approach gave some indication as to the environmental factors likely to have caused the shift in sunflower weed communities. The functional group approach seemed to outperform direct trait comparisons as it accounted for major traits combinations i.e. cases where a species has a number of favourable traits, but is severely disadvantaged by the possession of one or a few deleterious traits.

Keywords: Agricultural practice; Diachronic survey; *Helianthus annuus*; Multiple correspondence analysis; Plant functional type; Species temporal turnover; Trait-based approach; Vegetation monitoring.

Nomenclature: Jauzein (1995).

Abbreviations: MCA = Multiple Correspondence Analysis; IV = Indicator Value.

Introduction

The clearing of large areas of natural habitat for cultivation has increased the distribution of open, disturbed habitats and enabled a broad range of species presenting biological characteristics favoured under these conditions to establish as arable weeds (Kropač et al. 1971). Ever since, the continuous introductions of novel crops and associated agricultural practices have exerted novel selection pressures leading to genetic adaptive changes at the intraspecific weed species level such as herbicide resistance evolution (Roux & Reboud 2007), as well as to shifts in the composition of weed communities (Haas & Streibig 1982). The traits exhibited by a species determine its success or failure at each stage of the crop life cycle and associated cultivation practices (Booth & Swanton 2002). When looking at long-term data on plant communities, one might expect that successful or 'winning' species share common traits that differ from those carried by species that have decreased. For some traits, it is possible to establish a more or less direct link to a selection pressure. For example, the general increase in the value of the N-Ellenberg score in long-term vegetation data has been linked to the overall eutrophication of agricultural habitats due to atmospheric deposition and increased fertiliser use (Smart et al. 2003). As a result, the identification of individual traits that are strongly associated with specific species trends should facilitate the identification of pressures driving changes in species composition. Analysing individual traits independently can, however, potentially be limiting as a given species can exhibit many environment-favourable traits but still fail to increase because of a single trait maladapted to that environment while a species with sub-optimal characteristics but no severely maladapted trait could become more common. Some authors have therefore favoured a multi-trait approach through the use of functional groups, defined as a set of plants sharing common biological characteristics as well as ecological behaviour and/or effects on ecosystem processes (Noble & Gitay 1996; Lavorel & Garnier 2002).

This paper presents a functional analysis of trends in the frequency of occurrence of individual arable weed species between the 1970s and the 2000s in sunflower crops in France. Sunflower was introduced in France after WWII and the area of planting increased dramatically between the 1970s and 2000s so that by 2005 it held the rank of the 5th largest crop nationally (710 000 ha). Trifluralin has been used intensely since the crop was introduced so that the same constant herbicide selection pressure has been exerted over the last 30 years. In parallel, the general pressures occurring in French agricultural landscapes have also changed considerably with, for example, a doubling in the use of fertilizers (Anon. 2007). We hypothesise that these changes have led to important shifts in the composition of weed assemblages in crops of sunflower (*Helianthus annuus*) between the 1970s and the 2000s. We analysed the links between changes in the status of individual species (decreasing, stable increasing) during the 30-year period and the evolution of the representation of traits mostly indicative of pressures related to changes in agricultural practices. This functional analysis relied on two complementary methods. The first method assessed the degree of association between individual and changes in the status of species (winning versus losing species) between the 1970s and the 2000s; the second method refined the classification of arable weed into functional groups differing in their responses to changes in the agricultural environment over the past 30 years. Changes in the trait profile of weed communities over the last 30 years are discussed in terms of the factors likely to have engendered those shifts.

Material and Methods

Long-term trends in the arable flora of sunflower crops were derived from two distinct large scale surveys. The first survey was conducted between 1973 and 1976 and sampled a total of 2170 fields across France (Barralis 1977). Among those, 59 samples were recorded in sunflower crops and those were located in specific areas of France (App. 1). The second survey is an ongoing monitoring programme (Biovigilance Flore) designed to measure the impact of any introduced innovation in agriculture in France (Delos et al. 2006). Between 2002 and 2006, 212 out of 2773 samples were recorded in sunflower crops, mostly located in the geographical areas where the 1970s data was recorded although a few new locations were sampled (electronic archive). Overall, 168 species were recorded in the two surveys. To avoid noise arising from accidental species, only the 104 species observed at a frequency greater than 2% in either of the two surveys were considered in the analyses.

Species sampling in each field

The sampling strategy was similar in both surveys and consisted of a comprehensive recording of all species occurring within a 2000 m^2 area (40 m × 50 m). The frequency of individual species for each period was the ratio between the number of fields where a species was found and the total number of fields sampled in the survey. Species abundance was recorded using six cover abundance classes as developed in Barralis (1976).

Changes in species status between surveys

In order to homogenize the sampling effort between the two surveys (59 *vs*. 212 samples), a bootstrap procedure was conducted on the 2000s data set and adjusted to the smallest sampling size. From 2000 bootstrap resampling, we produced a 95% confidence interval around the mean frequency rank of any given major species. This procedure accounts for between year and between area variations. Each species observed at a given rank in the first survey and falling outside the boundaries of the 95% bootstrap confidence interval of the second survey is considered to have experienced a significant change in status between the two surveys.

Species traits

We selected a set of ten biological and two agronomic traits and five ecological indicator values (IV) that are listed in Table 1. The selection process attempted to optimise the representation of traits or IV that are known to have links with the pressures occurring in agricultural landscapes, i.e changes in the overall agricultural environment but also pressures that relate to the nature and timing of agricultural practices associated with the cultivation of sunflower crops.

Some biological traits were clearly indicative of specific environmental conditions. Plant size was relevant as taller plants have lower probabilities of extinction than shorter plants in open environments (Leach & Givnish 1996; Duncan & Young 2000). Raunkiær biological types could be related to tillage regime: reduced tillage depth is predicted to favour perennial species (Zanin et al. 1997). Phenological traits (germination, flowering, life cycle duration) are important in regularly disturbed habitats (Noble & Gitay 1996; McIntyre et al. 1999) and could be related to crop life cycle and timing of management practices. Differences in seed longevity may differentiate species according to their ability to wait for favourable conditions. Finally, seed bank density was used as a proxy for seed production. As expected, agronomic traits such as the sensitivity to herbicides registered for sunflower crops (synthesized

Table 1. Traits used to partition the functional groups and their discriminating value. *P*-values are given for Fisher's Exact Tests between increasing and decreasing species (#) and between functional groups (##). The five last columns give, for each group, the attributes of traits that significantly differ from other functional group. The number in brackets refers to the attributes given in column 2. These columns give a description of trait attributes attached to each functional groups. Examples of species names for each group can be found in Table 2. The levels of significance are based on χ^2 scores (*** $p < 0.001$;** $p < 0.01$;* $p < 0.05$; n.d.: not discriminant)

Traits and sources	Attributes	Correlation ratio to MCA axes 1 & 2	*P*-value of Fisher's Exact Tests #	*P*-value of Fisher's Exact Tests ##	Attributes best discriminating between the five functional groups a1	a2	b	c1	c2
Size (cm) Fournier (1936)	(1) 2-15 and 5-30; (2) 20-60; (3) 30-100; (4) > 100	0.458 , 0.033	0.279	2.47×10^{-8}	n.d.	n.d.	(3)-(4)*	(1)***	n.d.
General stem form Mamarot (2002)	(1) prostrate; (2) rising; (3) erect; (4) voluble or climbing	0.108 , 0.203	0.007	9.45×10^{-5}	n.d.	n.d.	n.d.	(1)***	(2)**
Seed dispersal mode Molinier & Müller (1938); van der Pijl (1982)	(1) no mechanism; (2) wind-disseminated; (3) animal-disseminated	0.170 , 0.026	0.133	0.003	n.d.	n.d.	(1)	(3)**	n.d.
Seed bank density (seed.m^{-2}) Thompson et al. (1997)	(1) 1-57; (2) 58-227; (3) 228-517; (4) > 518	0.002 , 0.139	0.878	0.416	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Seed longevity (year) Thompson et al. (1997)	(1) 1-6; (2) 7-20; (3) 21-39; (4) > 39	0.131 , 0.084	0.834	2.39×10^{-5}	(3)*	(2)**	(4)*	(1)***	(1)-(2)
Position of dormant bud (Raunkiær biological types) Jauzein (1995)	(1) therophyte; (2) hemicryptophyte; (3) geophyte	0.149 , 0.016	0.730	0.101	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Season of germination Jauzein (1995); Mamarot (2002)	(1) winter; (2) spring; (3) summer; (4) all year round	0.237 , 0.203	0.101	6.81×10^{-5}	n.d.	(1)*	(3)**	(1)	(4)**
Peak season of flowering time and fruit production Fournier (1936)	(1) all year round; (2) spring to autumn; (3) spring to summer; (4) summer to autumn	0.607 , 0.540	0.044	$< 2.2 \times 10^{-16}$	(2)**	(3)***	(4)***	n.d.	(1)***
Life cycle duration (from germination phase to fruit production phase) Mamarot (2002)	(1) < 3 months; (2) 3-6 months; (3) > 6 months	0.136 , 0.031	0.695	2.83×10^{-5}	n.d.	(3)**	(1)	(3)	n.d.
Population theoretical flowering duration Fournier (1936)	(1) < 3 months; (2) 3-5 months; (3) 6-12 months; (4) >12 months	0.569 , 0.407	0.398	$< 2.2 \times 10^{-16}$	(2)**	n.d.	(1)***	(3)***	(4)***
Seed dispersal by cultural practices Häfliger & Brun-Hool (1968)	(1) not dispersed; (2) weakly dispersed; (3) highly dispersed	0.065 , 0.060	0.676	0.096	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.
Herbicide tolerance Calculated from Mamarot & Rodriguez (2003)	(1) not sensitive; (2) weakly sensitive; (3) sensitive; (4) very sensitive	0.103 , 0.111	0.042	0.005	(2)*	(3)	(1)	(4)*	n.d.
Ellenberg-L Light indicator value	(1) 4-5-6; (2) 7; (3) 8-9	0.213 , 0.207	0.035	0.001	(2)	(1)*	(3)*	n.d.	n.d.
Ellenberg-T Temperature indicator value	(1) 5; (2) 6; (3) 7-8; (4) x	0.075 , 0.320	0.464	2.67×10^{-5}	n.d.	n.d.	(3)	n.d.	(4)***
Ellenberg-F Soil moisture indicator value	(1) 3-4; (2) 5; (3) 6-7-8-9; (4) x	0.165 , 0.235	0.200	1.46×10^{-5}	(1)**	(4)**	(3)**	n.d.	(2)
Ellenberg-R Soil pH indicator value	(1) 2-4-5-6; (2) 7; (3) 8-9; (4) x	0.057 , 0.236	0.558	0.004	(3)	(4)*	n.d.	(1)*	(2)
Ellenberg-N Nitrogen availability indicator value	(1) 3-4; (2) 5-6; (3) 7; (4) 8-9; (5) x	0.139 , 0.227	0.003	$< 2.2 \times 10^{-16}$	(1) – (2)	n.d.	(4)**	n.d.	(5)***

For the five Ellenberg IV-values above, numbers refer to indicator values as explained in Ellenberg et al. (1992).

from Mamarot & Rodriguez 2003) and the capacity for seed dispersal by soil cultivation (Häfliger & Brün-Hool 1968) had direct relevance to agricultural practices. In the same way, several IV proposed by Ellenberg et al. (1992) could be directly related to agricultural management filters: the increasing level of NPK-supply is expected to favour nitrophilous competitive weeds (Haas & Streibig 1982). Light penetration into the crops could directly be related to weeds performance (Kleijn & van der Voort 1997): densely-sown cereals are predicted to favour shade-tolerant species while larger crop row spacing would better maintain high light requiring species. Last, systematic liming, drainage or irrigation is expected to disadvantage the specialist species of extreme environments.

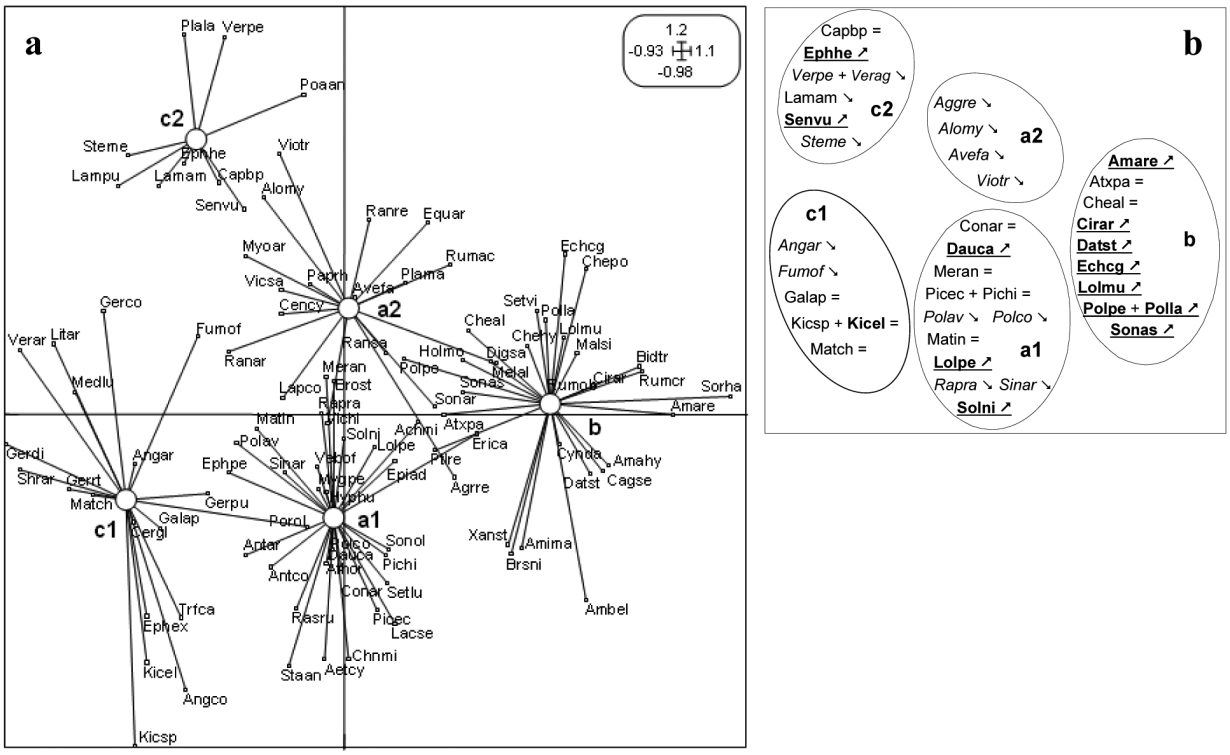


Fig. 1. (**a**) Weed species (WSSA computer code) partitioned into functional groups over the first and second axes of an MCA of species similarity based on functional trait analysis. (**b**) Simplified representations of the functional groups. Only the species whose status is significantly stable (=), decreasing (↘) or increasing (↗ and underlined) are represented.

Data analysis

Two approaches were used to analyse the data. The first approach examined how each trait taken independently matched species status changes. The frequency of the 64 trait attributes in the increasing and in the decreasing species was tested using two-way χ^2 tables. We assumed that the proportion of attributes would be unbalanced for traits linked to the environmental filters that were most likely involved in vegetation changes.

The second approach consisted of an *a priori* clustering of species into functional groups and an analysis of which functional groups significantly contained excess or deficit of species having changed status. The species/traits matrix was submitted to Multiple Correspondence Analysis (MCA), an extension of Principal Components Analysis to multi-state discrete characteristics (Tenenhaus & Young 1985), and performed using ADE4 software (Thioulouse et al. 1997). The Euclidian distances between species in the MCA trait-multidimensional space was then used to conduct a Ward ascendant hierarchy grouping (Ward 1963) which identified clear cut and non-redundant groups. To test the robustness of the Ward ascendant hierarchy, we used *K*-means (Legendre & Legendre 1998) as an alternative method of non-hierarchical clustering, as suggested by Fukami et al. (2005). Fisher's Exact Test was performed to identify the traits significantly associated with each of the functional groups. The association between traits and species status was assessed by (1) testing whether increasing, stable and decreasing species were randomly distributed into the identified functional groups (Fisher's Exact Fest) and (2) comparing the range of scores of species belonging to the increasing, stable and decreasing groups along axes 1, 2 and 3 of the MCA ordination using a one-way ANOVA. Finally, we compared the observed mean dissimilarity coefficient between functional groups and between increasing, stable and decreasing species based on shared genera and families to the distribution of the mean coefficient generated from 1000 random re-samplings of the dataset in order to test whether segregation at a higher taxonomic level covaried with trait segregation.

Table 2. Development of the status of sunflower crop weeds over a 30-year period. WSSA codes refer to abbreviations used to represent species in an MCA ordination as presented in Fig. 1. Group indicates membership to one of the five identified functional groups. ChS. is the significant Changing Status of the species, + = increasing, ± = stable, – = decreasing and new = new species entering among the 26 most frequent species. Rank = average frequency rank of the species given by the bootstrap process with the 95% confidence interval rank in brackets. For each period, species frequency (F_{1970} and F_{2000}) and density (D) are also indicated. The frequency of individual species for each period was the ratio between the number of fields where a species was found and the total number of fields sampled in the survey. Species abundance was recorded using six cover abundance classes as developed in Barralis (1976) and was used to compile mean species density $D = \Sigma\,[11.5*n_3 + 35.5*n_4 + 75.5*n_5 + 1.5*(N - n_3 - n_4 - n_5)]\,*(N–1)$, where n_3, n_4 and n_5 are the number of fields where the species was noted at scores 3, 4 and 5, respectively and N is the total number of occurrences of the species. Species in bold indicate a significant change in status.

Weed species	WSSA computer codes	Group	ChS.	2002-2004 Rank	2002-2004 F_{2000}	2002-2004 D	1973-1976 Rank	1973-1976 F_{1970}	1973-1976 D
Chenopodium album	CHEAL	**b**	**±**	1 [1-2]	50.0	8.6	2	54.3	11.8
Solanum nigrum	SOLNI	**a1**	**+**	2 [1-3]	43.4	9.6	13	15.2	2.9
Polygonum persicaria + P. lapathifolium	POLPE / POLLA	**b/b**	**+**	3 [2-5]	37.3	7.3	6	25.4	4.0
Mercurialis annua	MERAN	**a1**	**±**	4 [2-8]	34.9	7,2	5	28.8	6.9
Sonchus asper	SONAS	**b**	**+**	5 [3-10]	30.6	2,4	16	13.6	2.2
Senecio vulgaris	SENVU	**c2**	**new**	6 [3-10]	29.7	2,8	>26	<6.8	<2.0
Polygonum aviculare	POLAV	**a1**	**–**	7 [4-10]	28.8	5.0	3	47.5	8.0
Fallopia convolvulus	POLCO	**a1**	**–**	8 [4-11]	27.8	2.6	1	59.3	7.8
Amaranthus retroflexus	AMARE	**b**	**new**	9 [4-13]	25.9	4.0	>26	<6.8	<2.0
Convolvulus arvensis	CONAR	**a1**	**±**	10 [4-13]	25.5	5.1	11	18.6	2.3
Echinochloa crus-galli	ECHCG	**b**	**+**	11 [8-17]	20.2	7.4	24	8.5	3.4
Kickxia spuria + K. elatine	KICSP / KICEL	**c1/c1**	**±**	12 [8-16]	19.8	2.7	10	20.3	4
Cirsium arvense	CIRAR	**b**	**new**	13 [9-19]	17.9	5.9	>26	<6.8	<2.0
Anagallis arvensis	ANGAR	**c1**	**–**	14 [10-19]	17.4	3.9	4	33.9	5.3
Sinapis arvensis	SINAR	**a1**	**–**	15 [11-24]	14.1	4.6	7	23.7	7.3
Galium aparine	GALAP	**c1**	**±**	16 [12-26]	13.7	2.3	20	10.2	2.6
Atriplex patula	ATXPA	**b**	**±**	17 [12-28]	12.7	2.3	20	10.2	3.2
Matricaria recutita + M. maritima	MATCH / MATIN	**c1/a1**	**±**	18 [13-25]	12.7	6.0	24	8.5	2
Alopecurus myosuroides	ALOMY	**a2**	**±**	19 [13-30]	11.8	3.7	12	16.9	4
Euphorbia helioscopia	EPHHE	**c2**	**new**	20 [14-29]	11.3	1.8	>26	<6.8	<2.0
Avena sativa* ssp. *fatua	AVEFA	**a2**	**±**	21 [14-31]	10.8	4.8	13	15.2	4.6
Lolium multiflorum + L. perenne	LOLMU / LOLPE	**b/a1**	**new**	22 [13-33]	10.8	5.9	>26	<6.8	<2.0
Capsella bursa-pastoris	CAPBP	**c2**	**±**	23 [15-37]	9.4	5.9	20	10.2	2
Datura stramonium	DATST	**b**	**new**	24 [14-44]	8.0	7.8	>26	<6.8	<2.0
Daucus carota	DAUCA	**a1**	**new**	25 [17-45]	8.0	2.3	>26	<6.8	<2.0
Picris echioides + P. hieracioides	PICEC/ PICHI	**a1/a1**	**±**	26 [17-47]	2,7	1.8	20	10.2	2
Fumaria officinalis	FUMOF	**c1**	**–**	30 [21-63]	5.2	3.5	16	13.6	2.2
Veronica persica + V. agrestis	VERPE / VERAG	**c2**	**–**	35 [22-64]	5,1	2.8	7	23.7	2.8
Raphanus raphanistrum	RAPRA	**a1**	**–**	46 [25-70]	3.8	2.3	13	15.2	2.9
Stellaria media	STEME	**c2**	**–**	53 [28-69]	3.3	1.9	7	23.7	5.3
Viola tricolor* ssp. *arvensis	VIOAR	**a2**	**–**	54 [27-72]	3.3	2.3	16	13.6	3.3
Elytrigia repens	AGRRE	**a2**	**–**	56 [30-70]	2.8	1.5	19	11.8	2.7
Lamium amplexicaule	LAMAM	**c2**	**–**	> 104	±	±	26	6.8	2

Results

Changes in the weed flora from 1970 to 2000

Comparison between the two surveys showed that within the species groups with the highest frequencies, 14 species had decreased in frequency, 12 species had shown no significant change and 13 species had increased in frequency (Table 2). Among these most frequent species, 69% significantly changed status. Some increasing species were already common in the 1970s: *Solanum nigrum*, *Polygonum persicaria*, *Sonchus asper*, while some decreasing species remained major weeds until today: *Fallopia convolvulus*, *Polygonum aviculare, Anagallis arvensis*, *Sinapis arvensis*. Other species increased substantially from a status of rare to major weeds in sunflower crops: *Amaranthus retroflexus*, *Senecio vulgaris, Cirsium arvense*, or strongly decreased between the two surveys and acquired a status of minor species in the second survey (*Stellaria media, Raphanus raphanistrum*, *Viola tricolor* ssp. *arvensis*, *Fumaria officinalis*, *Elytrigia repens*). A more comprehensive description of species status changes is provided in Fried et al. (2006).

Relations between single traits and species status

When grouped according to their change in ranking status (increasing vs. decreasing species) five out of the 17 functional traits studied showed significant differences among increasing and decreasing species (see Fisher's Exact Test in Table 1). Increasing species were species

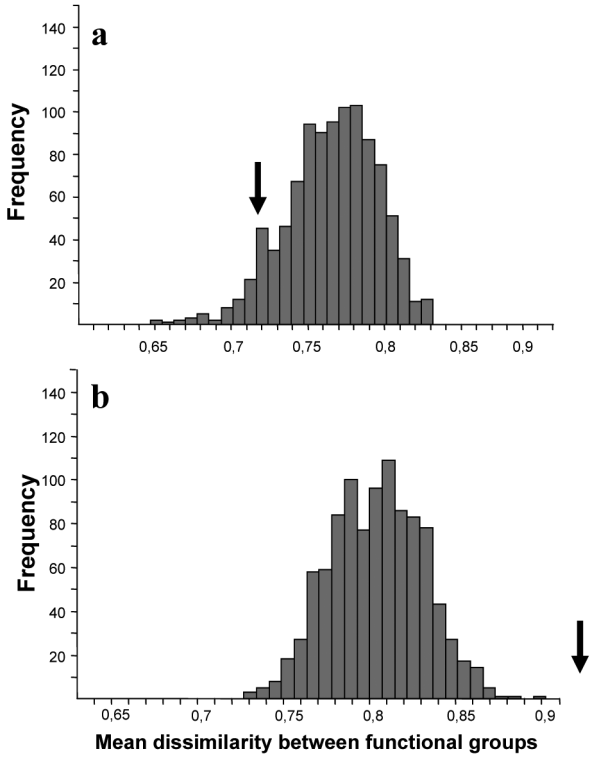


Fig. 2. Measures of dissimilarity between functional groups based on (**a**) the family and (**b**) the genus shared. Histograms represent the values of mean dissimilarity between functional groups simulated for 1000 random permutations of the rows (family or genus) and of the columns (functional groups). The arrows represent the mean dissimilarity values observed between functional groups for the real matrix.

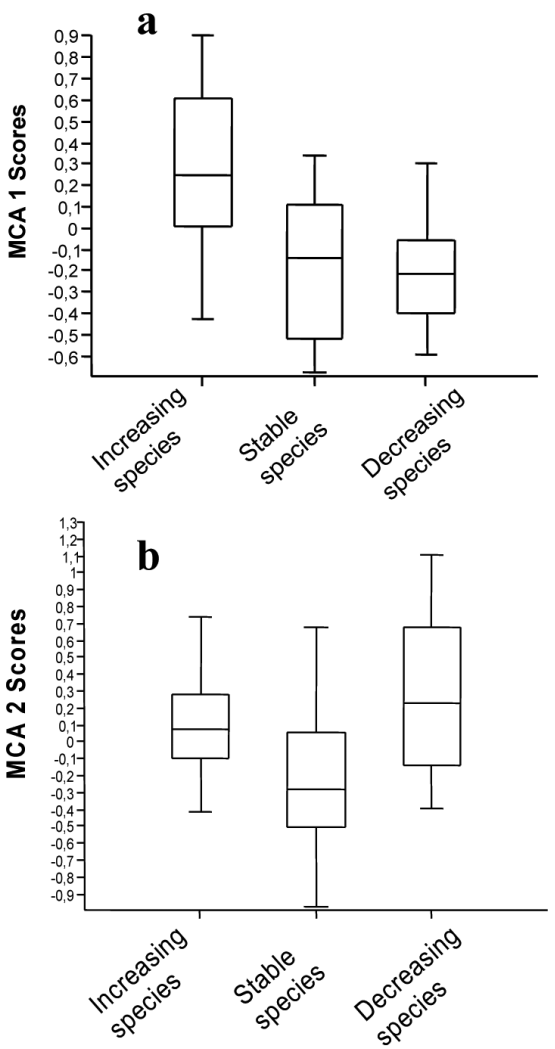


Fig. 3. Distribution of species scores along MCA axis 1 (**a**) and axis 2 (**b**) when belonging to increasing, stable and decreasing groups, respectively. Box = interquartile range, containing 50% of the values; line across box = median; whiskers = highest and lowest values.

with an erect stem ($p = 0.007$), had a peak of flowering and fruit production from summer to autumn ($p = 0.044$), were significantly more nitrophilous ($p = 0.003$), more heliophilous ($p = 0.035$) and less sensitive to the main sunflower herbicides ($p = 0.042$).

Composition and evolution of the functional groups

Species classification

Fig. 1 and Table 1 summarise the results of species and functional traits reciprocal ordination according to MCA. The first three MCA axes accounted for 21.2 % of the variance in species data. Axis 1 (eigenvalue, $\lambda = 0.20$) was positively correlated with the phenology of the weed species (germination and flowering peaks, maximum flowering duration, timing for seed production), the species plant height (size) and light requirements. It opposes small winter germinating species or 'all-year-round' germinating and flowering species against tall summer germinating species (Fig. 1a). The second axis ($\lambda = 0.18$) represented an ecological gradient according to species responses to light, temperature, soil moisture, soil pH and nitrogen availability. Specialist species (xero-thermophilous species specialized on acid or basic poor soils) were negatively correlated to this axis and contrasted with the more generalist species (indifferent to soil reaction, nitrogen availability and moisture and supporting reduced temperature and light condition). The third axis ($\lambda = 0.17$) was less straightforward as it mixed phenological features (especially preferential season of germination and flowering peak period) with morphological traits (size and general plant shape) but

Table 3. Number of species of each functional group according to species status.

Functional Groups	Species status			
	Increasing	Stable	Decreasing	Total
a1	3	5	4	12
a2	0	0	4	4
b	8	2	0	10
c1	0	4	2	6
c2	2	1	4	7
Total	13	12	14	39

Fisher's Exact Test, p= 0.0013.

also some IV related to soil-nitrogen availability and temperature requirements (data not presented).

The Ward ascendant hierarchy classification identified three main functional groups along axis 1 (a, b and c). Groups a and c were further partitioned along axis 2 into the a1-a2 and c1-c2 subgroups (see Fig. 1a). The main characteristics of the five functional groups and the traits that contributed most to their discrimination are summarized in Table 1. There was a high level of agreement between the classifications resulting from the Ward ascendant hierarchy and the *K*-means clustering. The outcome only differed for 13 species and for six of those the mismatch was between the subgroups identified along axis 2.

In terms of phylogeny, the 104 species used in the analysis belonged to 73 genera and 27 families, following APGII classification (Anon. 2003). The observed mean dissimilarity coefficient between functional groups or between increasing, stable and decreasing species based on shared families did not significantly differ from the simulated coefficients obtained by randomly sampling the total species pool (Fig. 2a). The same analysis conducted on the 73 genera, however gave a significant clustering of the different genera into the five functional groups (Fig. 2b).

Weed community changes at the functional group level

Species scores on MCA ordination axes significantly differed between increasing, stable and regressing species on axis 1 ($p < 0.001$) and axis 2 ($p = 0.019$) but not on axis 3 ($p = 0.905$). Increasing species showed higher scores on axis 1 (Fig. 3a) mainly associated with phenology, plant size and light requirements while decreasing species showed higher scores on axis 2 (Fig. 3b). Contingency tables showed that changes in species status were not randomly distributed between the functional groups (Fisher's Exact Test, $p = 0.0013$), with an excess of increasing species in the b-group and an excess of decreasing species in the a2 group (see Table 3 and Fig. 1b). The b-group contained more than 60% of the increasing species.

Discussion

The functional trait-based approach applied to long-term vegetation change

With a change in status for nearly 70% of the species considered in the study, our results confirm other large-scale weed surveys that showed that species frequencies can change rapidly in arable field environments (Andreasen et al. 1996; Hyvönen et al. 2003). We also show that the changes observed in the status of species were not random but could be associated with the traits they carry: increasing species mostly belonged to a single functional group while decreasing species were mostly clustered into a second single subgroup. The phylogenetic independence test showed that our classification of arable weeds into functional groups or between increasing, stable and decreasing species was not influenced by the membership of a species to a botanical family. There was, however, a significant excess of species of the same genus in the same functional groups or species changes directions. This simply means that other unmeasured traits that align with taxonomic lineage (at the genus level) could have covaried with the ones we have highlighted but this does not invalidate the ecological importance of the traits we have measured.

Our study provides additional evidence that trait-based approaches are an appropriate way to find general assembly rules in long-term survey data. For example, Leach & Givnish (1996) showed that fire suppression in grassland remnants over a 30-50 year period drove species that were short, small-seeded and nitrogen fixers to extinction. Similarly, Duncan & Young (2000) established from historical records that species that were already initially rare, short in stature, gymnosperms and dicotyledons rather than pteridophytes and monocotyledons were more likely to have disappeared after European settlement in New Zealand. The present study is the first to illustrate similar trends in agricultural land.

The factors driving changes of species status in sunflower crops

We identified five traits significantly discriminating between decreasing and increasing species in sunflower crops. These traits may be indicators of the changes in the environment of sunflower weed species that had the most impact on their dynamics and were mostly related to the evolution of agricultural practices. The

selection of some nitrophilous species would pinpoint the effect of increased fertiliser applications.The level of N-supply would be a good example of continuous long-term selective pressure in arable fields as the amount of fertilization has increased in all crop types during the last 50 years (Agreste 2006). Other traits or IV tend to indicate that some sunflower-associated agronomic practices may have induced a widespread shift in weed species composition, namely specific sunflower timing of cultivation (peak season of flowering), herbicide use (herbicide tolerance) and crop row spacing (Ellenberg-L). Repeated trifluralin spraying has most likely favoured some tolerant species, either poorly affected by the herbicide or which avoided the selection pressure through late germinations. The large row spacing in sunflower crops has created a more open environment favourable to erected heliophilous species and less favourable to the prostrate shade-tolerant species that have a more obvious competitive advantage in narrowly spaced, densely sown cereals. Finally, the sunflower life cycle would be favourable for species flowering and producing seed between July and October (75 % of the species in the b-group) as crop and weed maturity synchronization ensures that these species will finish their cycle at sunflower harvest and contribute to the soil seed bank with new viable seeds. In contrast to the response to soil-nitrogen availability, these traits are more specifically adapted to sunflower crop conditions and may be couterselected in the other crops of the rotation. The persistence of winter annuals (groups c1 or a2) in sunflower crops may also be an effect of the preceding crop which could account for the presence of non-adapted species.

Single trait versus functional group approach

Our functional group approach indicates that species with many favourable traits could be disadvantaged by possession of a single negative trait such as herbicide sensitivity or an unsuitable life cycle phenology. Our results show that not all species with highly favourable characters for one of the traits outlined above have increased. For example, only two (*Cirsium arvense* and *Daucus carota*) of the 11 species least sensitive to sunflower herbicides have been observed to increase while none of the most heliophilous (*Lactuca serriola*, *Verbena officinalis*) or the most nitrophilous (*Calystegia sepium* and *Rumex obtusifolius*) have increased so far. The case of *Centaurea cyanus* is another illustration, the species is tolerant of sunflower herbicides but this is not sufficient as its winter germination does not allow the species to perform well in this particular crop. These examples illustrate why a 'functional group approach' based on multivariate analysis might be superior to a 'species contrast approach' as it will incorporate all the traits on a statistical basis and allow account to be taken of possible cumulative/antagonistic effect of traits on 'invasiveness'. In other words, our analysis highlights the fact that a species cannot progress by possessing ideal characteristics for any single trait, but rather has to combine benefits based on many traits as proposed by Booth & Larson (1999).

Using the traits that best discriminate the b increasing group from the a2 regressing group on MCA axis 1 has proved effective. It identified not only four out of five traits already identified in the single trait approach, but it also indicated that increasing species of group b mainly differed from decreasing species of group a2 by a greater size, a greater seed longevity, a summer against a winter germination and a much more rapid life cycle. The functional group approach highlighted a combination of eight traits that would define some 'optimal' profile for weeds to spread in sunflower crops and could therefore assist in targeting species of intermediate occurrence today but which could expand further in sunflower crops. According to the 'Biovigilance Flore' weed survey, some of these species are already presenting locally high densities, e.g. *Ammi majus*, *Chenopodium polyspermum*, *Ambrosia artemisiifolia*, *Sorghum halepense* or *Cynodon dactylon*. Their local success could be viewed as a premise for a more general tendency to invade. In addition, several species of group b are already among the dominant weeds in sunflower crops of other regions of Europe, such as *S. halepense* in Romania (Poienaru et al. 2005), *A. artemisiifolia* in Hungary (Tóth et al. 1997) or *Rumex crispus* which formed part of the 10 most frequent weeds in Portugal (Monteiro et al. 1995). These two facts argue strongly for the functional groups approach to build up further predictions.

Overall, the two approaches we have tested showed that the success of group b in sunflower cropping can be viewed as a result of the general compatibility of the weed attributes and crop life cycles and associated cultural practices. The specialization of farming systems with repetition of the same predictable disturbances at more regular intervals (sowing date around April 15, trifluralin as main herbicide…) has created particular selection pressures leading to a specialization of the arable flora with one functional group predominantly favoured. Our study therefore shows that the reduction of the functional diversity may also occur through increased specialisation rather than by further enhanced spread of the most generalist species.

Acknowledgements. The authors thank all people involved in the French weed monitoring network 'Biovigilance Flore' for providing data, and Gilbert Barralis for conducting the first survey. The current field survey is funded by the French Ministry of Agriculture. The helpful suggestions and insights emerging from the critical review by Dr. Sandrine Petit from INRA UMR BGA, Dr. Paul Neve from Warwick University and Dr. Phillip England from CSIRO were gratefully appreciated. GF has been granted by an FCPR (Formation Complémentaire Par la Recherche) provided by the French Ministry of Agriculture. This study has received partial funding from ANR VIGIWEED.

References

Anon. (Angiosperm Phylogeny Group) 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436. doi:10.1046/j.1095-8339.2003.t01-1-00158.x

Anon. 2007. *Agreste, la statistique agricole*. http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/

Andreasen, C., Stryhn, H. & Streibig, J.C. 1996. Decline of the flora in Danish arable fields. *Journal of Applied Ecology* 33: 619-626. doi:10.2307/2404990

Barralis, G. 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: *Ve. Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises Herbes*, pp. 59-68. Dijon, FR.

Barralis, G. 1977. *Répartition et densité des principales mauvaises herbes en France*. INRA - AFPP, Paris, FR.

Booth, B.D. & Larson, D.W. 1999. Impact of language, history and choice of system on the study of assembly rules. In: Weir, E. & Keddy, P.A. (eds.) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, pp. 206-227. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Booth, B.D. & Swanton, C.J. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50: 2-13. doi:10.1614/0043-1745(2002)050[0002:AIATAT]2.0.CO;2

Delos, M., Hervieu, F., Folcher, L., Micoud, A. & Eychenne, N. 2006. La « Biovigilance », des OGM au général. Exemple du suivi des grandes cultures en France. *Phytoma-LDV* 589: 44-48.

Duncan, R.P. & Young, J.R. 2000. Determinants of plant extinction and rarity 145 years after European settlement of Auckland, New Zealand. *Ecology* 81: 3048-3061.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulissen, D. 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1-248.

Fournier, P. 1936. *Les quatre flores de la France*. Lechevalier, Paris, FR.

Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., Chollet, D., Bombarde, M.& Delos, M. 2006. Evolution de la flore adventice en 30 ans : quelles caractéristiques semblent favoriser la capacité d'infestation en tournesol? *Phytoma-LDV* 596: 37-43.

Fukami, T., Bezemer, M.T., Mortimer, S.R. & van der Putten, W.H. 2005. Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters* 8: 1283-1290. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00829.x

Haas, H. & Streibig, J.C. 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. In: LeBaron, H.M. & Gressel, J. (eds.) *Herbicide resistance in plants*, pp. 57-79. John Wiley & Sons, New York, NY, US.

Häfliger, E. & Brun-Hool, J. 1968. *Tables d'adventices Ciba-Geigy. Présentation synoptique de la flore adventice des cultures agricoles*. Geigy S.A., Basel, CH.

Hyvönen, T., Ketoja, E. & Salonen, J. 2003. Changes in the abundance of weeds in spring cereal fields in Finland. *Weed Research* 43: 348-356. doi:10.1046/j.1365-3180.2003.00351.x

Jauzein, P. 1995. *Flore des champs cultivés*. Sopra-INRA, Paris, FR.

Kleijn, D. & van der Voort, L.A.C. 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation* 81 : 57-67. doi:10.1016/S0006-3207(96)00153-X

Kropač, Z., Hadač, E. & Hejný, S. 1971. Some remarks on the synecological and syntaxonomic problems of weed plant communities. *Preslia* 43: 139-153.

Lavorel, S. & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556. doi:10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x

Leach, M.K. & Givnish, T.J. 1996. Ecological determinants of species loss in remnant prairies. *Science* 273: 1555-1558. doi:10.1126/science.273.5281.1555

Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*, 2nd. English ed. Elsevier Amsterdam, NL.

Mamarot, J. 2002. *Mauvaises herbes des cultures*. 2nd. ed. ACTA, Paris, FR.

Mamarot, J. & Rodriguez, A. 2003. *Sensibilité des mauvaises herbes aux herbicides en grandes cultures*. 1st ed. ACTA, Paris, FR.

McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621-630. doi:10.2307/3237077

Molinier, R. & Müller, P. 1938. *La dissémination des espèces végétales*. Lesot A., Paris, FR.

Monteiro, A., Figueira, T., Vasconcelos, T. & Moreira, I. 1995. Sunflower weed flora in Portugal. In: *Proceedings of the 1995 Congress of the Spanish Weed Science Society*, pp. 87-90. Huesca, ES.

Noble, I.R. & Gitay, H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7: 329–336. doi:10.2307/3236276

Poienaru, S., Sarpe, N. & Sarpe, I. 2005. The chemical control of *Sorghum halepense* species in sunflower culture, in the Danube meadow. *Communications in Agricultural and Applied Biological Sciences* 70: 471-474.

Roux, F. & Reboud, X. 2007. Herbicide resistance dynamics in a spatially heterogeneous environment. *Crop Protection* 26: 335-341. doi:10.1016/j.cropro.2005.08.020

Smart, S.M., Robertson, J.C., Shield, E.J. & van de Poll, H.M.

2003. Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change Biology* 9: 1763-1774. doi:10.1046/j.1365-2486.2003.00707.x

Tenenhaus, M. & Young, F.W. 1985. An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis and other methods for quantifying categorical multivariate data. *Psychometrika* 50: 91-119. doi:10.1007/BF02294151

Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. & Olivier, J.M. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 7: 75-83. doi:10.1023/A:1018513530268

Thompson, K., Bakker, J.P. & Bekker, R.M. 1997. *Soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Tóth, Á., Benécs, G.B. & Balzás, G. 1997. Changes in field weeds in Hungary during the last 46 years. In: *Proceedings 1997 Brighton Crop Protection Conference – Weeds*, pp. 249-254. Brighton, UK.

van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer, Berlin, DE.

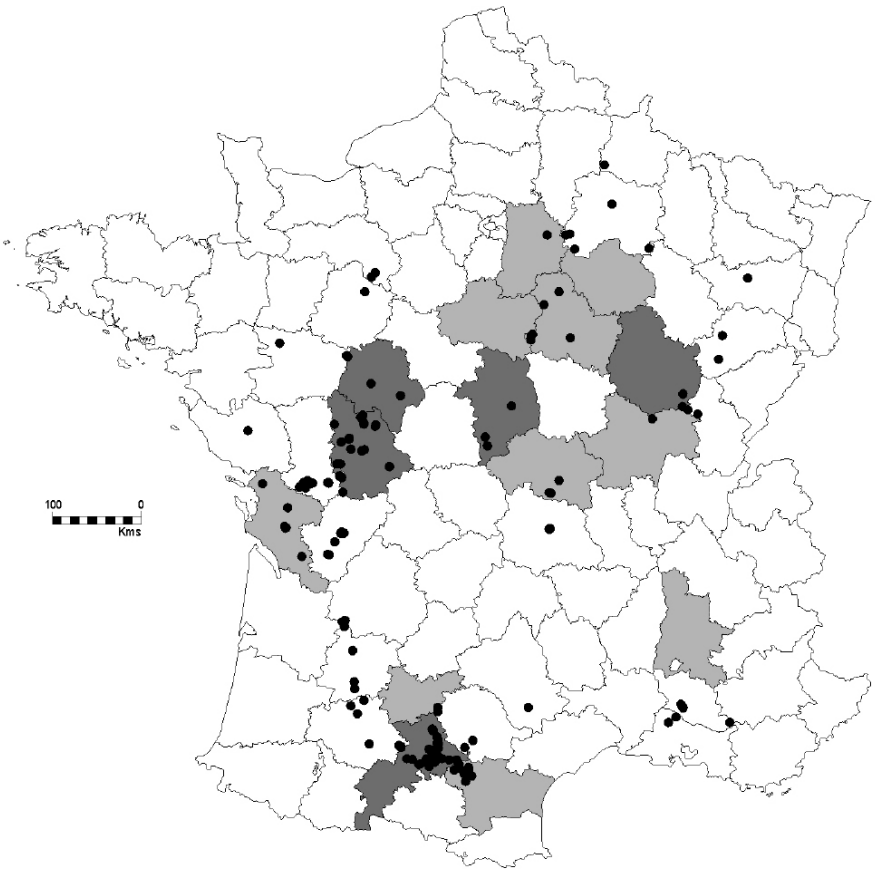
Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association* 58: 238-244. doi:10.2307/2282967

Zanin, G., Otto, S., Riello, L. & Borin, M. 1997. Ecological interpretation of weed flora dynamics under different tillage systems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 66: 177-188. doi:10.1016/S0167-8809(97)00081-9

Received 11 April 2007;
Accepted 16 January 2008;
Co-ordinating Editor: E. Ezcurra.

For App. 1, see below (online version) also available at JVS/AVS Electronic Archives; www.opuluspress.se/

App. 1. Map of sampling areas in the 1970s and sampling points in the 2000s. Areas in light grey and dark grey contained less than 4% of the samples and more than 4% of the samples respectively in the 1970s survey. Black points refer to the position of the samples in the 2000s survey.



OPULUSPRESS

ANNEXE 3

Fried, G., Laitung, B., Pierre, C., Chagué, N., Panetta, F.D. (2014). Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities. Biological Invasions 16 (8) : 1639-1658

Biol Invasions (2014) 16:1639–1658
DOI 10.1007/s10530-013-0597-6

ORIGINAL PAPER

Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities

G. Fried · B. Laitung · C. Pierre · N. Chagué · F. D. Panetta

Received: 16 March 2013 / Accepted: 14 November 2013 / Published online: 22 November 2013
© Springer Science+Business Media Dordrecht 2013

Abstract While the effects of an invasive alien plant that has become dominant in a community may seem obvious, there are few studies that attempt to understand how impacts vary according to the characteristics of invaders and recipient communities. For this purpose, the vegetation of invaded and non-invaded plots was sampled for eight different invasive species in a variety of habitats within the French continental Mediterranean region. Most of the observed impact variation was species-specific, with greater effects on community-level metrics found for *Carpobrotus* spp. and *Reynoutria* × *bohemica* and lower effects for *Amorpha fruticosa*, *Ambrosia artemisiifolia* and *Phyla filiformis*. Some trends were consistent with competition-driven processes, with higher impact found in the presence of rhizomatous and creeping perennial invasive species compared to annuals, or in habitats with sparse vegetation. The importance of community characteristics such as the cover of the invasive plant or the differences in cover between the invader and the native dominant species confirmed previous results obtained in Central Europe. Therefore, such variables, easy to measure and with a generic value, could be profitably integrated into risk assessment methods to improve the prediction of the most threatened habitats. Beyond the overall decline in species diversity, the presence of some invasive species was associated with significant changes in species composition, with a filtering toward more shade-tolerant and nitrophilous ruderal species. Managers should consider replacement of resident species by species with different ecological preferences together with simple community-level metrics, to decide whether management is justified.

Keywords Traits · Community · Biodiversity · Competition · Biotic resistance · Risk assessment

G. Fried (✉) · C. Pierre · N. Chagué
Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité entomologie et plantes invasives, Anses, CBGP, Campus International de Baillarguet, CS 30016, 34988 Montferrier-sur-Lez Cedex, France
e-mail: guillaume.fried@anses.fr

B. Laitung · C. Pierre · N. Chagué
Université de Bourgogne, UMR 1347 Agroécologie AgroSup/INRA/uB, 6 boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

F. D. Panetta
Melbourne School of Land and Environment, The University of Melbourne, Parkville, VIC 3010, Australia

Introduction

While it is obvious that dense stands of invasive alien plant species will lead to changes in the invaded community (Hulme et al. 2013), little is known about the factors that produce variation in invader impact at the community level. During recent decades, much theoretical effort in invasion ecology has been devoted to the concept of invasibility (Levine et al. 2003). For

example, disturbance and high resource availability are widely recognized to increase the invasibility of communities (Davis et al. 2000; Chytrý et al. 2008), while resident species diversity is generally assumed to decrease aliens' establishment success (Levine et al. 2004), although this latter question is still debated (Zeiter and Stampfli 2012; Byun et al. 2013). The identity of the dominant resident species was also found to play an important role in invasibility (Smith et al. 2004; Emery and Gross 2006), which is consistent with the fact that dominant species exert strong influence over community dynamics and ecosystem function (Grime 1998). Levine et al. (2004) have, however, suggested that such biotic resistance hypotheses may be more relevant to the regulation of the impact of invaders once they have successfully established, rather than to elucidate the process of establishment per se. Until now, the relevance of these hypotheses related to invasibility has been solely tested through the degree of establishment success of one or several alien plant species, whatever their impact. Therefore, little is known about the significance of these hypotheses for predicting the impact of a plant in a given community (Maron and Marler 2008).

In this study, we assessed the impact of eight invasive plants (sensu Richardson et al. 2000) in different plant communities of the French Mediterranean region which is the most at risk in France (Muller 2004) and where alien plant invasion is widely recognized as a major threat to biodiversity, as for other Mediterranean regions of the world (Underwood et al. 2009).

Beyond quantifying impacts for a representative range of invasive species, our interest in the present study was to understand the factors determining the magnitude of these impacts, both according to invader traits and features of the recipient community, and how this knowledge can help to anticipate risk in the framework of weed risk assessment (WRA) and early detection and rapid response (EDRR) procedure. Our first hypothesis was that some invasive species traits related to the competitive ability of the invasive plant (e.g. plant height, life form), as well as population characteristics (e.g. cover of the invasive plant), would influence the magnitude of impacts. On the other hand, we assumed that the presence of a competitive resident plant species would reduce the effects of a new invader. The total vegetation cover and the structure of the recipient communities (i.e. the relative proportions of different life forms) might also influence impacts, with higher effects expected in communities dominated by therophytes. Finally, taking into account some general ecological theories (Tilman 2004), we assumed that abiotic conditions, in particular the level of available resources, could also be an important factor. For example, in productive sites, we could expect that a competitive invader with a better ability to use resources compared to resident species would increase its invasive success within the resident community (Godoy et al. 2012).

We asked the following questions: (1) How is the presence of invasive plants associated with the recipient community diversity, composition and life-form spectrum (i.e. the relative proportion of different life forms)? (2) what are the major determinants of the impact, i.e. how do (i) the traits of the invasive species, (ii) the features of the invaded community, and (iii) their interactions mediate the impact that an invader has on a recipient community?

Materials and methods

Study sites and invasive species

The impact of plant invasion was studied in various sites and habitats of the French Mediterranean region (Appendix 1). Eight exotic plant taxa, listed as invasive species with supposed impacts in Mediterranean ecosystems (Brunel et al. 2010; CBNMed 2011a), were chosen to represent four different life forms. Two species per life form were selected within shrubs (*Amorpha fruticosa* L., *Baccharis halimifolia* L.), creeping perennials rooting at nodes (*Carpobrotus* spp., *Phyla filiformis* (Schrad.) Meikle), perennials with underground rhizomes (*Artemisia verlotiorum* Lamotte, *Reynoutria* × *bohemica* Chrtek & Chrtkova), and annuals (*Ambrosia artemisiifolia* L. and *Impatiens balfourii* Hook.f.).

Amorpha fruticosa (Fabaceae) is a deciduous shrub native to North America and introduced for ornamental and amenity purposes (e.g. for dune stabilisation). In France, it mainly invades water-fringing beds and sand dunes. *B. halimifolia* (Asteraceae) is a semi-deciduous shrub from North America colonizing wet coastal habitats such as upper saltmarshes, mainly along the Atlantic coast and more recently around the

Mediterranean basin. *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae)—including both *C. edulis* (L.) N.E.Br. and *C. acinaciformis* (L.) L.Bolus and their hybrids—are ground-hugging succulent chamaephytes native to South Africa. They form extensive mats and occur in several coastal habitats, mainly in sand dunes and rocky shores. *P. filiformis* (Verbenaceae) is a mat-forming stoloniferous hemicryptophyte introduced as an ornamental from South America. It proliferates in Mediterranean salt meadows and disturbed grasslands. *A. verlotiorum* (Asteraceae) is a geophyte with rhizomes (behaving more rarely as a hemicryptophyte) originating from Eastern Asia. It occurs in a wide range of habitats but the most dense populations are found in pioneer riparian forests (with *Salix* spp. and *Populus* spp.) or in mesic grasslands. *R.* × *bohemica* (Polygonaceae) is a fertile hybrid between *R. japonica* Houtt. and *R. sachalinensis* (F.Schmidt) Nakai (native from Eastern Asia) spreading in various disturbed habitats but forming especially large stands in riparian habitats, including river banks and riparian forests. *A. artemisiifolia* (Asteraceae) is a spring-germinating annual originating from North America, introduced accidentally with crop seeds and invading arable fields and various human-disturbed habitats. River banks are the only natural habitat where it forms dense stands. *I. balfourii* is also a spring-germinating annual introduced for ornamental purposes from Himalaya region, which mainly invades riparian forests.

Vegetation survey and measured traits

Field work was done throughout spring and autumn in 2011 and 2012. For six out of the eight studied species, impacts were measured in the two main habitat types that these species are known to invade in the Mediterranean area of France (Table 1) based on the SILENE database (CBNMed 2011b). For each species within each habitat, 15 pairs of adjacent 4 m^2 vegetation plots were sampled with a hierarchical design including five replications per location in three different locations. Following the methodology developed by Vilà et al. (2006) and Hejda et al. (2009), for each pair of plots, one plot was placed in heavily invaded vegetation ('invaded plots') where the invader was dominant and had at least 70 % cover and the second plot in neighbouring vegetation, where the invader was absent ('non-invaded plots') or in a very few cases, where its cover did not exceed 5 %. The non-invaded plot was chosen in close proximity in order to have as far as possible similar site conditions (e.g. same slope, same exposure) to the invaded plot. Cover of every individual plant species was estimated and canopy height of 10 individuals of both the invasive plant and the native dominant species was measured in each plot. Canopy height was recorded as the shortest distance between the highest photosynthetic tissue in the canopy and ground level (Cornelissen et al. 2003). Recorded species were classified into four life forms sensu Raunkiaer (1934): therophyte, hemicryptophyte, geophyte and chamaephyte based on the Baseflor database (Julve 1998).

Data analysis

The first set of analyses aimed at quantifying the impact of the eight invasive plants. For each invaded habitat type per species, the differences in alpha species richness (S_α), Shannon's diversity (H') and species evenness (J) between invaded (Inv.) and non-invaded (Non-inv.) plots were tested using a pairwise Wilcoxon test. To account for the hierarchical design (5 pairs of plots nested within 3 locations), Wilcoxon tests were performed by location. Total species richness per habitat (combining the 15 plots of each habitat), i.e. γ-diversity (S_γ), was provided by constructing the mean species accumulation curve produced by repeating 100 times the process of randomly adding the 15 plots. The Jaccard dissimilarity index (D_J) was used to quantify differences in species composition with $D_J = 1 - J_{(Inv.,Non-inv.)}$ where $J_{(Inv.,Non-inv.)} = \frac{a}{a+b+c}$ with a denoting the number of species occurring in both Inv. and Non-inv. plots, and b and c denoting the number of species occurring only in Inv. or in Non-inv. plots, respectively. To test the significance of these composition changes we used a Permanova test (Anderson 2001), a method similar to analysis of variance but using a distance matrix with a pseudo F-ratio test. Comparison of distances within (SS_W) and among groups (SS_A) is based on the formula $F = \frac{SS_A/(a-1)}{SS_W/(N-a)}$ where N is the number of samples and a the number of groups (in our case with two groups of samples: Inv. and Non-inv, a = 2). The P value is obtained by permutation (1,000 permutations for $\alpha = 0.05$). To account for the nested design, locations were defined as strata within which to constrain permutations. In order to interpret changes in

Table 1 The eight invasive alien plants studied in different EUNIS habitats and their impacts on community diversity

Species	EUNIS habitat	Mean cover [min–max]	α-species richness (plot scale) S_α			Shannon diversity H′			Species evenness J			γ-diversity (habitat scale) Sγ		
			Non-inv.	Inv.	Impact (%)	Non-inv.	Inv.	Impact (%)	Non-inv.	Inv.	Impact (%)	Non-inv.	Inv.	Impact (%)
A. artemisiifolia	C3.5	82 [70–93]	10.6 ± 3.2	9.9 ± 3.8	6.6 ns	1.8 ± 0.4	1.9 ± 0.3	−5.6 ns	0.77 ± 0.10	0.86 ± 0.06	−11.7 ns	57	50	12.3*
I. balfourii	G1.1	81 [70–90]	7.2 ± 2.2	5.9 ± 1.6	18.1 ns	1.5 ± 0.4	1.4 ± 0.3	6.7 *	0.76 ± 0.14	0.82 ± 0.09	−7.9 *	34	29	14.7*
Carpobrotus spp.	B3.3	88 [80–100]	14.5 ± 2.7	7.3 ± 2.3	49.7^{a}***	1.9 ± 0.4	1.6 ± 0.4	15.8^{a}*	0.73 ± 0.12	0.82 ± 0.10	−12.3^{a}*	63	34	46.0*
	B1.4	95 [80–100]	14.9 ± 3.9	5.1 ± 3.4	65.8^{b}***	2.2 ± 0.3	1.4 ± 0.7	36.4^{a}**	0.81 ± 0.10	0.96 ± 0.03	−18.5^{a}ns	63	47	25.4*
P. filiformis	A2.5 gr.	95 [92–98]	18.0 ± 5.1	13.3 ± 2.8	26.1^{a}*	2.1 ± 0.6	2.4 ± 0.2	−14.3^{a} *	0.74 ± 0.15	0.92 ± 0.02	−24.3^{a}**	59	48	18.6*
	A2.5	94 [93–95]	13.1 ± 3.4	11.7 ± 2.8	10.7^{a}ns	1.6 ± 0.5	1.7 ± 0.3	−6.2^{a} *	0.65 ± 0.11	0.74 ± 0.18	−13.8^{a} *	44	38	13.6*
A. verlotiorum	G1.1	95 [85–100]	28.4 ± 6.4	12.5 ± 4.6	56.0^{a}***	2.9 ± 0.4	2.2 ± 0.4	24.^{a}**	0.87 ± 0.10	0.90 ± 0.07	−3.4^{a} ns	124	67	46.0*
	E2.7	99 [92–100]	10.7 ± 1.8	4.6 ± 1.5	57.0^{a}***	1.3 ± 0.3	1.3 ± 0.3	0.0^{b} ns	0.56 ± 0.11	0.91 ± 0.09	−62.5^{b}***	40	17	57.5*
R. × *bohemica*	C3.5	99 [95–100]	15.3 ± 5.7	7.1 ± 4.1	53.6^{a}***	2.3 ± 0.4	1.5 ± 0.8	34.8^{a}**	0.88 ± 0.06	0.88 ± 0.16	0.0^{a} ns	91	53	41.8*
	G1.1	97 [95–100]	22.3 ± 6.6	13.9 ± 5.2	37.7^{b}*	2.6 ± 0.4	2.3 ± 0.5	11.5^{b}**	0.85 ± 0.07	0.90 ± 0.09	−5.8^{a} *	93	66	29.0*
B. halimifolia	A2.5	100 [98–100]	8.8 ± 1.9	5.1 ± 2.0	42.0^{a}**	1.3 ± 0.3	1.0 ± 0.4	23.1^{a} *	0.58 ± 0.13	0.62 ± 0.20	−6.9^{a} *	36	22	38.9*
	F9.3	94 [87–100]	7.4 ± 1.5	4.2 ± 1.5	43.2^{a}***	1.1 ± 0.2	1.1 ± 0.5	0.0^{a} *	0.56 ± 0.10	0.77 ± 0.17	−37.5^{a}**	26	20	23.1*
A. fruticosa	B1.3	90 [79–96]	8.7 ± 2.8	8.9 ± 2.5	−2.3^{a} ns	1.6 ± 0.5	1.7 ± 0.3	−6.2^{a} ns	0.73 ± 0.16	0.77 ± 0.11	−5.4^{a} ns	34	42	−23.5*
	C3.2	85 [75–91]	5.7 ± 2.3	4.9 ± 1.2	14.0^{a} ns	1.0 ± 0.5	0.9 ± 0.4	10.0^{a} ns	0.60 ± 0.25	0.56 ± 0.23	6.7^{a} ns	21	19	9.5*

The full nomenclature of EUNIS habitats is detailed in Appendix 1

Results for alpha species richness (S_α), Shannon diversity (H′) and species evenness (J) (mean ± SD, n = 15) in non-invaded (Non-inv.) and invaded (Inv.) plots are presented at the habitat scale. Wilcoxon pairwise tests were performed at the level of each locality to take into account the hierarchical sampling design. Asterisks (*) indicate the number of localities (0–3) where *P* values associated to the Wilcoxon pairwise tests were < 0.05. The relative impact on these three indices is expressed as the mean percentage reduction in invaded plots compared to non-invaded ones (100 %). A positive value indicates a higher diversity in non-invaded plots, a negative value indicates a higher diversity in invaded vegetation. Significant differences in the magnitude of the impact of a species between the two different habitats tested are indicated by different letters (a, b)

species composition and detect possible directional changes, three additional tests were performed. (1) Differences in species occurrence (i.e. number of plots occupied by each species) amongst Inv. and Non-inv. plots were assessed using the Fisher exact test in order to highlight species contributing the most to these composition changes. (2) Life form spectra of plots (i.e. the relative proportion of the mean coverage sum of each life form) and (3) cover-weighted mean Ellenberg values for light, edaphic moisture, and nitrogen (Julve 1998) were computed for each plot and compared between Inv. and Non-inv. plots using pairwise Wilcoxon tests at the level of each locality. Ellenberg values are essentially an ordinal classification of plant species according to the position of their realized ecological niche along an environmental gradient (Diekmann 2003). Weighted means at the community level are supposed to reflect the ecological conditions of each plot. The studied invasive alien species was excluded for all these community characteristics calculations.

The second set of analyses aimed at measuring the relative influence of different factors presumably involved in impact variation. The difference in the magnitude of the impact of the invasive species between the two different habitats tested was analysed for six species with a Wilcoxon test. Differences in the magnitude of the impact between the eight invasive species were tested using linear mixed effect models (using the R packages lmer and lmerTest). The individual invasive species was considered as a fixed factor and habitats and locations as random factors, with locations nested within habitats and habitats nested within species. Differences in alpha species richness (S_α), Shannon's diversity (H'), species evenness (J) and Jaccard dissimilarity (D_J) between each pair of Inv. and Non-inv. plot were the response variables. Differences in S_α, H' and J were expressed as a Relative Impact (RI) following Vilà et al. (2006), with $\mathrm{RI}(a) = \frac{a_{NI}-a_I}{a_{NI}+a_I}$, where a is the variable of interest (e.g. S_α), I is the invaded plot and NI is the non-invaded plot. The advantage of using RI is that its distribution is approximately normal, it is linear and does not have discontinuities. RI is symmetrical around zero, and it has defined limits $[-1; +1]$, with a positive value indicating a decrease of the variable associated to the presence of the invader, and a negative value indicating an increase of the variable. To test the effect of the growth form of the invaders, a nested ANOVA model was used, with invasive species as a factor hierarchically subordinated to growth forms (annuals, creeping perennials, perennials with rhizomes, shrubs). Tukey–Kramer post hoc tests were then used to perform multiple comparisons among means.

Finally, the relative importance of the characteristics of: (1) the invader, (2) the invaded communities and (3) their interaction in the magnitude of the impact was analyzed using an Analysis of Covariance (ANCOVA) and conditional inference trees. In ANCOVA models, the response variables were $\mathrm{RI}(S_\alpha)$, $\mathrm{RI}(H')$ and D_J. The explanatory variables included individual invasive species as a factor, and (1) canopy height and cover of the invasive species, (2) canopy height and cover of the native dominant species, total vegetation cover in the non-invaded plots, relative percentage cover of different life forms in the non-invaded plots, mean cover-weighted Ellenberg values for light, soil moisture and nutrients in the non-invaded plots, and (3) differences in size and cover between invasive species and native dominant species as covariables. Prior to stepwise regression analyses, we created a correlation matrix among all variables to assess potential covariation. Predictor variables with Pearson's correlation coefficient $r > 0.75$ were not used in the model. Dominant species cover and invasive canopy height were therefore eliminated from the initial model as these variables were highly correlated, respectively, to the differences in cover between invasive species and native dominant species ($r = 0.97$), and to species identity ($r = 0.97$). To find the best model, a backward stepwise process of model simplification was then used, beginning with the maximal model (including all variables) and then proceeding by eliminating the variables that improved the model the least based on Akaike Information Criterion (AIC), and repeating this process until no further improvement was possible.

To meet the assumptions of linear regression models, data were transformed as follows: canopy height was ln-transformed, all percent cover data were arcsin-square root transformed, and all covariates were standardized to zero mean and unit variance.

In order to obtain more easily interpretable results and to take into account interactions between all variables, conditional inference trees were also con-

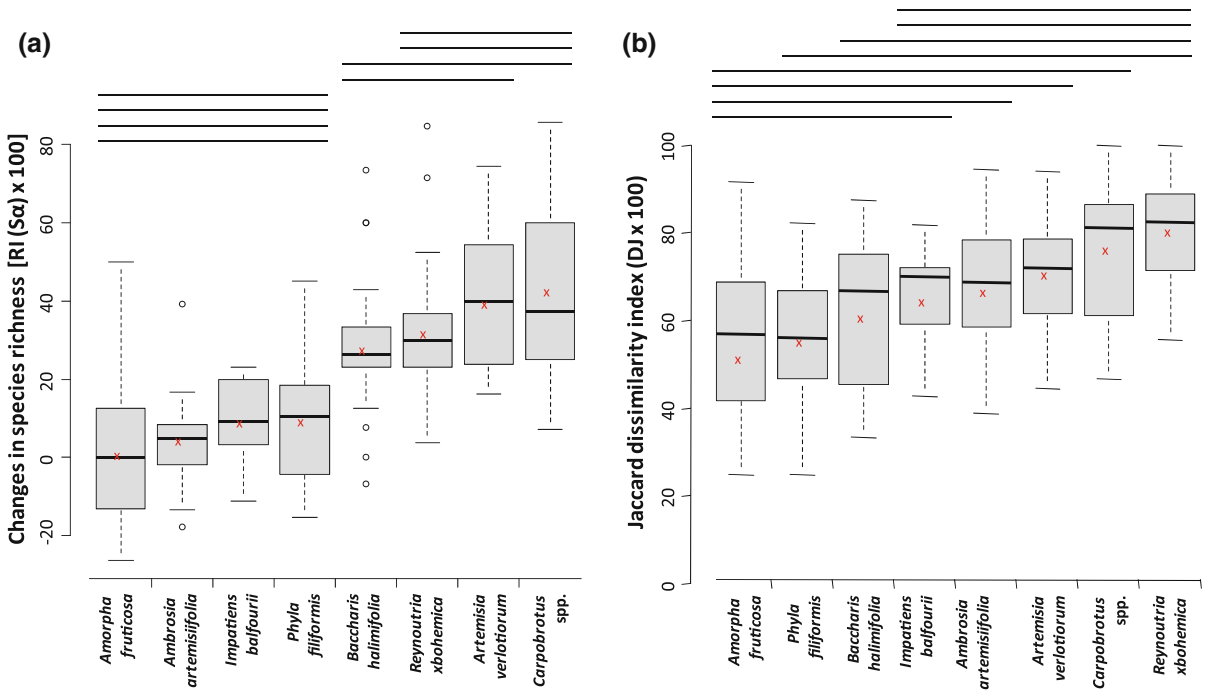


Fig. 1 The impact of individual invasive species on species richness S_α (**a**) and Jaccard dissimilarity index D_J (**b**), measured with the RI index based on 30 pairs of invaded and non-invaded plots with three locations nested within two habitats nested within eight species (only 15 pairs and one habitat for *Ambrosia* and *Impatiens*). Differences in linear mixed models: $F_{7,34} = 11.00$, $P < 0.001$ (**a**); $F_{7,34} = 5.64$, $P < 0.001$ (**b**). The random effect of habitat nested within species and the random effect of locality nested within habitat nested within species are detailed in Appendix 1. For each *box plot*, *top bar* is maximum observation, *lower bar* is minimum observation, *top of box* is third quartile, *bottom of box* is first quartile, *middle bar* is median value and *circles* are possible outliers. Means are represented by a cross. *Lines* above the *box plots* show groups of species not significantly different; *lines* that do not overlap with others show means significantly ($P < 0.05$) different in a posteriori Tukey–Kramer tests

structed (using the ctree function in R package party). The procedure for ctree construction is described elsewhere by Hothorn et al. (2006). Compared to classical regression trees, conditional inference trees avoid the problems of overfitting data, selection of variables and stopping by estimating a regression relationship by binary recursive partitioning in a conditional inference framework. This statistical approach ensures that the right-sized tree is grown. All statistical analyses were performed under R software version 3.0.1.

Results

Impact on species diversity

In nine invaded sites out of the 14 studied, a significant decline in α-species richness was observed, with an overall mean decrease of 34 % in the number of species within invaded plots (Table 1). Changes in α-species richness ranged from a non-significant increase of 2.3 % for *A. fruticosa* in sand dunes to a significant decrease of 65.8 % for *Carpobrotus* spp. in sand dunes. Two main groups of invasive species were detected (Fig. 1a), contrasting species with no or low impact on species richness (*A. fruticosa*, *A. artemisiifolia*, *I. balfourii*, *P. filiformis*) with values of $RI(S_\alpha)$ between 0.01 and 0.10, and species with higher impact (*B. halimifolia*, *R.* × *bohemica*, *A. verlotiorum*, *Carpobrotus* spp.) with $RI(S_\alpha)$ between 0.28 and 0.43.

Ten sites, involving six species exhibited a significant decline in Shannon's Diversity in at least one location, with an overall mean decrease of 9 % in invaded plots (Table 1). The largest impact was observed for *Carpobrotus* spp. in sand dune communities (36.4 % decrease) and for *R.* × *bohemica* in river bank communities (34.8 % decrease).

Differences between invasive species were only marginally significant (Appendix 2).

Species evenness was found to be higher in invaded plots for six species in eight sites, while no impact was found for *A. artemisiifolia* and *A. fruticosa* (Table 1). Evenness increased, especially under stands of *A. verlotiorum* in mesic grasslands (62.5 %) while almost no change was observed for *R.* × *bohemica* in river banks and a slight but non-significant decrease (6.7 %) occurred for *A. fruticosa* in sand dunes. No significant differences were found between invasive species (data not shown).

At the habitat scale, comparison of species accumulation curves showed that γ-diversity was significantly reduced in 13 out of 14 sites, with the smallest effect in invaded communities for *A. artemisiifolia* (12.3 %), *P. filiformis* (13.6 % in ungrazed salt marshes) and *I. balfourii* (14.7 %) and the largest one for *A. verlotiorum* (57.5 % in mesic grasslands and 46 % in riparian forests) and *Carpobrotus* spp. (46 % in rocky shores). *A. fruticosa* in sand dunes was the only case studied showing a significant increase of 23.5 % in the total number of recorded species. Decline at the habitat scale (S_γ) was proportional to that at the plot scale (S_α) but the magnitude of impact was generally lower (Fig. 2).

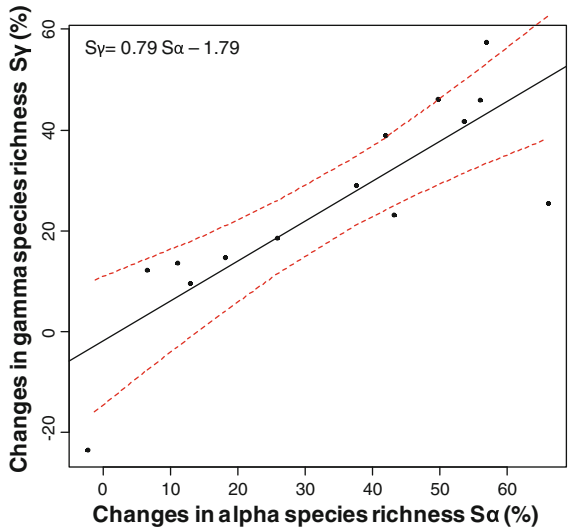


Fig. 2 Correlation between changes in γ-species richness at the habitat scale and α-species richness at the plot scale associated with the presence of the invasive species (expressed in % of changes compared to richness in non-invaded plots). *Dotted lines* represent the 95 % confidence interval. S: r = 0.84, t = 5.44, *df* = 12, $P < 0.001$. $S\gamma = 0.79\,S\alpha - 1.79$

Impact on vegetation composition and structure

In 11 sites out of 14, community composition was also markedly altered (Table 2: Jaccard dissimilarity index). The greatest changes in species composition were recorded for *R.* × *bohemica* in river bank communities (0.86), *Carpobrotus* spp. in sand dunes (0.81) and *A. verlotiorum* in pioneer riparian forests (0.78). On the other hand, changes for three species (*A. artemisiifolia*, *I. balfourii* and *A. fruticosa* in water-fringing beds) were not significant (and ranged from 0.40 to 0.67). The Tukey–Kramer tests showed that the effects of *R.* × *bohemica* and *Carpobrotus* spp. on species composition were significantly larger than those of *B. halimifolia*, *P. filiformis* and *A. artemisiifolia* (Fig. 1b). According to the Fisher's exact test on species occurrence, 61 species significantly contributed to composition differences (Appendix 3). There was a clear asymmetry, with many cases of species excluded by the invaders (92 %) and very few cases where some species were favored under stands of the invasive plants (8 %). There was no significant trend toward a specific life form being more excluded (Chi squared Test, $P = 0.72$, $df = 4$).

On average, the cover of all life forms was reduced in invaded plots (Table 2) but their relative importance in the community was conserved except in two cases. Under *A. fruticosa* stands in sand dunes, the community was dominated by therophytes (22.8 %) and hemicryptophytes (16.5 %) while it was initially dominated by geophytes (20.3 %) and chamaephytes (15.1 %). In mesic grasslands invaded by *A. verlotiorum* and originally dominated by hemicryptophytes (67.9–3.5 %), therophytes became the most dominant life form (9.7–4.7 %).

Changes in mean cover-weighted Ellenberg values were not significant for *A. artemisiifolia*, *I. balfourii* and *Carpobrotus* spp. on rocky shores (Fig. 3). Consistent changes were observed for other species, with increasing values of Ellenberg-N (eight cases), Ellenberg-H (nine cases) and decreasing values of Ellenberg-L (four cases) associated with the presence of the invader.

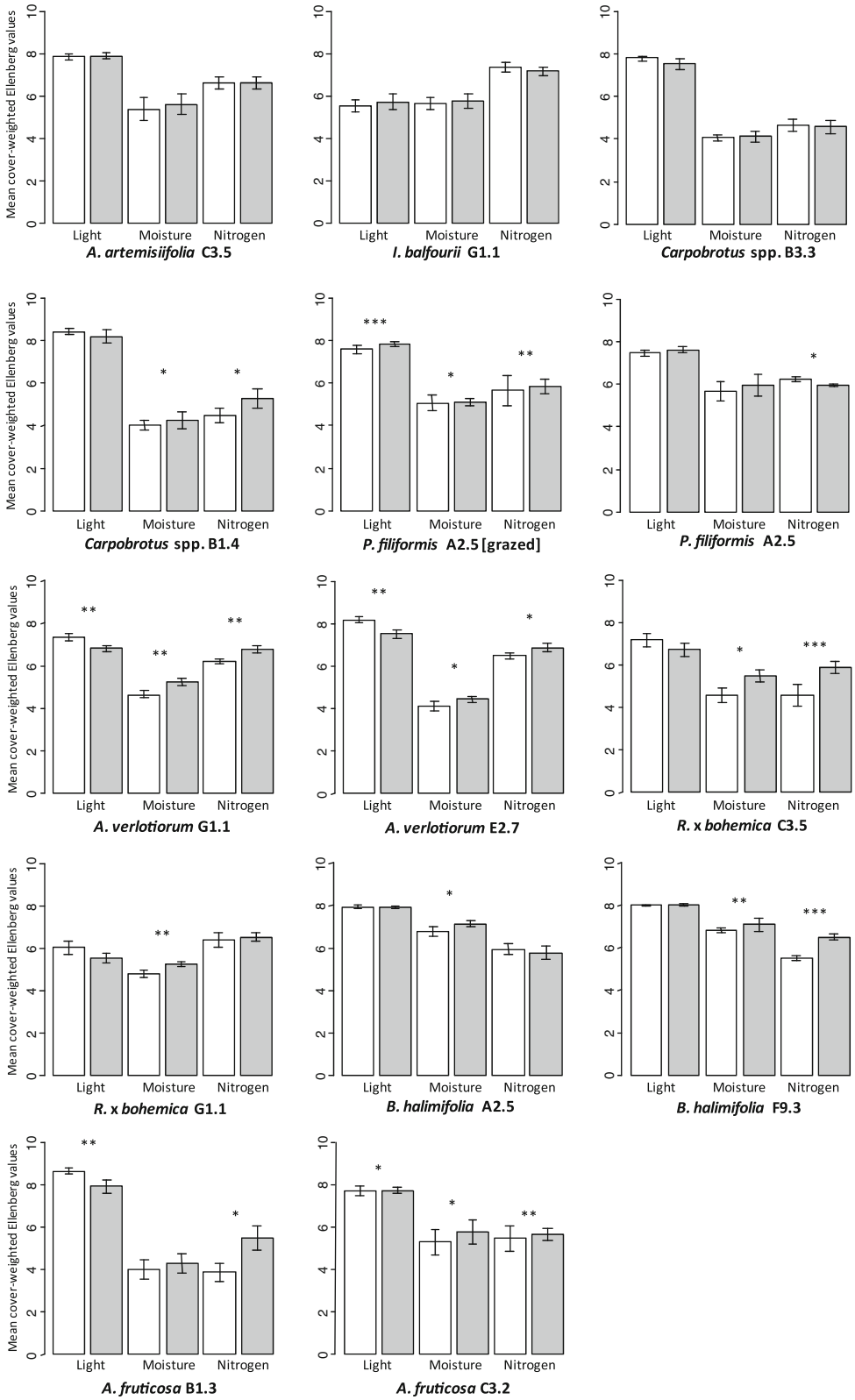
Factors affecting impact on community diversity and composition

Although the effect of species identity was largely significant, the mixed effects models also indicated a

Table 2 The eight invasive alien plants studied in different EUNIS habitats and their impacts on community composition and life form spectra

Species	EUNIS habitat	Jaccard dissimilarity index (D_J)	Chamaephytes			Hemicryptophytes			Geophytes			Therophytes		
			Non-inv.	Inv.	RI	Non-inv.	Inv.	RI	Non-inv.	Inv.	RI	Non-inv.	Inv.	RI
A. artemisiifolia	C3.5	0.67 ± 0.17 ns	0	0	NA	17.7	10.1	27.4	0.9	0.4	40	**37.3**	**20.1**	**29.9***
I. balfourii	G1.1	0.65 ± 0.12 ns	6.5	1.5	61.7	27.1	21.8	10.9	**12.5**	**4.6**	**46.3***	0.9	0.6	21.7
Carpobrotus spp.	B3.3	0.72 ± 0.18^{a}***	**35.1**	**12.2**	**48.6****	**59.4**	**24.8**	**41.1****	**1.3**	**0.5**	**42.9***	5.5	3.8	18.1
	B1.4	0.81 ± 0.11^{b}***	1	0.3	50.0	**29.6**	**3.8**	**77.2****	2.7	1.1	42.9	**24.3**	**1.9**	**85.7****
P. filiformis	A2.5 gr.	0.54 ± 0.14^{a}***	0	0.1	−100	**44.2**	**22.9**	**31.8***	**25.9**	**5.7**	**64.1****	**30.2**	**12.5**	**41.3***
	A2.5	0.57 ± 0.13^{a}***	0.07	0.2	−50.0	**40.3**	**21.1**	**31.2***	**55.7**	**23.7**	**40.3***	20.3	20.7	−1
A. verlotiorum	G1.1	0.78 ± 0.09^{a}***	**1.5**	**0.07**	**91.7***	**26.1**	**9.1**	**48.2****	0.7	1.1	−18.5	**30.5**	**8.9**	**54.7*****
	E2.7	0.64 ± 0.13^{b}***	0	0	NA	**67.9**	**3.5**	**90.1*****	43.2	1.9	91.4	**9.7**	**4.7**	**35.2***
R. × bohemica	C3.5	0.86 ± 0.10^{a}***	1.7	0.2	79.3	**29.7**	**7.6**	**59.3****	1.8	0.9	31.7	**3.5**	**1.5**	**38.7***
	G1.1	0.75 ± 0.12^{b}***	2.7	2.3	6.70	**48.3**	**16.5**	**49.0*****	5.9	4	19.5	**21.9**	**8.1**	**46.1****
A. fruticosa	B1.3	0.64 ± 0.17^{a}*	**15.1**	**2.5**	**71.8***	12.9	16.5	−12.4	**20.3**	**4.8**	**61.9****	**4.8**	**22.8**	**−65.2***
	C3.2	0.40 ± 0,28^{a} ns	0.07	0.07	0.00	28.8	11.3	43.5	36.7	41.9	−6.7	0.27	0.53	−33.3
B. halimifolia	A2.5	0.62 ± 0.16^{a}***	2.5	0.07	94.9	**27.6**	**4.1**	**73.9****	**68.3**	**37**	**29.7****	**1.07**	**0**	**100***
	F9.3	0.60 ± 0.15^{b}***	1.4	4.3	−51.2	**20.1**	**4.1**	**65.8****	24.3	19.1	12	1.7	0.5	51.5

Mean Jaccard dissimilarity index, calculated as an average value for the 15 pairs of plots, indicates the impact on species composition; the higher the dissimilarity, the more dissimilar is the invaded to the non-invaded community. Significant differences in the magnitude of the impact of a species between the two different habitats tested are indicated by different letters (a, b). Changes in the life form spectrum according to the cover of chamaephytes, hemicryptophytes, geophytes and therophytes in non-invaded (Non-inv.) and invaded (Inv.) plots at the habitat scale. RI gives the relative impact on cover expressed as percentages [−100, 100]. Wilcoxon pairwise tests were performed at the level of each locality to take into account the hierarchical sampling design. Asterisks (*) indicate the number of localities (0–3) where *P* values associated to the Wilcoxon pairwise tests were <0.05. Values in bold indicate that significant changes in the cover of the corresponding life form occured at least in one locality. See Table 1 for additional legend


Mean cover-weighted Ellenberg values
Light
Moisture
Nitrogen
A. artemisiifolia C3.5
I. balfourii G1.1
Carpobrotus spp. B3.3
Carpobrotus spp. B1.4
P. filiformis A2.5 [grazed]
P. filiformis A2.5
A. verlotiorum G1.1
A. verlotiorum E2.7
R. x bohemica C3.5
R. x bohemica G1.1
B. halimifolia A2.5
B. halimifolia F9.3
A. fruticosa B1.3
A. fruticosa C3.2

◀**Fig. 3** Mean cover-weighted Ellenberg values for non-invaded (*white bars*) and invaded plots (*grey bars*) for light (L), edaphic moisture (HE), and nitrogen (N), for each species in each habitat. The *number of asterisks* (*) refers to the number of locations (0–3) where significant differences ($P < 0.05$) were found between invaded and non-invaded plots tested by Wilcoxon paired tests. *Letters* followed by *numbers* refer to different EUNIS habitats

significant effect of locality, while no influence of the habitat was found at this scale (Appendix 2). However, when considering each species individually, the magnitude of impact significantly differed according to the type of invaded habitat for four species (Table 1). Higher impact of *R.* × *bohemica* was recorded in river bank communities (C3.5) compared to riparian forest (G1.1). Sand dunes were more impacted in terms of α-species richness (*Carpobrotus* spp.) or species composition (*A. fruticosa*) compared to the second habitat tested for these species. The impact of *A. verlotiorum* was stronger in riparian forest (G1.1) compared to mesic grasslands (E2.7).

When grouped by growth forms, the nested ANOVA model showed that rhizomatous perennials and mat-forming creeping perennials exhibited the strongest impact, while annual species always had a minimal effect on community diversity and composition (Table 3).

The minimum adequate model for relative impact on species richness $RI(S_\alpha)$, retained seven of the 12 variables tested and showed that decreases in species richness depended mainly on invasive species identity (37 %) but also on invader cover (11 %) and differences in cover between the invader and the dominant native species (Table 4). The conditional inference for $RI(S_\alpha)$ (Fig. 4a) was first split according to the identity of the invading species. The taxa with the largest impact further split based on differences in invasive canopy height and cover, with larger impact in situations where canopy height was <140 cm and cover >96 % (Fig. 4a). For species with lower effect, the magnitude of impact depended on the relative cover of hemicryptophytes, with larger impact when this life form exceeded 16.7 %.

Six variables were retained in the best model for RI(H′) (Table 4). Decrease of Shannon diversity H′ mainly depended on the differences in cover between the invader and the dominant native species (18 %) and the identity of the invader (12 %), as well as canopy height of the dominant native species (4 %). The conditional inference tree attributed most variations to cover differences between the invader and the native dominant species (Fig. 4b). When the cover difference was ≥40 %, the data were further split according to the cover of the invasive species and the cover of the dominant native species, with higher impacts either if the cover of the invasive was >96 % or if the cover of the dominant native species was <7 %.

According to the best ANCOVA model, changes in species composition significantly depended on the identity of the invasive species (25 %), total vegetation cover (5 %) and the proportion of therophytes within the community (4 %) (Table 4).

The conditional inference tree (Fig. 4c) for changes in species composition first split the data according to species identity, with higher impact for *A. artemisiifolia*, *A. verlotiorum, Carpobrotus* spp. and *R.* × *bohemica*, and secondly according to differences in cover, with higher impact when the invasive species had 60 % more cover than the native dominant species and if the canopy height of the native dominant species was ≤25 cm.

Discussion

Our results showed that although, on average, the presence of invasive plants is associated with a significant change in resident community diversity and composition, the magnitude and sometimes the direction of some impacts strongly vary, first according to invader identity, then according to invasive population characteristics and features of the recipient community. Impacts also varied according to the invader growth form and the type of invaded habitats, although the present design could not estimate their relative importance.

Impact of plant invaders in Mediterranean habitats

As might be expected, the magnitude of the impact differed among the eight studied species, with *Carpobrotus* spp. and *R.* × *bohemica* exhibiting the largest impact for most of the studied indices while *A. fruticosa* was almost always associated with the lowest effects and even was associated with an increase in γ-diversity at the habitat scale. The huge effect of invasion by both *Carpobrotus* spp. and

Table 3 Hierarchical general linear model used to examine the mean relative impacts (RI) of invasive plants grouped in growth forms

	S (α-species richness)	H′ (Shannon's diversity)	D_j (Jaccard dissimilarity index)
Anova table			
Species (life forms)	$F_{4,202} = 23.95$; $P < 0.001$	$F_{4,202} = 6.69$; $P < 0.001$	$F_{4,202} = 8.94$; $P < 0.001$
Life forms	$F_{3,202} = 25.44$; $P < 0.001$	$F_{3,202} = 2.87$; $P = 0.037$	$F_{3,202} = 14.11$; $P < 0.001$
Mean RI per life form			
Rhizomatous perennials	0.36 ± 0.17^{a}	0.12 ± 0.21^{a}	0.76 ± 0.13^{a}
Creeping perennials	0.26 ± 0.25^{a}	0.07 ± 0.24^{ab}	0.66 ± 0.17^{b}
Shrubs	0.14 ± 0.22^{b}	0.04 ± 0.25^{ab}	0.56 ± 0.21^{c}
Annuals	0.07 ± 0.01^{b}	-0.01 ± 0.01^{b}	0.66 ± 0.15^{bc}

Similar single letter (a, b, c) indicates groups that are not significantly different ($P < 0.05$, Tukey–Kramer post hoc tests)

R. × *bohemica* was also associated with changes in species composition toward more nitrophilous species in invaded plots, especially for *R.* × *bohemica*. These results are in accordance with previous studies showing changes in the upper soil profile attributed to the abundant litter produced (Maurel et al. 2010; Santoro et al. 2011). Stems and leaves of *Reynoutria* spp. decay slowly, resulting in an increase of litter thickness and the depth of the underlying soil horizon A. These new soil conditions with increasing organic matter content would therefore be more favourable to nutrient-demanding species.

While several recent reviews (Vilà et al. 2011; Hulme et al. 2013; Pyšek et al. 2012) identified that impacts remain unquantified for most alien plants, our study provides the first comparative quantitative impact estimation for a number of invasive species. Even though *A. verlotiorum* has been the object of less attention by land managers, our study shows that this invasive species has a comparable or even stronger community-level impact than *R.* × *bohemica* in pioneer riparian forest (see Table 1 for G1.1). Furthermore, our study confirms the major impact of *B. halimifolia*, especially on therophytes and on endemic saltmarsh species (e.g. *Sonchus maritimus*, *Dorycnium pentaphyllum* subsp. *gracile*) as observed in the Basque country in Spain, where a substantial part of subhalophilous communities initially dominated by *J. maritimus* has been replaced by monospecific stands of *B. halimifolia* (Caño et al. 2013). Although significant for species richness at the habitat scale (S_γ) and for Shannon's diversity (H′) in one location, the low magnitude of impact found for *I. balfourii* is consistent with the results obtained for other annual species of the *Impatiens* genus, including *I. glandulifera* (Hejda and Pyšek 2006; Hejda et al. 2009) or *I. parviflora* (Hejda 2012). Similarly, common ragweed (*A. artemisiifolia*), which is mainly known for its impact on human health and crop yield, does not exhibit significant impact in invaded communities of river banks.

Contrary to theoretical expectations (Olden 2006) and previous studies (Hejda et al. 2009), we found that species evenness was rather increased under stands of invasive plants. As suggested by Powell et al. (2011), such a pattern is possible when invasive species affect more common species and/or drive rare species to local extinction, leading to more even abundances amongst the remaining species. This is confirmed by our study, where under the invaded plots of *A. verlotiorum* (which increased species evenness the most), we regularly recorded only one or very few individuals for each remaining species, which led to a high species evenness, tending to $J = 1$.

Factors determining the magnitude of impacts

The effect of invasion is largely species-specific, with the identity of the invader accounting for the majority of variations in the relative impact on species diversity and species composition. However, growth form, as well as the height and cover reached by the invasive plant, also play a significant role for the most impacting species. As expected, invasive species with an annual life cycle (e.g. *A. artemisiifolia* and *I. balfourii*) have a lower effect, probably because even dense populations of these species reach lower cover compared to the other studied species (only averaging 81–82 % in our dataset, see Table 1), do not form homogeneous stands and therefore lead to less competition for resources. In

Table 4 Analysis of variance table for the minimum adequate model of ANCOVAs obtained by stepwise selection

Source of variation	*Df*	SS	MS	F	*P*	R^2 (R^2 adj.)	lmg
Impact on species richness (S_α)							
Species	8	11.03	1.38	90.32	<0.001		37.00
Invasive cover	1	0.16	0.16	10.57	0.001		10.61
Differences in cover	1	0.11	0.11	7.25	0.008		5.21
Total vegetation cover	1	0.13	0.13	8.58	0.004		2.06
Ellenberg-H	1	0.25	0.25	16.66	<0.001		1.98
Ellenberg-N	1	0.12	0.12	8.08	0.005		1.67
Ellenberg-L	1	0.07	0.07	4.30	0.040		0.82
Residuals	196	3.01	0.02				
Total	210					0.80 (0.78)	
Impact on Shannon diversity (H')							
Species	8	1.78	0.22	7.02	<0.001		11.93
Dominant height	1	0.62	0.62	19.61	<0.001		3.88
Differences in height	1	0.62	0.62	4.37	0.038		0.82
Differences in cover	1	1.74	1.74	38.06	<0.001		18.23
Total vegetation cover	1	0.32	0.32	10.78	0.001		3.33
Ellenberg-H	1	0.33	0.33	14.69	0.002		2.20
Residuals	197	6.19	0.03				
Total	210					0.43 (0.39)	
Impact on Jaccard dissimilarity (D_J)							
Species	8	197.50	24.69	647.41	<0.001		25.18
Total vegetation cover	1	0.49	0.49	12.72	<0.001		4.93
Ellenberg-L	1	0.27	0.27	7.13	0.008		1.41
% Therophytes	1	0.12	0.12	3.32	0.070		4.09
Residuals	199	7.57	0.04				
Total	210					0.96 (0.96)	

The relative importance of the variables is given by lmg, which is the R^2 contribution averaged over orderings among regressors (Chevan and Sutherland 1991)

contrast, rhizomatous perennials (e.g. *A. verlotiorum* and *R.* × *bohemica*) and to a lesser extent creeping perennials, caused the largest effects, with $RI(S_\alpha) = 36$ and 26 % respectively. The strong impact of the first group may be explained by their dense rhizome systems and the associated underground competition but also by the high density of stems (personal observation), resulting in stands with a very high cover (averaging 95–99 % in our dataset). The effect of shrubs was less consistent and probably also depended on other traits. For example, among shrubs, the larger impact of *B. halimifolia* compared to *A. fruticosa* may be due to more branching at the base of the shrub in the former, resulting in a more bushy habit. A recent meta-analysis of invasive plant impact in Mediterranean regions of the world (Gaertner et al. 2009) also stressed the greater effect of creeping species. In contrast to our results, annual species were classified among high impacting species. However these results concerned particular cases of shrublands disturbed by human activities (therefore logically favouring annual species) or dry lowland fynbos where limiting resources may also favour introduced annual plants able to capture pulses of resources at the expense of resident perennial plants (Everard et al. 2010). Although our analysis highlighted consistent differences of impact between certain life forms (e.g. annuals vs. rhizomatous perennials), these results should be considered with caution and followed up by investigation of a wider range of species and across a fertility-disturbance gradient.

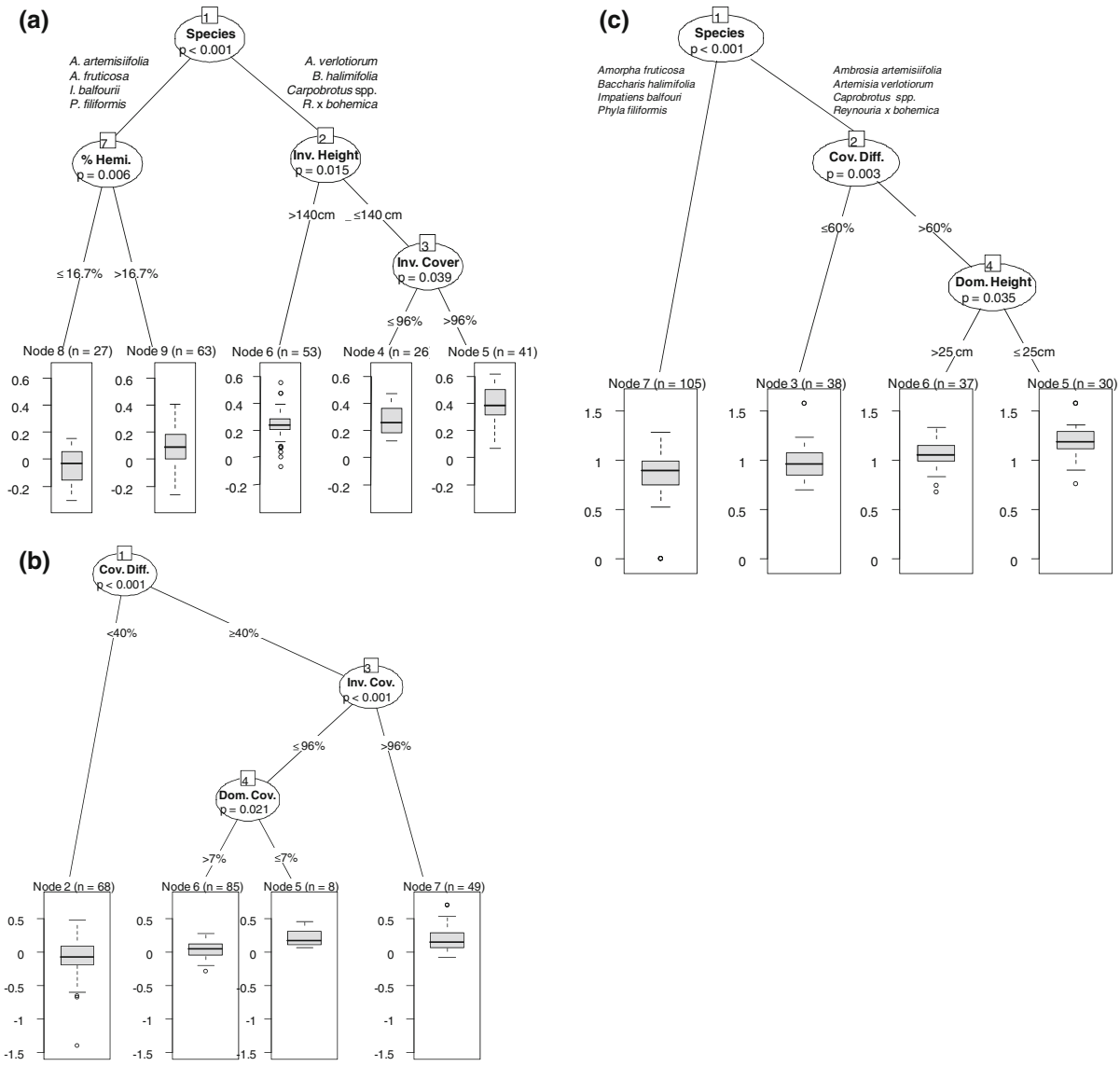


Fig. 4 Conditional inference trees describing the impact of invading species on **a** α-species richness (Sα), **b** Shannon' diversity (H′) and **c** Jaccard dissimilarity index (D_J) in invaded plots. Inner nodes (*ovals*) indicate which variables were used for splitting and threshold values are given on the *line*. n is the *number of plots* falling in each terminal node; the *box plots* show the distribution of changes in species richness [RI(Sα)], Shannon diversity [RI(H′)] and species composition (arcsin $\sqrt{D_J}$), respectively

Contrary to expectation (Violle et al. 2009), the impact of the invasive plant did not necessarily increase with increasing canopy height. The positive relationship between canopy height and impact may be true to a certain extent in a group of herbaceous plants with a homogeneous habit (Hejda et al. 2009). Including different life forms and growth habits resulted in a different pattern, with larger impact found for canopy height <140 cm (Fig. 4a). This effect might be driven by the high impact of *Carpobrotus* spp. which are also the invasive species with the smallest size (amongst species with high impacts). To a lesser extent, this effect could also result from small bushes of *B. halimifolia* and *R.* × *bohemica* which exhibited higher cover densities compared to older individuals usually with another plant habit (with

fewer ramifications at the base) that may enable more light to reach the ground, favouring resident species in the second case.

Previous similar studies comparing the impact of several invasive plants did not explicitly account for differences between habitats. Our results showed that for a given invasive species all habitats did not undergo the same level of impact. A rough analysis showed that habitats with sparse vegetation, such as sand dunes (B1.3 and B1.4) invaded by *Carpobrotus* spp. and *A. fruticosa* or river banks (C3.5) invaded by *R.* × *bohemica* are more susceptible to impacts than more densely vegetated habitats. Coastal sediments (B1 and B2) and riverine habitats (C3 and D5) were also shown to be among the most invasible habitats, based on the proportion of alien species observed (Chytrý et al. 2008), while a previous analysis in the Mediterranean region also found greater impacts in dune vegetation (Gaertner et al. 2009). This result would indicate that in these habitats, the same factors allowing greater invasibility would presumably also lead to higher impacts.

The strong effect of locality in explaining differences in the impact observed, as shown by the mixed models (Appendix 2), may indicate the influence of the structure of the resident community or of the local abiotic properties of the environment. First, native communities already including a dominant species with high cover (or high canopy to a lesser extent) are less impacted (Table 4). Our study therefore confirmed some previous results found in Central Europe (Hejda et al. 2009), highlighting the importance of cover differences between the invasive species and the native dominant species. Thus, lower impacts are found in terms of Shannon's diversity or species composition when differences in cover between the invasive and the native dominant species do not exceed 40 or 60 % respectively (Fig. 4b, c). In such situations, the effect of adding a dominant alien invader is not much different from the competitive influence of the dominant native species. In other words, in these communities, the resident dominant species may already exert a strong influence limiting the number of species and filtering species already adapted to competition (Chesson 2000; Grime 2006). This is consistent with studies showing the role of the identity of the dominant native species on invasibility (Smith et al. 2004). Second, beyond the role of the dominant species, the total vegetation cover of the community was also retained in all models, which confirms the higher vulnerability of habitats with sparse vegetation.

Abiotic properties of sites (light, water and nutrient resource) showed less influence although cover-weighted mean Ellenberg values were retained in all three models (species richness, diversity and composition), showing that the level of available resources does matter to a certain extent (Table 4). However, the importance of these variables was low and contrasting results were found regarding species and the influence of water and nutrients. Larger impacts were recorded in sites with higher soil moisture, which is consistent with the hypothesis of better performance of invaders (associated with higher growth rate) when water availability is high (Reever and Rice 2006). This was especially the case for *A. verlotiorum*. On the other hand, sites with lower nutrient resources were associated with higher invasive species impact, which is consistent with more efficient use of limited resources by invaders, resulting in faster competitive exclusion in unproductive sites (Tilman 2004). This was observed for *P. filiformis*, *R.* × *bohemica* and *B. halimifolia* to a lesser extent.

Implications for management and weed risk assessment

Considering the ongoing debates on whether invasive plants are really a threat for natural ecosystems and considering that one third of the studies dealing with alien plant impact focused altogether only on nine species (Hulme et al. 2013), this study also considerably extends our knowledge by including six major invasive species for which no (or very few and unstandardized) quantitative assessments of community-level impacts are available. Beyond the value of these data per se, general conclusions of our study were intended to improve impact assessment in WRA (Weed Risk Assessment) and prioritization tools.

On one hand, our analysis highlighted that a large part of impact was species-specific, which means that few generalizations could be made to predict impact of a new emerging invasive species in a WRA tool. Moreover, given the variation observed across habitats and locations for a single species (Appendix 2), conclusions derived from an initially invaded habitat could hardly be extrapolated to other habitats.

On the other hand, a number of general rules can nevertheless be formulated on the basis of our results.

First, impacts varied according to the invader's life form. As already accounted for in some risk assessment tools (e.g. Weber and Gut 2004), some life forms could be more weighted than others, e.g. rhizomatous or creeping perennials compared to annuals. However, further studies are necessary to make meta-analysis possible over a wider range of life forms (Hulme et al. 2013). Second, the ability of an invasive species to form very dense populations was found to be a key characteristic. Interestingly, no real threshold was found for invasive species cover, with a significant split concerning impacts only beyond 96 % cover, almost equivalent to full cover. As not all studied species were able to reach this level of dominance, a useful follow-up to this result could be to determine which traits and which conditions make it possible for a species to reach such hyper-dominant cover.

The credibility of pre-border WRA has been recently questioned (Hulme 2012) and one alternative proposition was to combine WRA with survey data in the framework of EDRR (Early Detection and Rapid Response) when a species is at the beginning of its invasion. To make post-border WRA tools more effective for managers at the landscape level, our study showed that the assessment of the dominant native species could provide meaningful information. Our results confirmed that invasions by plants which increase the dominance in the community by approximately 40–60 % have the strongest effect (Hejda et al. 2009). By including a simple measure of cover of the native dominant species, WRA tools applied at the landscape scale could target the most endangered communities in a given location.

If such a standardized impact assessment is to be used by managers, they may also want to know on which indicator(s) they should rely to take a decision about management. Species richness or changes in species composition are simple instructive ways to capture the magnitude of impacts. However, if these are considered alone they are not totally informative. For example, *A. verlotiorum* has a comparable magnitude of impact for species richness to that of *Carpobrotus* spp.; however, impacted species in pioneer riparian forests invaded by *A. verlotiorum* include mainly other aliens (with 17 % relative cover of neophytes) or ruderal weed species (cf. Appendix 3), while *Carpobrotus* spp. excludes two species of the regional Red List (*Euphorbia terracina*, *Silene nicaeensis*) in the protected habitat 'Dune with *Euphorbia terracina*', coded 2,220 in the Habitats Directive 92/43/EEC. Similarly, *A. artemisiifolia* may exhibit a stronger impact on species composition than *A. fruticosa*. However, while *A. artemisiifolia* does not affect the nature of the community, *A. fruticosa* favours annual nitrophilous and shade-tolerant species at the expense of the characteristic association of heliophilous geophytes and chamaephytes of nutrient-poor soil (Table 2 and Fig. 3). In five other cases, the mean Ellenberg-N index has increased (Fig. 3), demonstrating the selection of nitrophilous ruderal species at the expense of characteristic species of the initial community. In addition to concise indicators such as species richness or the Jaccard dissimilarity index, it is therefore necessary to take into account both the conservation interest of the invaded habitat and the direction of changes in the resulting communities filtered by invasion.

Finally, it may be argued that the impact measured at the plot scale may not be representative of the effect of an invasive species at the habitat scale. Indeed, our study showed that impact at the habitat scale tends to be lower than at the plot scale (Table 1 and Fig. 2), as already shown in other studies (Gaertner et al. 2009; Powell et al. 2011). The impacts at the two levels are nevertheless correlated, meaning that spatial diversity at the habitat scale does not completely compensate the loss of species at the plot scale. While invasive species that are able to form massive stands over more than thousands of m^2 (covering a whole habitat at the landscape level) are probably rare, the community-level impact remains nevertheless a good estimator of potential damage at higher spatial scales for the most extensive invasive plant species.

Acknowledgments We gratefully acknowledge financial support by the French Agency for Food, Environmental and occupational Health & Safety (ANSES) for allowing MSc grants to NC (2011) and CP (2012). We thank Isabelle Mandon-Dalger (FCBN) for fruitful discussion, Claire Tetrel (Domaine de la Palissade), Luc Capon (Communauté de communes de la Cévenne des Hauts Gardons), Benjamin Sirot (CEN-LR) and Jean-Philippe Reygrobellet (SMAGE des Gardons) for their kind permission of access to some study sites, as well as to Jean-Marie Ramel, Jean-Claude Streito and Philippe Reynaud (Anses) for their assistance in the field. The authors are also grateful to two anonymous reviewers for valuable comments.

Appendix 1

See Table 5.

Table 5 Overview of locations used in the study (with five replications per locations)

Location	Species	EUNIS habitats	Latitude and longitude (WGS84)	Minimum residence time	Known disturbances
1	*Ambrosia artemisiifolia*	C3.5	N43 57.254 E4 29.237	First occurrences in the Gardon river during the 1960s (Chauvel and Cadet 2011)	Natural (annual) disturbances by river flood
2	*A. artemisiifolia*	C3.5	N43 56.306 E4 33.456		
3	*A. artemisiifolia*	C3.5	N43 55.921 E4 19.210		
4	*Amorpha fruticosa*	B1.3	N43 33.233 E4 00.848	Early 2000s	No known disturbances
5	*A. fruticosa*	B1.3	N43 33.361 E4 01.613	Early 2000s	
6	*A. fruticosa*	B1.3	N43 29.206 E4 08.549	1940s	
7	*A. fruticosa*	C3.2	N43 35.784 E4 20.459	1940s	No known disturbances
8	*A. fruticosa*	C3.2	N43 36.786 E4 19.670		
9	*A. fruticosa*	C3.2	N42 53.927 E3 03.223		
10	*Artemisia verlotiorum*	E2.7	N43 56.000 E4 19.151	1950s	Occasional grazing by horses
11	*A. verlotiorum*	E2.7	N43 56.005 E4 19.114		
12	*A. verlotiorum*	E2.7	N43 56.036 E4 19.110		
13	*A. verlotiorum*	G1.1	N44 01.859 E4 08.585		Natural disturbances by important river flood
14	*A. verlotiorum*	G1.1	N44 01.842 E4 08.520		
15	*A. verlotiorum*	G1.1	N43 56.035 E4 19.118		
16	*Baccharis halimifolia*	A2.5	N42 45.459 E3 01.989	Early 1980s (Amigo 1983)	No known disturbances (nature reserve)
17	*B. halimifolia*	A2.5	N42 45.285 E3 01.997		
18	*B. halimifolia*	A2.5	N42 45.324 E3 01.967		
19	*B. halimifolia*	F9.3	N42 45.147 E3 01.969		No known disturbances (nature reserve)
20	*B. halimifolia*	F9.3	N42 45.242 E3 01.925		
21	*B. halimifolia*	F9.3	N42 45.306 E3 01.999		
22	*Carpobrotus* spp.	B3.3	N42 30.942 E3 08.291	1940s	No known disturbances
23	*Carpobrotus* spp.	B3.3	N42 30.885 E3 08.159		
24	*Carpobrotus* spp.	B3.3	N42 31.298 E3 07.195		
25	*Carpobrotus* spp.	B1.4	N42 53.927 E3 03.223	1930s	Tourist frequentation (but not enough to cause trampling)
26	*Carpobrotus* spp.	B1.4	N42 53.705 E3 03.077		
27	*Carpobrotus* spp.	B1.4	N42 48.711 E3 02.127		
28	*Impatiens balfourii*	G1.1	N43 36.431 E3 07.209	1990s	Natural disturbances but only by important river flood
29	*I. balfourii*	G1.1	N43 41.634 E3 33.947		
30	*I. balfourii*	G1.1	N43 41.654 E3 33.931		
31	*Phyla filiformis*	A2.5 grazed	N43 16.242 E3 08.147	First occurrences during the 1920s	Grazing by sheeps
32	*P. filiformis*	A2.5 grazed	N43 14.303 E3 10.639		
33	*P. filiformis*	A2.5 grazed	N43 14.319 E3 10.617		
34	*P. filiformis*	A2.5	N43 16.191 E3 08.290		No known disturbances (nature reserve)
35	*P. filiformis*	A2.5	N43 16.008 E3 07.698		
36	*P. filiformis*	A2.5	N43 14.350 E3 10.589		
37	*Reynoutria* × *bohemica*	C3.5	N44 10.470 E3 50.663	1980s	Natural (annual) disturbances by river flood
38	*R.* × *bohemica*	C3.5	N44 08.519 E3 52.279		
39	*R.* × *bohemica*	C3.5	N44 10.054 E3 50.661		
40	*R.* × *bohemica*	G1.1	N44 10.636 E3 50.389		Natural disturbances but only by important river flood
41	*R.* × *bohemica*	G1.1	N44 08.530 E3 52.275		
42	*R.* × *bohemica*	G1.1	N44 10.062 E3 50.666		

As the exact date of introduction is usually not known, we give the minimum residence time as the first known occurrence of the species according to the literature. Except where specific reference is given, all historical data were gathered from the SILENE database (CBNMed 2011b). Known disturbances are based on the knowledge of the sites by local land managers

EUNIS Habitats A2.5 Coastal saltmarshes and saline reedbeds; B1.3: Shifting coastal dunes; B1.4: Coastal stable dune grassland (grey dunes); B3.3: Rock cliffs, ledges and shores, with angiosperms; C3.2: Water-fringing reedbeds and tall helophytes other than canes; C3.5: Periodically inundated shores with pioneer and ephemeral vegetation; E2.7: Unmanaged mesic grassland; G1.1: Riparian and gallery woodland, with dominant [Alnus], [Betula], [Populus] or [Salix]; F9.3: Southern riparian galleries and thickets

Appendix 2

See Table 6.

Table 6 Summary of the linear mixed models analyses describing the effects of species, habitats (nested within species) and locality (nested within habitats nested within species) on the relative impacts on species richness (S), on Shannon's diversity (H′) and on the Jaccard dissimilarity index (D_J)

Effect	Impact on species richness (S_α)			Impact on Shannon's diversity (H')			Impact on Jaccard dissimilarity (D_J)		
	df, *ddf*	*F* or X^2	*P*	*df*, *ddf*	*F* or X^2	*P*	*df*, *ddf*	*F* or X^2	*P*
Fixed term[a]									
Species	7, 34	11.00	**<0.001**	7, 34	2.07	0.074	7, 34	5.64	**<0.001**
Random terms[b]									
Habitat (Species)	1	5.68e − 14	1	1	1.9	0.200	1	0.68	0.400
Locality [Habitat (Species)]	1	20.54	**<0.001**	1	22.70	**<0.001**	1	13.34	**<0.001**

[a] The *P* values for the fixed effects are calculated from *F* test based based on Satterthwaite approximation for denominator degrees of freedom (*ddf*)

[b] The tests on random effects are performed using log-likelihood ratio tests with one degree of freedom (*df*), which means, testing one effect in a time. Bold *P* values indicate significance levels smaller than 0.05

Appendix 3

See Table 7.

Table 7 Summary of significant variations in frequency of occurrence for 61 species amongst invaded and non-invaded plots

Invasive species	EUNIS habitats	Impacted species	Life form	Occurrence		*P* value
				Non.-Inv.	Inv.	
		Alkanna matthioli	T	7	0	0.006
Carpobrotus spp.	B1.4	*Andryala integrifolia*	T	8	1	0.014
		Cladanthus mixtus	T	5	0	0.042
		Erodium cicutarium	T	11	2	0.003
		Hypochaeris glabra	T	7	1	0.035
		Lobularia maritima	H	12	4	0.009
		Senecio vulgaris	T	6	0	0.017
		*Silene nicaeensis**	H	5	0	0.042
		Trifolium cherleri	T	5	0	0.042
	B3.3	*Euphorbia terracina**	G	10	2	0.008
		Pallenis spinosa	H	6	0	0.017
		Sedum sediforme	C	12	1	0
A. fruticosa	B1.3	*Artemisia campestris*	G	14	7	0.014
		Carduus pycnocephalus	H	0	7	0.006
	C3.2	*Poa trivialis*	H	5	0	0.042
P. filiformis	A2.5	*Elytrigia repens*	G	11	3	0.009
		Geranium dissectum	T	14	7	0.014
		Plantago lanceolata	H	4	11	0.027
		Sonchus asper	T	7	1	0.035
I. balfourii	G1.1	*Galium mollugo* subsp. *erectum*	H	5	0	0.042

Table 7 continued

Invasive species	EUNIS habitats	Impacted species	Life form	Occurrence		*P* value
				Non.-Inv.	Inv.	
A. verlotiorum	G1.1	*Acer negundo*	P	9	1	0.005
		Ambrosia artemisiifolia	T	10	2	0.008
		Bidens frondosa	T	14	5	0.002
		Chenopodium album	T	13	4	0.003
		Daucus carota	H	9	1	0.005
		Echium vulgare	H	11	2	0.003
		Euphorbia cyparissias	H	11	2	0.003
		Lactuca sp.	NA	8	0	0.002
		Oenothera gr. *biennis*	H	11	1	0
		Picris hieracioides	H	5	0	0.042
		Senecio inaequidens	C	6	0	0.017
		Setaria viridis subsp. *viridis*	T	9	0	0.001
		Vulpia myuros	T	5	0	0.042
		Xanthium orientale subsp. *italicum*	T	15	7	0.002
	E2.7	*Chondrilla juncea*	H	10	1	0.002
		Convolvulus arvensis	H	5	0	0.042
		Fraxinus excelsior	P	6	0	0.017
		Orlaya grandiflora	T	5	0	0.042
		Torilis arvensis	T	15	8	0.006
		Vicia hybrida	T	9	2	0.021
B. halimifolia	A2.5	*Dorycnium pentaphyllum* subsp. *gracile*	H	13	4	0.003
		Elytrigia scirpea	H	13	2	0
		Limonium narbonense	H	7	0	0.006
		Sonchus maritimus	G	12	3	0.003
	F9.3	*Bryonia cretica* subsp. *dioica*	G	7	1	0.035
		Elytrigia scirpea	H	14	8	0.035
R. × *bohemica*	C3.5	*Echium vulgare*	H	6	0	0.017
		Galium corrudifolium	H	7	0	0.006
		Lactuca saligna	H	8	0	0.002
		Ononis sp.	NA	5	0	0.042
		Rumex acetosella	H	10	1	0.002
	G1.1	*Alliaria petiolata*	H	8	15	0.006
		Anisantha diandra	T	14	3	0
		Artemisia verlotiorum	H	7	0	0.006
		Cardamine hirsuta	T	0	9	0.001
		Galium aparine subsp. *aparine*	T	10	2	0.008
		Persicaria lapathifolia	T	0	5	0.042
		Rubus sp.	NA	11	1	0
		Saponaria officinalis	H	12	3	0.003
		Stellaria holostea	H	8	1	0.014
		Urtica dioica	G	8	1	0.014

Raunkiaer life form according to Julve (1998): *T* therophytes, *H* hemicryptophytes, *G* geophytes, *C* chamaephytes, *P* Phanerophytes, *NA* for species determined at the genus level including species belonging to different life forms. Occurrences are the sum of species presence in 4 m^2 invaded or non-invaded plots (n = 15). *P* value associated to Fisher's exact test. * Species with a patrimonial value (either protected or listed on the Red List)

References

Amigo J-J (1983) Contribution à l'étude de la flore du département des Pyrénées-Orientales Le Monde des Plantes 413:3

Anderson MJ (2001) A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. Austral Ecol 26:32–46

Brunel S, Schrader G, Brundu G et al (2010) Emerging invasive alien plants for the Mediterranean Basin. EPPO Bull 40:219–238

Byun C, de Blois S, Brisson J (2013) Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. J Ecol 101:128–139

Caño L, Campos JA, García-Magro D et al (2013) Replacement of estuarine communities by an exotic shrub: distribution and invasion history of *Baccharis halimifolia* in Europe. Biol Invasion 15:183–186. doi:10.1007/s10530-012-0360-4

CBNMed (2011a) Espèces Végétales Exotiques Envahissantes en Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte-d'Azur. Conservatoire Botanique national méditerranéen de Porquerolles. http://www.invmed.fr/liste_noire. Accessed 26 Feb 2011

CBNMed (2011b) SILENE, Système d'Information et de Localisation des Espèces Natives et Envahissantes. Conservatoire Botanique national méditerranéen de Porquerolles. http://flore.silene.eu/index.php?cont=accueil. Accessed 26 Feb 2011

Chauvel B, Cadet E (2011) Introduction and spread of an invasive species: *Ambrosia artemisiifolia* in France. Acta Bot Gallica 158:309–327

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu Rev Ecol Syst 31:343–366

Chevan A, Sutherland M (1991) Hierarchical partitioning. Am Stat 45:90–96

Chytrý M, Maskell LC, Pino J et al (2008) Habitat invasions by alien plants: a quantitative comparison among Mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. J Appl Ecol 45:448–458

Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E et al (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot 51:335–380

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. J Ecol 88:528–534

Diekmann M (2003) Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - A review. Basic Appl Ecol 4:493–506

Emery SM, Gross KL (2006) Dominant species identity regulates invasibility of old-field plant communities. Oikos 115:549–558

Everard K, Seabloom EW, Harpole WS et al (2010) Plant water use affects competition for nitrogen: why drought favors invasive species in California. Am Nat 175:85–97

Gaertner M, Den Breeyen A, Hui C et al (2009) Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. Prog Phys Geogr 33:319–338

Godoy O, Valladares F, Castro-Díez P (2012) The relative importance for plant invasiveness of trait means, and their plasticity and integration in a multivariate framework. New Phytol 195:912–922

Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. J Ecol 86:902–910

Grime JP (2006) Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. J Veg Sci 17:255–260

Hejda M (2012) What is the impact of *Impatiens parviflora* on diversity and composition of herbal layer communities of temperate forests? PLoS One 7 (6), art. no. e39571

Hejda M, Pyšek P (2006) What is the impact of *Impatiens glandulifera* on species diversity of invaded riparian vegetation? Biol Conserv 132:143–152

Hejda M, Pyšek P, Jarošik V (2009) Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. J Ecol 97:393–403

Hothorn T, Hornik K, Zeileis A (2006) Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. J Comput Graph Stat 15:651–674

Hulme PE (2012) Weed risk assessment: a way forward or a waste of time? J Appl Ecol 49:10–19

Hulme PE, Pyšek P, Jarošík V et al (2013) Bias and error in understanding plant invasion impacts. Trend Ecol Evol 28:212–218. doi:10.1016/j.tree.2012.10.010

Julve P (1998) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. Version : "4 mars 2012". http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm. Accessed 21 March 2012

Levine JM, Vilà M, D'Antonio CM et al (2003) Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. Proc R Soc Lond Ser B Biol Sci 270:775–781

Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecol Lett 7:975–989

Maron JL, Marler M (2008) Effects of native species diversity and resource additions on invader impact. Am Nat 172:S18–S33

Maurel N, Salmon S, Ponge JF et al (2010) Does the invasive species *Reynoutria japonica* have an impact on soil and flora in urban wastelands? Biol Invasions 12:1709–1719

Muller S (2004) Plantes invasives en France. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Olden JD (2006) Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. J Biogeogr 33:2027–2039

Powell KI, Chase JM, Knight TM (2011) A synthesis of plant invasion effects on biodiversity across spatial scales. Am J Bot 98:539–548

Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE et al (2012) A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: the interaction of impact measures, invading species' traits and environment. Glob Change Biol 18:1725–1737

Raunkiaer C (1934) The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon press, Oxford

Reever MKJ, Rice KJ (2006) Variation in resource availability changes the impact of invasive thistles on native bunchgrasses. Ecol Appl 16:528–539

Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M et al (2000) Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Divers Distrib 6:65–112

Santoro R, Jucker T, Carranza M et al (2011) Assessing the effects of *Carpobrotus* invasion on coastal dune soils. Does

the nature of the invaded habitat matter? Community Ecol 12:234–240

Smith MD, Wilcox JC, Kelly T et al (2004) Dominance not richness determines invasibility of tallgrass prairie. Oikos 106:253–262

Tilman D (2004) Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. Proc Natl Acad Sci USA 101:10854–10861

Underwood EC, Viers JH, Klausmeyer KR et al (2009) Threats and biodiversity in the mediterranean biome. Divers Distrib 15:188–197

Vilà M, Tessier M, Suehs CM et al (2006) Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. J Biogeogr 33:853–861

Vilà M, Espinar JL, Hejda M et al (2011) Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. Ecol Lett 14: 702–708

Violle C, Garnier E, Lecoeur J et al (2009) Competition, traits and resource depletion in plant communities. Oecologia 160:747–755

Weber E, Gut D (2004) Assessing the risk of potentially invasive plant species in central Europe. J Nat Conserv 3:171–179

Zeiter M, Stampfli A (2012) Positive diversity-invasibility relationship in species-rich semi-natural grassland at the neighbourhood scale. Ann Bot 110:1385–1393

ANNEXE 4

Mahaut, L., Fried, G., Gaba, S. (2018). Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. Oikos 127(1): 147-160

OIKOS

Research

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

Lucie Mahaut, Guillaume Fried and Sabrina Gaba

L. Mahaut (http://orcid.org/0000-0002-5825-3807) (lucie.mahaut@laposte.net) and S. Gaba, Agroécologie, AgroSup Dijon, CNRS, INRA, Univ. Bourgogne Franche-Comté, FR-21000 Dijon, France. – G. Fried, Anses – Laboratoire Santé des Végétaux, Montferrier-sur-Lez cedex, France.

Oikos
127: 147–159, 2018
doi: 10.1111/oik.04415

Subject Editor: James M. Bullock.
Editor-in-Chief: Dries Bonte.
Accepted 21 June 2017

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

Introduction

In recent years, community ecology has improved the understanding of species assemblies by recognizing the combined role of local and regional processes in spatially and temporally heterogeneous environments. Much emphasis has been put in disentangling the role of local and regional factors within a metacommunity framework (Leibold et al. 2004). While local factors refer to the characteristics of the local habitat, such as

© 2017 The Authors. Oikos © 2017 Nordic Society Oikos

NORDIC SOCIETY OIKOS

www.oikosjournal.org

abiotic conditions or biotic interactions, regional factors generally refer to the spatial characteristics of the region that may affect local communities such as connectedness, abundance of source habitats, or characteristics of the regional species pool. However, temporal characteristics may also affect local communities, since most landscapes are dynamic, resulting in changes in habitat availability and suitability with time ("harlequin landscape", Horn and MacArthur 1972, Leibold and Loeuille 2015).

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

In this study, we assessed the respective contribution of contemporary factors and temporal dispersal in shaping the community assembly in ephemeral habitat patches, using arable weeds as models. Weeds are an ideal system since they are predominantly annual species producing dormant seeds in a seed bank (Lewis 1973). A weed community is here defined as all the weed species present during a cropping season in an arable field while local weed species pool refers to the arable field seed bank. We consider that a cropping season (i.e. the growing period of the crop) is an ephemeral habitat patch for weeds, which can only develop between crop sowing date (i.e. the patch creation date) and crop harvesting date (i.e. the patch destruction date). Indeed, crop sowing and harvest represent major disturbances of the habitat; crop sowing being associated with soil tillage and harvest by biomass removal. In other words, we define ephemeral habitat as the period when crops are planted which delineates the timing during which weeds can grow and produce seeds in an arable field.

Decay of similarity (Nekola and White 1999) in community composition with geographic and environmental distances has been widely used to disentangle the relative contribution of local factors and spatial dispersal. We therefore analyzed the dissimilarity of weed community composition between weed communities present in the same arable field, but at different times (i.e. different cropping seasons) along the crop sequence, the 'temporal weed community dissimilarity' (Fig. 1A), and tested the following hypotheses:

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

Material and methods

Data set

Data was taken from the long term French monitoring program Biovigilance Flore in which 1440 fields were

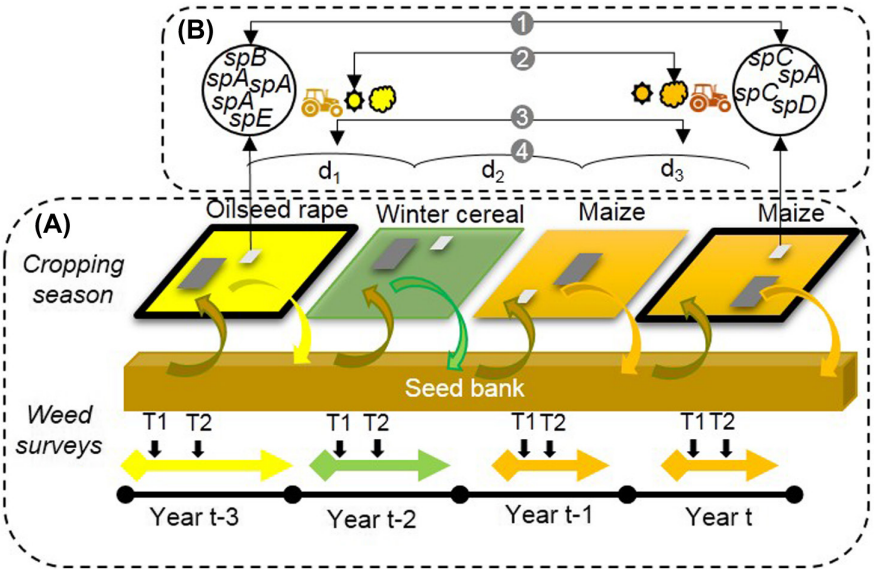


Figure 1. (A) Schematic representation of a four-year crop sequence in a field. The crop sequence consists in four annual crops, oilseed rape, winter cereals and two maize. These crops are characterized by environmental and agricultural conditions (the patch suitability) and by cropping season start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

monitored across France (761 km north–south, 696 km east–west) between 2002 and 2010. The fields were selected to represent the diversity of agricultural practices and environmental conditions in France (Fried et al. 2008) covering twenty major crop species (Gunton et al. 2011). Weed species were surveyed twice a year in 2000-m² plots subject to contemporary land management practices ('sprayed plots') and in ~140-m² plots with the same practices but excluding herbicides ('control plots'). Survey dates were adapted to the crop species: the first survey (T1) was carried out one month after sowing the crop, before post-emergence herbicide treatment, and the second survey (T2) was carried out in March–April for winter-sown crops and in July–August for spring and summer-sown crops after the last herbicide treatment. Species abundances were recorded using a semi-quantitative scale ('+' found once in the plot; '1' less than 1 individual m^{-2}; '2' 1–2 individuals m^{-2}; '3' 3–20 individuals m^{-2}; '4' 21–50 individuals m^{-2}; '5' more than 50 individuals m^{-2}). For each cropping season, crop species as well as management practices such as herbicide treatments and tillage operations were recorded. A total of 348 weed species were recorded.

Data selection

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

Temporal weed community compositional dissimilarity

To disentangle the roles of contemporary factors and temporal dispersal on the weed community assemblies, we calculated the temporal distance decay (Nekola and White 1999) in weed community composition by calculating temporal

dissimilarity indices between weed communities observed in each of the cropping seasons of the pair selected along the crop sequence in a field (Fig. 1B). We used the Jaccard dissimilarity index (based on presence–absence data), and Bray–Curtis dissimilarity (based on species abundance) to calculate the weed temporal dissimilarity indices using 'designdist' from the vegan R library (Oksanen et al. 2015).

Patch availability

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

Patch suitability

As the response variables are temporal dissimilarity indices between weed communities at two dates, patch suitability was characterized by the temporal difference in the main farming practices used for weed control (herbicide application and tillage system), climate conditions (precipitation and temperature), and the competitive ability of the crop species. The difference in the main target species of herbicide applications (i.e. herbicide spectra) between the two cropping seasons of a pair was analyzed using the Herbicides resistance action committee (HRAC) classification (<http://hracglobal.com/tools/classification-lookup> visited on August 2015) which groups active ingredients according to their site(s) of action. In total 108 different active ingredients corresponding to 20 HRAC groups were recorded in the Biovigilance Flore dataset (Supplementary material Appendix 2 Table A2–A1). We calculated a HRAC group distance matrix based on the Jaccard index to account for herbicide spectrum dissimilarity between the two cropping seasons of each pair. Tillage intensity, was classified as 1) 'conventional' for moldboard plowing where seeds from the previous season were buried (inversion tillage) and 2) 'minimum' for no-till or reduced tillage where previously produced seeds were not buried. Differences in tillage system between the cropping seasons of a pair were represented by one of the four combinations: conventional–conventional ('conv–conv'), conventional–minimum ('conv–min'), minimum–conventional ('min–conv') and minimum–minimum ('min–min') with the first term corresponding to the earlier cropping season of the pair and the second term to the later cropping season of the pair. Differences in climatic conditions were calculated using Euclidean distances between the mean annual temperature and total annual precipitation for each French administrative region (n = 21), for each of the nine years of Biovigilance Flore monitoring, using data from the INRA AgroClim application (<https://intranet.inra.fr/climatik> visited on August 2015). Finally, crop height was used to represent the crop species competitive ability. Indeed, plant height can be considered as a proxy for plant species competitive ability for light (Violle et al. 2009). We used average values of crop height from Gunton et al. (2011) and calculated the Euclidean distance between the heights of the crops grown in each cropping season of the pair (Fig. 1B). An example of all the metrics calculation is given in Supplementary material Appendix 1.

Temporal distance and temporal variation

We calculated the number of cropping seasons separating the two cropping seasons in a pair to take the temporal distance into account. Then, temporal variation of patch availability and patch suitability were calculated to take into account the temporal variation of the environmental conditions throughout the interval between the two cropping seasons in a pair. Temporal variation of patch availability was calculated as the mean distance between sowing dates for each pair of successive cropping seasons in the crop sequence delimited by the two cropping seasons (Fig. 1B). Temporal variation in patch suitability was calculated as the mean distance between the crop heights, herbicide spectra precipitations and temperatures, for each pair of successive cropping seasons in the crop sequence delimited by the two cropping seasons, and as the number of changes in tillage practices (conventional tillage or minimum tillage) between the two cropping seasons, normalized by the temporal distance.

Analysis

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

We used an Akaike information criterion (AIC) multimodel selection framework (Garamszegi 2011) to evaluate the extent to which the data supported three competing models of increasingly complexity. The model selection procedure was based on minimizing the AIC, starting with all two-way interactions and main effects. All retained covariates of the lower-level models were included in the more complex models. The first model included the effects of

Table 1. Mean and standard deviation of the covariates used in the three competing models in control plots at the beginning and in the middle of the cropping season (T1 control and T2 control plots) and in the middle of cropping season in herbicide sprayed plots (T2 sprayed plots).

Factors	Group	Covariates	Description of the value	T1 control	T2 control	T2 sprayed	Reference
Contemporary factors	Patch availability	Sowing date	Euclidean distance between two cropping seasons based on the sowing day (sin and cos)	0.84 (± 0.81)	0.82 (± 0.81)	0.82 (±– 0.81)	Biovigilance
	Patch suitability	Herbicide spectrum	HRAC Jaccard index between two cropping seasons	–	–	0.75 (± 0.31)	Heap 2006
		Height	Euclidean distance between two cropping seasons based on mean crop height (m)	0.36 (± 0.46)	0.35 (± 0.46)	0.35 (± 0.45)	Gunton et al. 2011
		Temperature	Euclidean distance between two cropping seasons based on mean annual temperature per administrative regions (°C)	0.67 (± 0.52)	0.67 (± 0.50)	0.67 (± 0.50)	AgroClim
		Precipitation	Euclidean distance between two cropping seasons based on total annual precipitation per administrative region (mm)	127.80 (± 135.81)	129.30 (± 140.68)	131.70 (± 141.36)	AgroClim
		Tillage intensity	Four combinations depending on the tillage system of each cropping season of a cropping season pair	conv–conv: 796 min–min: 510 conv–min: 313 min–conv: 215	conv–conv: 712 min–min: 473 conv–min: 277 min–conv: 199	conv–conv: 579 min–min: 425 conv–min: 222 min–conv: 174	Biovigilance
Temporal factors	Temporal distance	Temporal distance	No. of years separating the two cropping seasons of a pair	3.00 (± 1.12)	3.00 (± 1.07)	2.91 (± 1.04)	Biovigilance
	Temporal variation	Sowing date	Mean euclidean distance of the sowing day between successive cropping seasons	1.04 (± 0.65)	1.02 (± 0.65)	1.03 (± 0.65)	Biovigilance
		Herbicide treatment	Mean HRAC Jaccard index between successive cropping seasons	0.01 (± 0.07)	0.01 (± 0.07)	0.02 (± 0.07)	Heap 2006
		Height	Mean euclidean distance of the crop height (m) between successive cropping season	0.47 (± 0.36)	0.45 (± 0.36)	0.45 (± 0.36)	Gunton et al. 2011
		Temperature	Mean euclidean distance of the mean annual temperature per administrative region (°c) between successive cropping season	0.59 (± 0.36)	0.60 (± 0.36)	0.61 (± 0.36)	AgroClim
		Precipitation	Mean euclidean distance of the total annual precipitation per administrative region (mm) between successive cropping season	156.16 (± 117)	156.9 (± 119)	157.10 (± 115)	AgroClim
		Tillage system	Number of tillage system changes between successive cropping seasons	0.19 (± 0.29)	0.19 (± 0.29)	0.18 (± 0.29)	Biovigilance

patch availability (distance between crop sowing dates) and patch suitability (i.e. distances between herbicide spectra, crop heights, mean annual temperatures, total annual precipitations and tillage practices). Herbicide distances were only considered for T2 sprayed plots as there was no herbicide application in T1 and T2 control plots. In the second model, temporal distance was added to the variables selected for the first model in order to test whether weed community temporal dissimilarity increased with the temporal distance between the two cropping seasons. The third model was used to investigate the relative importance of the roles of temporal variation (variation of crop sowing date, herbicide spectrum, crop height, tillage system and climatic conditions) and patch availability, patch suitability and temporal distance. We standardized all variables before analysis. Before each selection procedure, the parameters were tested for multicollinearity as this can significantly increase the variance of the parameter estimates (O'Brien 2007). We calculated the variance inflation factor (VIF) using the 'vif.mer' function (<https://raw.githubusercontent.com/aufrank/R-hacks/master/mer-utils.R>) to detect severe multicollinearity (Belsley et al. 1980). For a value of VIF less than 10, the collinearity is negligible. We did not find severe collinearity for any of the models (VIF $<$ 8.66 in all cases). After the selection procedure, we calculated marginal and conditional R^2s to estimate the fraction of the variance explained by the fixed effect only and by the fixed plus random effects (Nakagawa and Schielzeth 2013). We used the sum of the square of each explicative variable given by the ANOVA (type III) function from the car R library (Fox and Weisberg 2011) to evaluate the contribution of each covariate selected (Ginot et al. 2006).

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

Data deposition

Data available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.5q114> (Mahaut et al. 2017).

Results

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

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

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

Firstly, the distance in crop sowing dates, the proxy of patch availability, was by far the main factor affecting both the Jaccard and the Bray–Curtis dissimilarity indices (Fig. 2). The higher the distance in crop sowing dates, the higher the dissimilarity indices (Fig. 3A–B). Secondly, the difference in tillage intensity had a marked effect on both dissimilarity indices (about 10% of the explained variance, Fig. 2). Conv–min, min–conv and min–min systems had greater values of temporal weed community dissimilarity than conv–conv tillage systems (Table 2, 3). No other covariates used to characterize the patch suitability were retained as significant in the model selection procedure for the Jaccard index (Table 2) while the distance in temperature slightly affected the Bray–Curtis index which decreased as the distance mean annual temperature increased (Table 3). For the Jaccard index, there

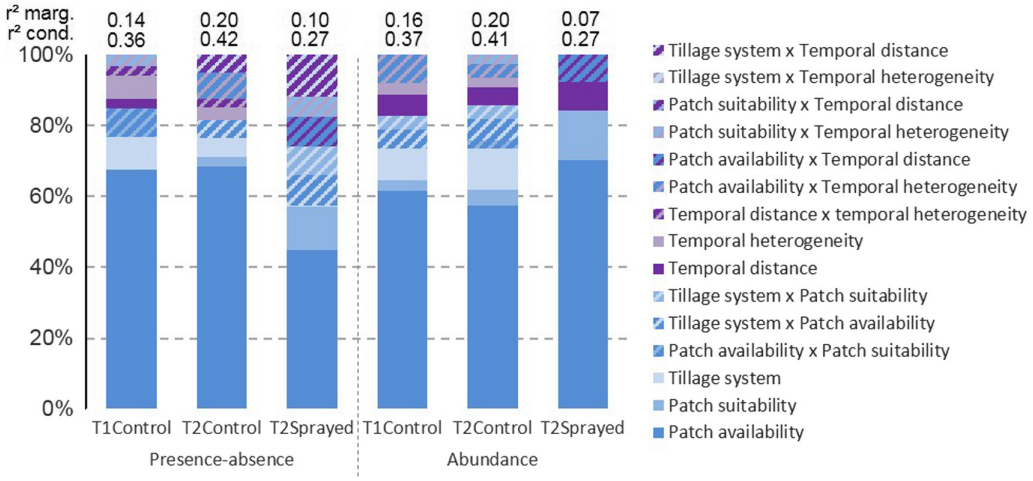


Figure 2. Relative contribution of contemporary factors (patch availability and patch suitability), temporal distance and temporal variation to the temporal dissimilarity of the weed community assemblies based on presence–absence data (Jaccard index) and species relative abundance data (Bray–Curtis index)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

was a significant positive interaction between crop sowing date and annual precipitation and between crop sowing date and crop height (Table 2). For the Bray–Curtis index there was significant interaction between tillage and sowing date and between tillage and temperature with conv–min, min–conv and min–min tillage reducing the effect of the crop sowing date while increasing the effect of distance in temperature (Table 3). The temporal distance had a significant effect on the Jaccard and Bray–Curtis indices (about 3% of the explained variance for the Jaccard index and about 5% for the Bray–Curtis index, Fig. 2). Both indices increased with temporal distance (Fig. 3C–D). Temporal variation of environmental conditions also affected both dissimilarity indices (Fig. 2). This was largely due to a negative interaction between the temporal variation of crop sowing date and the temporal variation of crop height (Table 2, 3). Nevertheless, the temporal factors explained a much lower fraction of the explained variance than the contemporary factors: 12.09% versus 84.73% for the Jaccard index and slightly less at 9.40% versus 82.65% for the Bray–Curtis index (Fig. 2). Finally, interactions between contemporary factors and temporal variation explained about 3% of the explained variability of the Jaccard index and about 8% of the Bray–Curtis index (Table 2, 3).

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

For the middle of the cropping season in the control plots (T2 control plots), the third model also had lowest AIC score (Table A2), with the temporal weed community dissimilarity at the middle of cropping season explained by contemporary factors, temporal distance and temporal variation. The covariates selected for the third model explained more of the temporal weed community dissimilarity than for T1 control plots with 19.8% of Jaccard index variance and 19.6% of Bray–Curtis index variance explained for T2 control plots (see R^2 marginal in Fig. 2). Distance in crop sowing date remained the principal factor shaping weed community assembly (Fig. 2). Distance in crop sowing date had a stronger effect on the Jaccard index distance than for T1 control plots (0.072 ± 0.005, $p < 0.001$, Fig. 3A, Supplementary material Appendix 2 Table A2–3) while the effect was weaker for the Bray–Curtis index (0.068 ± 0.005, $p < 0.001$, Supplementary material Appendix 2 Table A2–4, Fig. 3B). Conversely, the effect of patch suitability, on the Bray–Curtis index was much greater for T2 control plots (Fig. 2). Furthermore, total annual precipitation had a positive effect on both indices (0.011 ± 0.004, $p = 0.004$ for Jaccard and 0.008 ± 0.004, $p = 0.031$ for Bray–Curtis, Supplementary material Appendix 1 Table A3–A4). A positive interaction between crop height and crop sowing date also affected the Bray–Curtis index. Taken together, the relative contributions of contemporary factors (81.54% for the Jaccard index and 85.59 % for the Bray–Curtis index) were similar to those for T1 control plots. Also, the relative contribution of temporal factors to the explained variance of the Jaccard index was much lower (about 6%, Fig. 2) than for the T1 control plots, while for the Bray–Curtis index the contribution was similar (about 8%, Fig. 2). The contribution of temporal distance was no longer significant for the Jaccard index (Fig. 2). The contribution of temporal variation for the Jaccard and

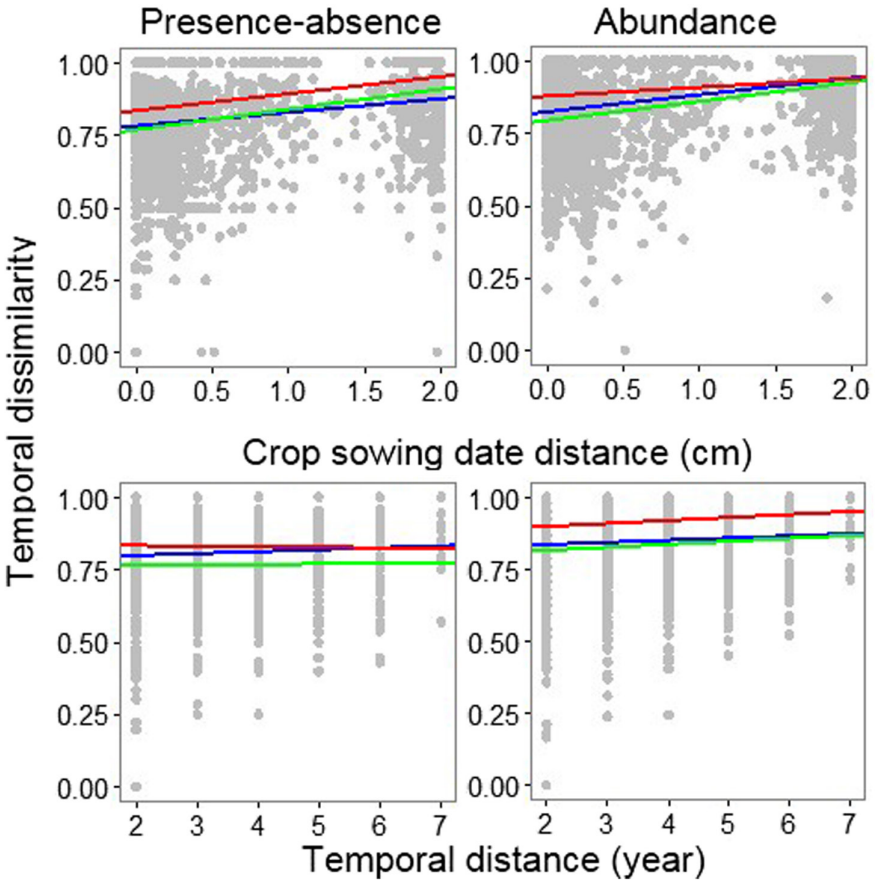


Figure 3. Relationships between temporal weed community dissimilarity based on species presence–absence (Jaccard index) and species relative abundance (Bray–Curtis index) and the difference in crop sowing date (patch availability) (A, B) and temporal distance (C, D). Grey points represent data from the T1 control plots. Blue lines are relationships for control plots at the beginning of the cropping season, green lines are relationships for control plots in the middle of the cropping season and red lines are relationships for herbicide sprayed plots in the middle of the cropping season.

Bray–Curtis indices for T2 control plots was mostly due to the temporal variation of the herbicide spectra with both indices increasing with the temporal variation of the herbicide spectra (0.006 ± 0.003, $p = 0.063$ for the Jaccard index and 0.007 ± 0.003, $p = 0.029$ for the Bray–Curtis index, Supplementary material Appendix 1 Table A3–A4). Finally,

Table 2. Model outputs for temporal weed community dissimilarity calculated using presence–absence data (Jaccard index) for control plots at the beginning of the cropping season (T1 control). Estimated values and standard deviations. Bold p-values are less than 0.05.

Factor	Group	Covariate	Estimate	p-value
Contemporary	Patch availability	Sowing date	0.047 ± 0.004	**< 0.001**
	Patch suitability	Crop height	0.001 ± 0.005	0.801
		Precipitation	–0.002 ± 0.004	0.61
		conv–min	0.021 ± 0.001	**0.039**
		min–conv	0.043 ± 0.001	**< 0.001**
		min–min	0.029 ± 0.001	**0.005**
	Patch availability × Patch suitability	Sowing date × Precipitation	0.010 ± 0.003	**0.003**
		Sowing date × Crop height	0.010 ± 0.004	**0.019**
Temporal	Temporal distance	Temporal distance	0.007 ± 0.003	**0.022**
	Temporal variation	Variation of sowing date	–0.005 ± 0.005	0.364
		Variation of crop height	0.008 ± 0.006	0.174
		Variation of temperature	0.001 ± 0.004	0.925
		Variation of precipitation	–0.002 ± 0.005	0.638
		Variation of sowing date × Variation of crop height	–0.013 ± 0.004	**0.003**
	Temporal distance × Temporal variation	Temporal distance × Variation of precipitation	–0.007 ± 0.003	**0.029**
Contemporary × Temporal	Patch suitability × Temporal variation	Crop height × Variation of temperature	0.009 ± 0.004	**0.017**

Table 3. Model outputs for temporal weed community dissimilarity calculated using abundance data (Bray–Curtis index) for control plots at the beginning of the cropping season (T1 control). Estimated values and standard deviations. Bold p-values are less than 0.05.

Factor	Group	Covariate	Estimate ± SD	p-value
Contemporary	Patch availability	Sowing date	0.061 ± 0.005	**<0.001**
	Patch suitability	Temperature	–0.014 ± 0.005	**0.01**
		conv–min	0.036 ± 0.009	**<0.001**
		min–conv	0.033 ± 0.003	**0.004**
		min–min	0.035 ± 0.005	**<0.001**
		Temperature × conv–min	0.004 ± 0.009	0.619
		Temperature × min–conv	0.012 ± 0.010	0.285
		Temperature × min–min	0.021 ± 0.008	**0.005**
	Patch availability × Patch suitability	Sowing date × conv–min	–0.028 ± 0.009	**0.001**
		Sowing date × min–conv	–0.013 ± 0.009	0.203
		Sowing date × min–min	–0.018 ± 0.008	**0.023**
Temporal	Temporal distance	Temporal distance	0.007 ± 0.003	**0.02**
	Temporal variation	Variation of sowing date	–0.004 ± 0.005	0.501
		Variation of crop height	0.007 ± 0.005	0.175
		Variation of precipitation	0.001 ± 0.004	0.806
		Variation of sowing date × Variation of crop height	–0.010 ± 0.004	0.02
Contemporary × Temporal	Patch availability × Temporal variation	Sowing date × Variation of sowing date	0.009 ± 0.004	**0.029**
		Sowing date × Variation of precipitation	0.014 ± 0.004	**<0.001**

there was an increase in interactions between contemporary and temporal factors for the Jaccard index (about 12%, Fig. 2). This was notably due to a positive interaction between tillage intensity and temporal distance, the positive effect of temporal distance on the Jaccard index being greater for conv–min (0.017 ± 0.008, p = 0.038, Supplementary material Appendix 1 Table A3) and min–min (0.028 ± 0.007, p < 0.001, Supplementary material Appendix 1Table A3) than for conv–conv tillage.

Herbicide spray strongly reduced the effect of contemporary and temporal factors

We assessed the effect of herbicide sprays on temporal weed community dissimilarity by investigating the effect of contemporary factors, temporal distance, and temporal variation on plots sprayed in the middle of the cropping season (T2 sprayed). The third model had the lowest AIC score for the Jaccard index. However, for the Bray–Curtis index, there was no improvement in the AIC score between the second model and the third model (Supplementary material Appendix 1 Table A2). This indicated that adding temporal variation to the model with contemporary factors and temporal distance did not increase the goodness-of-fit for the Bray–Curtis index. Moreover, the covariates selected had very little effect on the indices, explaining only 9.87% and 6.86% of the explained variance for the Jaccard and Bray–Curtis indices respectively (see marginal R^2 in Fig. 2). Distances in crop sowing dates remained the major factor affecting both Jaccard and Bray–Curtis indexes. For the Jaccard index its contribution was much lower than for T2 control plots, while for the Bray–Curtis index it was higher (Fig. 2). As expected, contemporary factors describing patch suitability had a higher relative effect than for T2 control plots for both indices (Fig. 2). Surprisingly, herbicide spectrum did not have a significant effect on either the Jaccard index (0.003 ± 0.004, p = 0.455, Supplementary material Appendix 1 Table A3) or the Bray–Curtis index (0.005 ± 0.004, p = 0.231, Supplementary material Appendix 1Table A4) although there was a positive interaction between distance in herbicide spectrum and distance in total annual precipitation (0.010 ± 0.004, p = 0.015 for the Jaccard index and 0.013 ± 0.004, p = 0.0007 for the Bray–Curtis index, Supplementary material Appendix 1 Table A3–A4). Furthermore, herbicide application removed the effect of tillage intensity on both indices (Supplementary material Appendix 1 Table A3–A4). It did, on the other hand, introduce an interaction between tillage intensity and crop height for the Jaccard index (Fig. 2), the positive effect of distance in crop height being higher for conv–min (0.031 ± 0.014 p = 0.025, Supplementary material Appendix 1 Table A3) and min–min (0.031 ± 0.014, p = 0.026, Supplementary material Appendix 1 Table A3) than for conv–conv. Overall, contemporary factors had a lower contribution to the Jaccard index (about 74%) than for T2 control plots while the contribution was similar for the Bray–Curtis index (84.20%). The contribution of temporal distance remained non-significant for the Jaccard index, while its contribution to the Bray–Curtis index was higher than for the T2 control plots (Fig. 2). Finally, herbicide application introduced an interaction between tillage intensity and temporal distance for the Jaccard index, the positive effect of temporal distance being higher for min–min (0.029 ± 0.009, p = 0.002, Supplementary material Appendix 1 Table A3). It also introduced an interaction between temporal distance and crop sowing date for the Bray–Curtis index, the distance in crop sowing date having less effect as the temporal distance increased (–0.009 ± 0.003, p = 0.006, Supplementary material Appendix 1 Table A4).

Discussion

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

Weed community assemblies are shaped by patch dynamics and temporal dispersal

By dissociating contemporary factors into patch availability and patch suitability, our results highlight that the difference in patch availability (crop sowing date) is the principal factor explaining weed community temporal dissimilarity. Previous studies have already reported the dominant effect of crop sowing date on weed community taxonomic (Fried et al. 2008, Seifert et al. 2015) and functional (Gunton et al. 2011, Fried et al. 2015, Perronne et al. 2015) composition, invoking the existence of spring, summer, autumn or season-indifferent weed germinating species (Crawley 2004). The high contribution of the crop sowing date to explaining temporal weed community dissimilarity supports studies showing that patch dynamics are important in shaping community assemblages in ephemeral habitat (White and Pickett 1985, Leibold et al. 2004). Also, the decreasing effect of temporal variation and temporal distance through the cropping season support studies showing that community assemblies in ephemeral habitats depend strongly on species colonization at the time the patch is created (Kim and DeWreede 1996). Dispersal processes may therefore dominate immediately after a disturbance to allow newly created habitats to be colonized (Connell 1978). The increase in the model explanatory power (marginal R^2) between the beginning and the middle of the cropping season support this theoretical expectation. Moreover, the temporal distance decays in weed communities growing in the same field in different cropping seasons were weak. This shows that, for the study period (up to eight years), weed community assembly was weakly limited by temporal dispersal, which is consistent with long weed seed persistence in the soil, which is often up to 20 years (Lewis 1973). The effect of the difference in patch suitability on the Bray–Curtis index increased through the cropping season, notably mediated by an interaction between crop height and annual climatic conditions. Since plant height is known to be a proxy of plant species competitive ability for light (Violle et al. 2009), this suggests an increase in competition between crop and weeds over the cropping season, mediated by climatic conditions. This is in agreement with a previous study investigating macrophyte community assemblies in temporary ponds, which showed that interspecific competition was a fundamental ecological driver which interacted with environmental filtering to shape the community assembly over time (Ferreira et al. 2015). After the initial colonization, environmental filtering and biotic interaction should become gradually more important and drive the relative abundance of the species (Boulangeat et al. 2012). We suggest that weed community assemblies are shaped by interaction between the patch dynamics and environmental filtering. The mechanisms affecting weed community assemblies in a given cropping season may be result in a kind of a temporal source–sink dynamics (Holt 1993) acting at the temporal metacommunity scale with the seed bank acting as a source of weed species for weed communities.

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

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

Tillage was the main patch suitability factor affecting the weed community temporal dissimilarity. There was a higher effect on weed temporal dissimilarity as well as stronger temporal distance decay for the weed community assembly when minimum tillage was used in both cropping seasons. This agrees with current knowledge of the effect of tillage systems on the soil structure. Minimum tillage does not modify the

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

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

Spatial dispersal and founder effects may affect weed assembly

Our findings suggest that weed species assemblies at field scale are shaped by interaction between patch dynamics and environmental filtering. However, a large part of the variance (between 93% and 80%) in the temporal weed community dissimilarity remained unexplained by the fixed effects taken into account. A non-negligible part of this variance (about 20%) was explained by random effects in our models showing that idiosyncratic field characters such as farmer's behavior, the long term history of the field (legacy effect) or both, are important in shaping community assemblies. Indeed, Ryan et al. (2010) reported that the signal of a past weed expansion was detected ten years later, suggesting that the local species pool confers a strong inertia to weed assemblies. Nevertheless, about sixty percent of variance in temporal weed community dissimilarity remains unexplained, suggesting that other processes can be important in shaping annual weed community assemblies. Although quite surprising, low explanatory power seems frequent when analyzing weed communities using large scale datasets (e.g. from 60% to 80% unexplained variance in Pysek et al. 2006; 75% in Pinke et al. 2012). In this study, we assumed that the persistence of weed species in highly dynamic and ephemeral habitats relies on a single strategy based on temporal dispersal, i.e. long persistence in the seed bank. However, the persistence of weed species may be the result of two different strategies, both relying on storage effect (Chesson 2000), as recently proposed by Henckel et al. (2015). The first, as assumed here is a temporal storage effect where species with long persistence in the seed bank can respond to temporal variations in habitats. The second is spatial storage effect which relies on the ability of species to disperse spatially to cope with spatial environmental variations. It is, therefore, very likely that part of the unexplained variance observed here is partly due to spatial colonization from adjacent fields. Another explanation would be that part of this variance is due to differential founder effects across the crop sequence (Levin 1974). These differential founder effects may occur either because not all species reach suitable habitats, or because the sequence of species arrival may have a strong effect on the community composition (priority effects, Fukami et al. 2015). Therefore, the respective roles of temporal dispersal, within and between cropping seasons, as well as spatial dispersal must be disentangled to understand weed assemblies in ephemeral habitat patch mosaics such as agricultural land.

Conclusions

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

Acknowledgements –We would like to thank Joël Chadœuf, Vincent Bretagnolle and Bérenger Bourgeois for helpful advices and comments on the manuscript, and Tony Tebby for improving the English of the manuscript.
Funding – This study was partly funded by the French Ministry for Higher Education and Research through a doctoral grant (LM). FG and SG are funded by ANSES and INRA, respectively. This study

has been partly funded through the ANR (French National Research Agency) AGROBIOSE project (ANR-13-AGRO-0001). We would like to thank the French Ministry of Agriculture who funded the national weed survey Biovigilance Flore.

References

Anderson, R. L. et al. 2007. Weed community response to crop rotations in western South Dakota. – Weed Technol. 21: 131–135.

Belsley, D. et al. 1980. Regression diagnostics: identifying influential data and sources of collinearity. – Wiley.

Boulangeat, I. et al. 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. – Ecol. Lett. 15: 584–593.

Chesson, P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 31: 343–366.

Crawley, M. J. 2004. Timing of disturbance and coexistence in a species-rich ruderal plant community. – Ecology 85: 3277–3288.

Colbach, N. et al. 2014. Predictive modelling of weed seed movement in response to superficial tillage tools. – Soil Tillage Res. 138: 1–8.

Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs – Science 199: 1302–1310.

Davison, A. C. and Kuonen, D. 2002. An introduction to the bootstrap with applications in R. – Stat. Comput. Graphics 13: 6–11.

DiCiccio, T. J. and Efron, B. 1996. Bootstrap confidence intervals. – Stat. Sci. 11: 189–212

Ding, D. et al. 2016. Impact assessment of climate change and later-maturing cultivars on winter wheat growth and soil water deficit on the Loess Plateau of China. – Clim. Change 138: 157–171.

Doucet, C. et al. 1999. Separating the effects of crop rotation from weed management on weed density and diversity. – Weed Sci. 47: 729–735.

Falahati-Anbaran, M. et al. 2014. Seed dispersal in time can counteract the effect of gene flow between natural populations of *Arabidopsis thaliana*. – New Phytol. 202: 1043–1054.

Ferreira, F. S. et al. 2015. Spatiotemporal ecological drivers of an aquatic plant community in a temporary tropical pool. – J. Arid Environ. 115: 66–72.

Fried, G. et al. 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. – Agric. Ecosyst. Environ. 128: 68–76.

Fried, G. et al. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. – Agric. Ecosyst. Environ. 158: 147–155.

Fried, G. et al. 2015. Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. – Weed Res. 55: 514–524.

Fox, J. and Weisberg, S. 2011. An {R} companion to applied regression, 2nd edn. – Sage.

Fukami, T. et al. 2015. Historical contingency in community assembly: integrating niches, species pools and priority effect. – Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 46: 1–23.

Garamszegi, L. Z. 2011. Information-theoretic approaches to statistical analysis in behavioural ecology: an introduction. – Behav. Ecol. Sociobiol. 65: 1–11.

Ginot, V. et al. 2006. Combined use of local and ANOVA-based global sensitivity analyses for the investigation of a stochastic dynamic model: application to the case study of an individual-based model of a fish population. – Ecol. Model. 193: 479–491.

Gotelli, N. J. and MacCabe, D. J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. Diamond's assembly rules model. – Ecology 83: 2091–2096.

Gunton, R. M. et al. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. – J. Veg. Sci. 22: 541–550.

Gurevitch, J. L. L. et al. 1992. A meta-analysis of field experiment on competition. – Am. Nat. 140: 539–572.

Heap, I. H. 2006. – <www.weedscience.com>.

Henckel, L. et al. 2015. Organic fields sustain weed metacommunity dynamics in farmland landscapes. – Proc. R. Soc. B 282: 20150002.

Holt, R. D. 1993. Ecology at the mesoscale: the influence of regional processes on local communities. – In: Species diversity in ecological communities. Univ. of Chicago Press. pp. 77–88.

Horn, H. S. and MacArthur, R. H. 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. – Ecology 53: 749–752.

Hyvönen, T. and Salonen, J. 2002. Weed species diversity and community composition in cropping practices at two intensity levels – a six-year experiment. – Plant Ecol. 154: 73–81.

Jeffries, M. J. 2008. The spatial and temporal heterogeneity of macrophyte communities in thirty small, temporary ponds over a period of ten years. – Ecography 31: 765–775.

Jeffries, M. J. 2011. The temporal dynamics of temporary pond macroinvertebrate communities over a 10-year period. – Hydrobiologia 661: 391–405.

Jursík, M. et al. 2013. Effect of precipitation on the dissipation, efficacy and selectivity of three chloroacetamide herbicides in sunflower. – Plant Soil Environ. 59: 175–182.

Kim, J. H. and DeWreede, R. E. 1996. Effects of size and season of disturbance on algal patch recovery in a rocky intertidal community. – Mar. Ecol. Prog. Ser. 133: 217–228.

Kuznetsovat, A. et al. 2015. lmerTest: tests in linear mixed effects models. – R package ver. 2.0-33. <https://CRAN.Rproject.org/package=lmerTest>.

Leibold, M. A. and Loeuille, N. 2015. Species sorting and patch dynamics in harlequin metacommunities affect the relative importance of environment and space. – Ecology 96: 3227–3233.

Leibold, M. A. et al. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. – Ecol. Lett. 7: 601–613.

Levin, S. A. 1974. Dispersion and population interactions. – Am. Nat. 108: 207–228.

Lewis, J. 1973. Longevity of crop and weed seeds: survival after 20 years in soil. – Weed Res. 13: 179–191.

Mahaut, L. et al. 2017. Data from: Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. – Dryad Digital Repository, <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.5q114>.

Nakagawa, S. and Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models. – Methods Ecol. Evol. 4: 133–142.

Nekola, J. C. and White, P. S. 1999. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. – J. Biogeogr. 26: 867–878.

O'Brien, R. O. 2007. A caution regarding rules of thumb for variance inflation factors – Quality Quantity. 41: 673–690.
Oksanen, J. F. et al. 2015. Vegan: community ecology package. – R package ver. 2.4-3. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
Perronne, R. et al. 2015. Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields. – J. Veg. Sci. 26: 348–359.
Pinke, G. et al. 2012. The influence of environment, management and site context on sepcies composition of summer arable vegetation in Hungary. – Appl. Veg. Sci. 15: 136–144.
Pysek, P. et al. 2006. Effects of abiotic factors on species richness and cover in central European weed communities. – Agric. Ecosyst. Environ. 109: 1–8.
Reigada, C. et al. 2015. Metapopulation dynamics on ephemeral patches. – Am. Nat. 185: 183–195.
Roger-Estrade J. et al. 2004. Morphological characterization of soil structure in tilled fields. From a diagnosis method to the modelling of structural changes in tilled soils over time. – Soil Tillage Res. 79: 33–49.
Ryan, M. R. et al. 2010. Management filters and species traits: weed community assembly in long-term organic and conventional systems. – Weed Sci. 58: 265–277.
Seifert, C. et al. 2015. Arable plant diversity on conventional cropland – the role of crop species, management and environment. – Agric. Ecosyst. Environ. 213: 151–163.
Venable, D. L. 2007. Bet hedging in a guild of desert annuals. – Ecology 88: 1086–1090.
Violle, C. et al. 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. – Oecologia 160: 747–755.
Weiner, J. et al. 2010. Evolutionary agroecology: the potential for cooperative, high density, weed-suppressing cereals. – Evol. Appl. 3: 473–479.
Pickett, S. T. A. and White, P. S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. – In: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Elsevier, pp. 3–13.

Supplementary material (available online as Appendix oik-04415 at <www.oikosjournal.org/appendix/oik-04415>). Appendix 1–3.

ANNEXE 5

Fried, G., Mahaut, L., Pinston, A., Carboni, M. (2018). Abiotic constraints and biotic resistance control the establishment success and abundance of invasive Humulus japonicus in riparian habitats. Biological invasions 20 (2): 315-331

Biol Invasions (2018) 20:315–331
https://doi.org/10.1007/s10530-017-1533-y

ORIGINAL PAPER

Abiotic constraints and biotic resistance control the establishment success and abundance of invasive *Humulus japonicus* in riparian habitats

Guillaume Fried · Lucie Mahaut · Amandine Pinston · Marta Carboni

Received: 11 December 2016 / Accepted: 30 July 2017 / Published online: 4 August 2017
© Springer International Publishing AG 2017

Abstract Dispersal, abiotic and biotic constraints are all involved in explaining the success of invasive plants but how these factors influence the different life stages of an invader remains poorly known. Focusing on highly invaded riparian habitats we asked: (1) how do propagule pressure, resource availability and resident vegetation influence the success of the invasive Asian vine *Humulus japonicus* at different stages of its life cycle (i.e. seedling, vegetative and flowering) (2) what is the influence of increasing resource availability on the performance and trait plasticity of *H. japonicus* compared to a functionally similar co-occurring native species? To answer the first question we performed a repeated field survey along the Gardon River (S France) with detailed measurements of distance to the riverbed, soil characteristics, light availability, and resident vegetation cover. To answer the second question we used a greenhouse experiment to compare the biomass and three functional traits of *H. japonicus* and *Galium aparine* along a gradient of increasing water and nitrogen availability. Initial germination success was only determined by abiotic constraints, while the role of biotic resistance increased for later stages with establishment success favoured by the interaction of low resident vegetation cover and high soil fertility, and final integrated success favoured by high light availability. *H. japonicus* performed better and showed higher plasticity in plant height than *G. aparine* under increased resource availability while their biomass did not differ in the lower part of the resource gradient. Our study demonstrates that by combining field and experimental studies and analysing responses at different life stages we can gain a more complete understanding of how ecological filters shape successful invasions in the course of the life cycle.

Keywords Community invasibility · Ecological filters · Fitness differences · Life stages · Niche differences · Plasticity

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:10.1007/s10530-017-1533-y) contains supplementary material, which is available to authorized users.

G. Fried (✉) · L. Mahaut · A. Pinston
Unité Entomologie et Plantes Invasives, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Anses, 755 Avenue du Campus Agropolis, 34988 Montferrier-sur-Lez, France
e-mail: guillaume.fried@anses.fr

L. Mahaut
Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

A. Pinston
Université de Bourgogne, 6 Boulevard Gabriel, 21000 Dijon, France

M. Carboni
Université Grenoble Alpes, Laboratoire d'Écologie Alpine (LECA), CNRS, 38000 Grenoble, France

Introduction

Numerous hypotheses have been proposed to explain invasion success of plants based on the characteristics of the invader, the characteristics of the invaded ecosystem or these two aspects together (Pyšek and Richardson 2007). Examples of factors that have been linked to invasion success include the concept of propagule pressure (Lockwood et al. 2005), phenotypic plasticity (Richards et al. 2006), disturbance (MacDougall and Turkington 2005), increased resources availability (Davis et al. 2000) and release from biotic resistance (Levine et al. 2004). All of these hypotheses can be integrated in the broader ecological framework of community assembly theory (Moyle and Light 1996; Shea and Chesson 2002). Recently, Catford et al. (2009) proposed the PAB framework in which the success of an invader in a given community is primarily a function of propagule pressure (P), the abiotic characteristics of the invaded habitat (A) and the biotic characteristics of the recipient community and invading species (B) while human activities may modify each of these factors. High *propagule pressure,* including size and number of introduced propagules, increases the probability of passing through the dispersal and geographical filters. The physico-chemical conditions of the invaded ecosystem represent the abiotic filters, which determine the potential abundance that the invader can reach. This abiotic limitation of invasion success has sometimes been named *environmental resistance* following Moyle and Light (1996). For example, it has been assumed that harsh habitats are less invaded due to stressful abiotic conditions (Zefferman et al. 2015). Finally, the biotic filters within the recipient community, i.e. herbivory by resident animals, interactions with soil fungal communities and, especially, competition with the resident species of the communities, contribute to *biotic resistance* and determine the actual abundance of the invader (Levine et al. 2004). For example, the functional characteristics of specific plant communities may favour certain invaders over others (Gallien and Carboni 2016). If introduced species take advantage of unfilled ecological niches, they will encounter less biotic resistance if functionally different from the recipient community, while they will be less abundant in the presence of species using similar resources (Darwin's Naturalization Hypothesis, e.g. Thuiller et al. 2010). On the other hand, in the absence of niche segregation, differences in species' competitive abilities (or fitness differences) will determine the competitive outcome between natives and the introduced species (Chesson 2000; MacDougall et al. 2009; Mayfield and Levine 2010). For example, in the case of competition for light, invaders will be less abundant where natives intercept light more efficiently and cast more shade, while they are more likely to become abundant where natives are worst competitors because they are shorter, produce less biomass or have delayed phenology (Gallien et al. 2015; Gallien and Carboni 2016; Mayfield and Levine 2010). Within the PAB framework (Catford et al. 2009), invasions can be examined as a series of increasingly complex hypotheses in order to determine first the main factor responsible for successful invasions (e.g. determining if biotic resistance is the main filter), and then the underlying mechanisms associated to that factor (e.g. the relative importance of niche filling versus competitive ability).

Further, interactions between different types of filters may also be expected. As an example, the availability of resources can both positively and negatively influence the success of exotic species. One mechanism underlying the positive effects of resources on the growth of exotic plants is that increases in nutrient availability release exotic species from competitive effects of native species (Davis et al. 2000). Negative effects of resource additions might happen when native species positively respond to increases in a given resource, reducing the availability of other resources (e.g. light, water), thus enhancing their role of filter against colonization by newly introduced exotic species. Finally, besides these natural processes, human activities can also enhance the success of invasive plants (Catford et al. 2009) by modifying abiotic properties (e.g. eutrophication, increased light due to deforestation) or by altering existing biotic interactions (e.g. reduced herbaceous cover).

Although there has been much research on the possible determinants of invasion success, few studies have so far linked the ability of a species to succeed at different steps of its life stage (colonisation and establishment success, dominance success at the end of the growing season and potential for impact) to detailed environmental and biological filters using a trait-based approach and a community assembly framework. To fill this gap, we used *Humulus*

japonicus Siebold & Zucc. (Cannabaceae) as a model invasive plant species in riparian habitats. Riparian zones perform important ecological functions, provide a corridor for the movement of organisms and harbour a high level of species richness compared to adjacent terrestrial habitats (Hood and Naiman 2000). This disproportionately high diversity can be explained by the regular floods that maintain part of the habitat at early successional stages, forming a mosaic of micro-habitats that makes species coexistence possible through niche partitioning and reduced competitive interactions. However, the same factors that promote native species diversity (i.e. regular floods that result in disturbances) may also favour a high establishment level of non-native species (Shea and Chesson 2002). In addition to natural disturbances and dispersal of propagules by water, many types of human-mediated disturbances have increasingly facilitated the spread of invasive species in riparian habitats during the last decades (Richardson et al. 2007). Changes in land-use (e.g. cultivation of crops) in the river catchment or immediately adjacent to the river may lead to increasing sediment deposition and eutrophication that may disproportionately favour the most plastic introduced species at the expense of resident species. Gravel extraction from river beds may introduce propagules via machines, and associated clearings in riparian vegetation increase the available space for colonization. Thus, with contrasting abiotic (more or less fertile and wet soils) and biotic conditions (more or less established vegetation) over small spatial scales, riparian habitats offer a suitable opportunity to test the relative importance of abiotic and biotic filters on invasion success at different life stages (next to human-mediated dispersal).

To elucidate what factors control the invasion success of *H. japonicus*, we used a repeated survey on permanent plots with three censuses that covered the whole growing season over 2 years. We focused on (1) the number of emerging seedlings in early spring which was assumed to reflect the colonization success (i.e., filters at the germination/emergence stage), (2) the invader's cover in late spring, which was assumed to reflect the establishment success (i.e., seedlings that survived), and (3) the invader's cover in late summer at the flowering stage after 2 years, which integrated competition with resident vegetation and inter annual variations of site conditions. Further, the traits of the invader and the traits of the recipient communities were used to test the degree of overlap between the invader's niche and the niche of the co-occurring species in order to assess whether niche filling (Darwin's Naturalization Hypothesis) or rather competitive ability differences determined biotic filtering. To further explore the competitive ability differences between the invader and resident species (fitness differences), the field study was complemented by a greenhouse experiment in which we compared the performance and the plasticity of *H. japonicus* to that of a native co-occurring species along a soil moisture gradient for a set of traits related to competition.

In summary, we asked what are the main drivers (PAB) and specific mechanisms that control the abundance of *H. japonicus*, and more precisely, we aimed at answering two questions:

1. What is the relative importance of dispersal, biotic and abiotic filters in determining the abundance of *H. japonicus* in riparian habitats at different stages of its life cycle?
2. What is the response of *H. japonicus* to increasing resource availability? Does it differ from that of a functionally similar native vine that co-occurs in the same habitat?

Materials and methods

Study species and sites

Humulus japonicus (Cannabaceae) is an annual vine native to East Asia (China, Korea, Japan, Russian Far East). It has been introduced in Europe and North America as an ornamental species for growing over trellises and fences (Balogh and Dancza 2008). In both regions, it is considered as an invasive species (Brunel et al. 2010). In France, *H. japonicus* was first introduced in Paris botanical garden around 1880 and then, during the twentieth century, was rarely recorded as a casual alien in waste deposits or in urban wastelands. It has been first recorded in natural habitats in 2004 on the Gardon River near Nîmes in the Mediterranean region. Further surveys highlighted its regular presence along 60 km and it is thought that the plant has been introduced at least 10 years before its first record and it is now considered well established and locally invasive.

We performed vegetation surveys and assessed *H. japonicus* success in 43 plots with known occurrences of *H. japonicus* and representative of the area where this vine is established on the Gardon River. The sampling covered all the different situations where *H. japonicus* grows, from river-banks very close to the river bed to riparian forests dominated by *Salix alba* and *Populus alba* as well as intermediate zones with pioneer shrubs (*Salix purpurea*). River banks are periodically inundated (in winter) and dominated by pioneer vegetation including annuals (*Galium aparine*, *Persicaria lapathifolia*, *P. hydropiper*, *Atriplex patula*) or perennials adapted to frequent flooding events (*Agrostis stolonifera*, *Phalaris arundinacea*). Under the canopy of riparian trees, the vegetation is dominated by a mix of perennial, shrubby and shade-tolerant species (*Parietaria judaica*, *Rubus caesius, Urtica dioica*). All of these communities contain other exotic species that have been established for a longer time than *H. japonicus*, such as *Bidens frondosa*, *Ambrosia artemisiifolia* or *Helianthus tuberosus* and accounted on average for $\sim$30% of the cover in the community, however none formed dense stands.

Forty-five sites regularly distributed along 20 km of the Gardon River between Vézénobres (N44.307534, E4.129327) and Sainte-Anastasie (N43.927944, E4.346237) were selected based on an available map of occurrence of *H. japonicus*. During a first field visit in all 45 selected sites, *H. japonicus* populations were characterized based on the density of seedlings in one or several 4 m^2 plots depending on the extent of area invaded in the site, and plots were classified into four strata with 1–10, 11–100, 101–200, >200 seedlings on 4 m^2 plots, thus covering the whole range of invasion levels observed in the Gardon River. Then we applied a stratified random sampling by selecting one plot per site in order to have an equal number of plots in each stratum over the whole sampling. Two sites were excluded because the marks used to locate the permanent plots were destroyed in the course of the survey. We did not include control plots with no *H. japonicus*, as the species is still spreading and absence does not necessarily mean non-suitable area. In contrast, where seedlings are present, we can assume that the species was at least able to colonize the plot, and it is the varying success in these sites according to dispersal, abiotic and biotic filters that we aimed to measure.

In the 43 selected plots, the success of *H. japonicus* was estimated at three different crucial stages of the life cycle, by measuring: (1) the number of seedlings at the end of March 2014, about 1 month after germination (colonization success), (2) the cover reached in May 2014 (establishment success), and (3) the cover at the end of the season in September 2015 at the flowering stage when the plant reach its highest abundance (dominance success). All the measurements were recorded on 4 m^2 plots (using a 2 m $\times$ 2 m quadrat). In addition, the cover of resident vegetation and identity of each co-occurring species within the 4 m^2 plots were recorded in March 2014.

Selected dispersal, abiotic and biotic filters

The influence of *biotic filters* (B) was assessed based on total resident vegetation cover (B_C) and on functional niche differentiation from the resident species (B_F, based on herbaceous and shrub layers only, excluding trees, see below). Resident species included both native and alien plants as they similarly contribute to interferences with *H. japonicus*. First, we measured the total percentage cover of vegetation (VegCov) at the beginning of the season (March), which is assumed to represent the level of competition that the seedlings of *H. japonicus* have to face to establish. Vegetation cover measured later in the season might be influenced by the development of *H. japonicus* and can no more be interpreted as easily as a biotic filter affecting the establishment of the invader because at this stage the cover may also be a consequence of the invader presence. Second, possible competition with native species was also assessed by measuring the functional niche differentiation between the invasive species and its community neighbours. To quantify niche differentiation we used six major plant traits, including life form (annual forbs, annual graminoids, perennial forbs, perennial graminoids), flowering onset, flowering duration [using Julve (1998)), maximum plant height (using Tison and de Foucault (2014)], specific leaf area (using the LEDA database, Kleyer et al. (2008) and seed mass [using Seed Information Database (SID 7.1), Royal Botanic Gardens Kew (2016)]. We performed a Hill and Smith analysis on the species by trait matrix (a multivariate technique that allows accounting for both categorical and quantitative variables) with the ade4 package (Dray and Dufour 2007). We then calculated

the functional distance between *H. japonicus* and all other species in the multivariate space (based on all axes, see Appendix 1). Then we computed within each plot the Weighted Mean Distance to the co-occurring Species (WMDS) with the assumption that the contribution of each species to the overall biotic resistance of the community depends not only on its abundance but also on its functional distance with *H. japonicas* (Thuiller et al. 2010).

Two main *abiotic filters* (A) were assessed: soil resources (A_S) and light availability (A_L). In March 2015, soil samples were taken from the upper 0–20 cm soil horizon. Soil analyses were performed based on 10 samples that were taken at the edge of the 4 m^2 vegetation survey plots to avoid damage to the newly emerging seedlings. Percentage of clay, silt and sands, total N, organic matter, C/N, pH, $CaCO_3$, P_20_5, K_2O, MgO and Na were determined. In a preliminary analysis we subjected all soil variables to a Principal Component Analysis (PCA, see Appendix 2). The first PCA axis explained 56.31% of the variation and reflected a fertility gradient (correlated to Cation-exchange capacity, % of silt, total N and organic matter). Since this axis of soil fertility was very highly correlated with total N ($r = 0.920, p < 0.001$), we use values of N soil content as a proxy for overall soil resources in the following modeling analyses. In May 2015, light availability in each plot was estimated based on the percentage cover of the tree canopy. At this period of the year, the trees have fully developed leaves, permitting a good estimation of the maximum shade incurred by *H. japonicus*. We used a hemispherical photograph with the camera placed in a vertical position, in the centre of the 4 m^2 plots, at $\sim$1 m above the soil. Photos were taken early in the morning to avoid the influence of direct sunlight. Pictures were analysed with the software Gap Light Analyser 2.0 (Frazer et al. 1999). Soil and light variables were measured in 2015 after the census of the seedling stage in March 2014 and the census for cover in May 2014. We assume that the soil variables representing a fertility gradient do not change at the temporal scale of two consecutive years. Our measure of light availability fits well with the level of resource available for ground vegetation for the second and third censuses in May and September (when trees have fully developed leaves) but may less well represent the level of light available in the first census in March when the new leaves of trees only start to develop. However, we assume that the light gradient expressed by our measure may still be representative of shade differences incurred by *H. japonicus* seedlings in full-sun plots versus in plots located in riparian forest (related to shade associated to trunk and branches).

In addition to the explanatory variables accounting for abiotic and biotic filters, we included the distance to the riverbed as a proxy for *propagule pressure* (P), assuming that seeds are mainly dispersed along the river and that seed dispersal decreases moving away from the riverbed (Planty-Tabacchi et al. 1996; Chytrý et al. 2008).

Greenhouse experiment

In order to complement the in situ measurements regarding the response of *H. japonicus* to increasing resource availability and the possible outcome of competition with resident species at early stages of development (establishment success), we conducted a greenhouse experiment. Specifically, the aim of this experiment was to compare how the performance of *H. japonicus* differed from the performance of *Galium aparine* subsp. *aparine*, one of the most frequently co-occurring native species in riparian habitats (found in 75% of the surveyed plots, with a mean cover of 9.24%) which shares a similar life form: an annual herb with a climbing stem, considered as a weed in agricultural crops and able to form dense stands in riparian habitats. We further aimed at assessing more precisely the role of plasticity in the successful invasion of *H. japonicus* by assessing how its traits and performance varied along an environmental gradient. The experiment was repeated twice, in March 2014 and in March 2016, to ensure the robustness of the obtained results.

Seeds of *H. japonicus* and *G. aparine* were collected from $\sim$20 different populations along the Gardon River and stored in dry and dark conditions at 20 °C until their use. To break dormancy, seeds of both species were placed on humid sand at 4 °C for 3 weeks. Germinated seeds were transplanted into pots containing 6144 cm^3 of soil (Humin-substrat N2 Neuhaus, Klasmann-Delmann, Geeste, Germany). The greenhouse had standard ambient conditions with 12 h light, 25 °C during the day and 17 °C during the night. Three watering treatments were compared: W1 pots were watered once per week, W2 pots were watered twice per week, W3 pots were watered each

day. Each watering consisted of ~500 mL. Each watering treatment was divided into no fertilization (N0) versus fertilization (N1) with ~0.9 g/kg nitrogen addition in the 2014 experiment and ~1.8 g/kg in the 2016 experiment, ending up with 6 levels of resources. Each species was grown individually in separate pots, and each pot contained only one individual. Pots were grouped by species and for each species arranged in 6 columns and 6 rows. Six individuals (replicates) of each species were grown for each treatment level in 2014 and 2016 (a total of 72 individuals were grown each year).

The plants were grown for 33 days and then harvested for measurements. We measured total dry biomass and three traits that are likely to respond plastically to environmental gradients: plant height, the root:shoot ratio (RSR) defined as the ratio between root dry weight and shoot dry weight (only in 2014), and the SDMC/LDMC ratio, i.e. the ratio between stem dry matter content (SDMC) and leaf dry matter content (LDMC), to measure the relative biomass allocation in stem versus in leaves. For this latter trait, measures were based on 5 internodes and 10 leaves per individual at mid-height of the plant (from the 5th level of leaves to the 9th level of leaves).

Statistical analysis

To explain the invasion success (IS) at each step, we followed an incremental approach in which a series of increasingly complex models are examined (Catford et al. 2009). The first model only included the distance to the river, our proxy for propagule pressure ($IS \sim P$) and corresponded to the simplest hypothesis that attributes success purely to spatial processes (proximity to the main seed sources). The following models added successively the influence of two components accounting for abiotic factors, first soil resources ($IS \sim P + A_S$), then light availability ($IS \sim P + A_L$) and then both ($IS \sim P + A_S + A_L$). Finally, the last series of models included also the influence of biotic factors, either with cover of resident vegetation ($IS \sim P + A_S + A_L + B_C$), or with WMDS, the functional distance weighted by cover ($IS \sim P + A_S + A_L + B_F$). We also ran models with all second order interactions between the variables.

In order to check for potential spatial autocorrelation among plots, we performed a clustering analysis based on the Euclidian distance among the plots. We identified six main locations within which sites were closer together compared to sites of other locations [using Ward' clustering algorithm and silhouette function of package cluster (Maechler et al. 2017)]. To correct for this potential confounding effect we therefore included a 'location' random effect on the intercept in all our following models.

In a first series of models (M1, M3 M5) we directly modelled the success of *H. japonicus* through the number of seedlings in March 2014 in M1, the percentage cover in May 2014 in M3, and the percentage cover in September 2015 in M5. In a second series of models (M2, M4), we tested how the success at one step differed from what was expected from the success reached at the previous step. For building model M2, we first modelled the cover of *H. japonicus* in May according to the number of *H. japonicus* seedlings in March (using the natural logarithm of the number of seedlings). We then used the residuals of this model to identify the factors that determine establishment success of *H. japonicus* beyond the seedling stage. Similarly, for building model M4, we first modelled the cover of *H. japonicus* reached in September 2015 according to the cover reached in May 2014. The residuals of this model were used to identify the factors that determine the final integrated success beyond the cover reached in spring. The model selection procedure was based on minimizing the Akaike Information Criterion (AIC). The "null model" to which AIC of the competing models were compared included only the random effect of the location.

All variables were standardized prior to analyses. The distribution related assumptions of the data were tested using Shapiro–Wilk normality tests. Accordingly, GLMMs with negative binomial distribution errors (with $\theta = 1$) were used in the series of models M1, M3, and M5 while LMM with a Gaussian distribution of errors was used for the models M2 and M4. The significance of particular terms was tested using Wald Chi-square tests (i.e. type III analysis of deviance) using the function Anova of package car (Fox and Weisberg 2011).

In order to further aid in the interpretation of the results, we also built conditional inference trees (using the ctree function in R package party, see Hothorn et al. (2006) for further details) using the same responses and explanatory variables as in

previous models M1, M3 and M5. Compared to classical regression trees, conditional inference trees avoid several problems (overfitting data, selection of variables and where to stop the tree) by estimating a regression relationship by binary recursive partitioning in a conditional inference framework. This statistical approach ensures that the right-sized tree is grown and allows quick identification of thresholds in the invasion responses to explanatory variables.

For the analysis of the greenhouse experiment, in order to assess species performance along the gradient, we fit a hierarchical mixed effects model to explain the biomass as a function of species identity (*G. aparine*, *H. japonicus*), water (W1, W2, W3) and nutrient levels (N0, N1), which were considered as fixed factors. Given the slight difference in the nitrogen addition levels between years, 'Year' was considered as a random effect on the intercept. To account for minor differences in growing conditions between pots located at the border versus the center of the experimental design, we considered column identity as a random effect on both the slope and the intercept and pot identity nested in column as a random effect on the intercept. The responses of the three traits (plant height, root/shoot ratio, SDMC/LDMC ratio) of both species were analyzed the same way. For the SDMC/LDMC ratio, the level of the node to which the stem and leaves belong (nested in the pot identity) was considered as a random effect on the intercept. Bartlett-test and Shapiro–Wilk test were performed on the residuals to check the need for transformation. Therefore, plant height, biomass and root-shoot ratio were log-transformed. The significance of particular terms was tested via deletion tests, in which the growth of unexplained deviance following removal of a particular term was tested using a Chi-square test. We used Tukey contrasts for multiple comparisons of means to compare significant differences between significant factors, and in case of significant species-treatment interaction, we used post hoc tests with Holm p-adjustment method (using testInteractions function of package phia) to identify in which conditions one species performed better than the other and which species responded to increased resources.

All statistical analyses were performed under R software version 3.3.1. (R Core team 2016) using package lme4 (Bates et al. 2015) for all mixed effects models.

Results

Response to dispersal, abiotic and biotic filters at different life stages

The median number of *H. japonicus* seedlings/m^2 over the 43 plots was 25 (min = 0.25 seedling/m^2, max = 246 seedlings/m^2). In the colonization phase, the number of emerging seedlings of *H. japonicus* was best described by a model including the distance to the river and abiotic factors with no further improvement when introducing biotic factors ($P + A_S + A_L$, Table 1). Soil fertility was by far the main factor affecting seedling density (M1, Table 2). The conditional inference tree analysis highlighted a significant threshold based on soil fertility (Fig. 1a) with more seedlings in sites with N soil content >0.93 g/kg. In the establishment phase, the cover of *H. japonicus* in May ranged from 0 to 100% with a median of 18%. The full model with the distance to the river, abiotic and biotic factors ($P + A_S + A_L + B_C$) had the lowest AIC (Table 1, M3) with no improvement if considering functional distance rather than just cover. In this phase resident vegetation cover at the beginning of the season was the most important factor (M3, Table 2), with also a strong influence of soil fertility (M3, Table 1). The conditional inference tree analysis highlighted a threshold with lower cover of *H. japonicus* in sites with less than 1.1 g/kg of N, while on richer soils *H. japonicus* cover was higher, particularly when resident vegetation at the beginning of the season was less than 25% (Fig. 1b). Finally, in the dominance phase, the median cover of *H. japonicus* in September of the following year reached 52% ranging from 0 to 100%. The model with only the distance to the river and light availability ($P + A_L$) was the most parsimonious (M5, Table 1) with light availability being the main explaining factor (M3, Table 2). The conditional inference tree analysis detected significant changes in *H. japonicus* cover only according to light availability, with highest success when light availability >65% (Fig. 1c).

As expected, the cover of *H. japonicus* in May was positively correlated to the number of seedlings in March (adj-$R^2 = 0.51$, $p < 0.001$, Fig. 2a). The lowest AIC for explaining the success of *H. japonicus* establishment in May (after accounting for the number of seedlings in the previous step, i.e. the residuals) was obtained with the full model including distance to the

Table 1 Akaike information criterion (AIC) for the competing models of increasing complexity

Response variables		M1 seedling number in March (Step 1 colonization)		M2 residuals cover (May) = *f* (Seedlings (March)) (Step 1–2)		M3 cover in May (Step 2 establishment)		M4 residuals cover (September) = *f* (cover (May)) (Step 2–3)		M5 cover in September (Step 3 dominance)	
Competing models	df	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC	AIC	ΔAIC
Models without interactions											
P	4	516.07	−0.35	387.02	−4.25	375.16	2.00	404.46	−3.24	427.50	1.97
$P + A_S$	4	509.21	−7.22	384.08	−7.19	355.37	−17.79	400.70	−7.00	426.10	0.57
$P + A_L$	4	510.74	−5.69	375.01	−16.26	376.68	3.51	384.18	−23.53	**408.42**	**−17.10**
$P + A_S + A_L$	6	**498.37**	**−18.05**	370.55	−20.72	355.48	−17.68	380.89	−26.81	410.41	−15.12
$P + A_S + A_L + B_C$	7	507.83	−8.59	360.20	−31.07	**339.13**	**−34.03**	378.16	−29.54	409.74	−15.78
$P + A_S + A_L + B_F$	7	508.23	−8.19	368.35	−22.92	357.10	−16.06	378.40	−29.30	412.30	−13.22
Models with all 2nd order interactions											
$P * A_S * A_L * B_C$	13	504.87	−11.55	**322.83**	**−68.44**	342.41	−30.75	**351.50**	**−56.20**	417.06	−8.46
$P * A_S * A_L * B_F$	13	505.21	−11.22	345.89	−45.38	362.70	−10.46	355.86	−51.84	423.50	−2.02

Lowest AIC values are in bold. ΔAIC represent the difference of AIC with the reference model with only the plots nested in location as random factors. P, A and B represent factors associated to propagule pressure, abiotic and biotic factors respectively. P, distance to the riverbed; A_S, soil N; A_L, light availability; B_C, resident vegetation cover in March; B_F, weighted mean functional distance to the co-occurring species (WMDS)

Table 2 Analysis of deviance table (type III Wald Chi-square tests) of the models with lowest AIC for the density of seedlings (March, M1), the percentage cover of *Humulus japonicus* (May: M3, September: M5) in the 4 m^2 field plots, the residuals of the relationships between the number of seedlings in March and the cover in May (M2), and the residuals of the relationships between cover in May and cover in September (M4)

	Factors		M1, seedling number in March				M2, residuals cover (May) = *f* (seedlings (March))				M3, cover in May			
			Step 1, colonization				Step 1–2				Step 2, establishment			
		df	Est.	SE	χ^2	*p*	Est.	SE	χ^2	*p*	Est.	SE	χ^2	*p*
	Intercept	1	2.531	0.851	8.837	0.002	−4.688	3.557	1.737	0.188	2.566	0.606	17.915	<0.001
P	Dist. riv.	1	0.322	0.348	0.857	0.355	−5.471	4.032	1.841	0.175	−0.094	0.416	0.051	0.822
A	**Soil N**	**1**	**0.504**	**0.237**	**4.532**	**0.033**	−2.288	3.181	0.517	0.472	**0.704**	**0.266**	**7.031**	**0.008**
A	Light	1	0.316	0.227	1.937	0.164	3.319	2.746	1.461	0.227	0.384	0.204	3.536	0.060
B	**Veg. Cov.**	**1**	–	–	–	–	**−14.753**	**3.627**	**16.543**	**<0.001**	**−0.814**	**0.242**	**11.298**	**0.001**
A:A	Soil N:Light	1	–	–	–	–	3.005	3.117	0.929	0.335	–	–	–	–
P:A	Dist. Riv.:Soil N	1	–	–	–	–	0.104	4.273	0.001	0.981	–	–	–	–
P:A	Dist. Riv.:Light	1	–	–	–	–	1.211	3.059	0.157	0.692	–	–	–	–
P:B	Dist. Riv.:Veg. Cov.	1	–	–	–	–	0.611	6.397	0.009	0.924	–	–	–	–
A:B	**Soil N:Veg. Cov.**	1	–	–	–	–	**−7.858**	**3.278**	**5.748**	**0.017**	–	–	–	–
A:B	**Light:Veg. Cov.**	1	–	–	–	–	**−7.008**	**2.639**	**7.052**	**0.008**	–	–	–	–

	Factors		M4				M5, cover in September,			
			Step 2–3				Step 3, dominance			
		df	Est.	SE	χ^2	*p*	Est.	SE	χ^2	*p*
	Intercept	1	4.405	6.402	0.474	0.491	3.603	0.180	402.372	<0.001
P	Dist. riv.	1	8.684	6.637	1.712	0.191	−0.105	0.165	0.402	0.526
A	Soil N	1	−5.786	5.118	1.278	0.258	–	–	–	–
A	**Light**	**1**	**17.728**	**4.258**	**17.335**	**<0.001**	**0.910**	**0.182**	**24.958**	**<0.001**
B	Veg. Cov.	1	−7.654	5.646	1.838	0.175	–	–	–	–
A:A	Soil N:Light	1	−1.409	4.840	0.085	0.771	–	–		–
P:A	**Dist. Riv.:Soil N**	**1**	**−15.426**	**6.668**	**5.352**	**0.021**	–	–		–
P:A	Dist. Riv.:Light	1	1.622	4.838	0.112	0.737	–	–	–	–
P:B	**Dist. Riv.:Veg. Cov.**	**1**	**−22.345**	**9.981**	**5.012**	**0.025**	–	–	–	–
A:B	Soil N:Veg. Cov.	1	−1.045	5.167	0.041	0.840	–	–	–	–
A:B	Light:Veg. Cov.	1	−0.140	4.083	0.001	0.973	–	–	–	–

Explanatory variables include a proxy of propagule pressure (P: distance to the riverbed), abiotic filters (A: light availability, soil N) and biotic filters [B: resident vegetation cover in March (Veg. Cov.), weighted mean functional distance to the co-occurring species (WMDS)]. Bold figures are statistical significant

river, the abiotic factors and resident vegetation cover and all second order interactions ($P * A_S * A_L * B_C$), with no improvement when using functional distance instead of resident vegetation cover (M2, Table 1). The cover of *H. japonicus* in May not explained by the number of seedlings in March (i.e., the residuals) was mainly determined by the resident vegetation cover at the beginning of the season and negative interactions between resident vegetation cover and both N soil amount and light availability (M2, Table 2). The cover

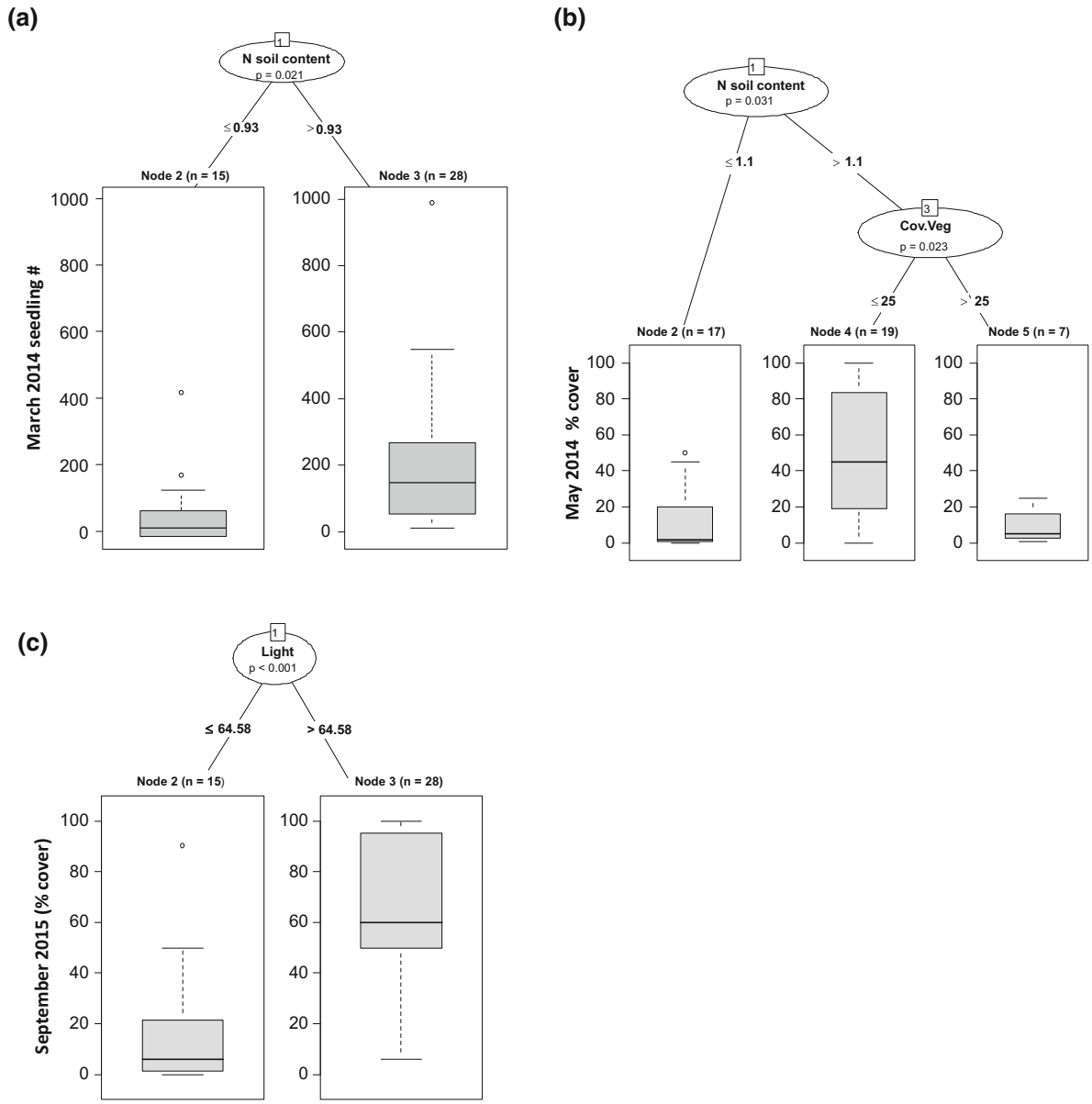


Fig. 1 Conditional inference trees describing the influence of resident vegetation cover in March (Veg. Cov, %), light availability (tree canopy cover, %) and N soil content (N, g/kg) on the number of seedlings of *Humulus japonicus* in March 2014 (**a**), the cover of *Humulus japonicus* in May 2014 (**b**) and in September 2015 (**c**). Inner nodes (*ovals*) indicate which variables were used for splitting and threshold values are given on the *line*. *n* is the number of plots falling in each terminal node; the *box plots* show the distribution of number of seedlings of *Humulus japonicus* (**a**), or the distribution of *Humulus japonicus* cover (0–100%, **b** and **c**). For *each box plot*, *top bar* is maximum observation, *lower bar* is minimum observation, *top of box* is third quartile, *bottom of box* is first quartile, *middle bar* is median value and *circles* are possible outliers

of *H. japonicus* in September 2015 and its cover in May 2014 were less strongly correlated (adj-$R^2 = 0.37, p < 0.001$, Fig. 2b). Again, the best model for explaining the final integrated success of *H. japonicus* in September 2015 (after accounting for the cover in May 2014, i.e. the residuals) was the full model including distance to the river, the abiotic factors and resident vegetation cover and all second order interactions ($P * A_S * A_L * B_C$, M4, Table 1). Light availability had the strongest influence with also

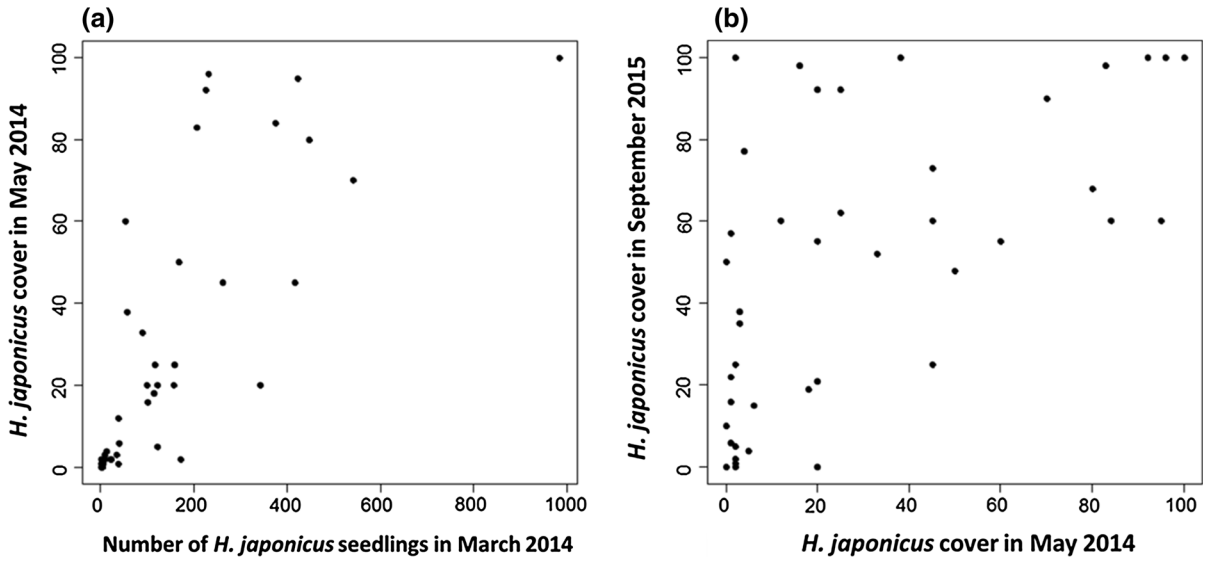


Fig. 2 **a** Cover of *Humulus japonicus* reached in May 2014 as a function of the number of seedlings observed in March 2014. Adj-$R^2 = 0.51$, $p < 0.001$, n = 43 sites. Note that for the regression, we used the natural logarithm of the number of seedlings. **b** Cover of *Humulus japonicus* reached in September 2015 as a function of the cover reached in May 2014. Adj-$R^2 = 0.37$, $p < 0.001$, n = 43 sites

a negative interaction between distance to the river and N soil content and a negative interaction between distance to the river and resident vegetation cover (M4, Table 2).

Performance and phenotypic plasticity in response to increased resources

Biomass depended on species identity, nitrogen level, and watering frequency, with significant interactions between species and watering frequency (Table 3; Fig. 3a). Biomass was globally higher with nitrogen addition (N1–N0, z = 1.98, $p = 0.048$) and watering frequency (but only between the higher and lower watering frequency: W3–W1, z = 2.66, $p = 0.021$). For the higher watering frequency, *H. japonicus* had a higher biomass than *G. aparine* (W2, $\chi^2 = 7.59$, $p = 0.012$; W3, $\chi^2 = 42.01$, $p < 0.001$) while there were no differences between the two species for the lower watering frequency (W1, $\chi^2 = 0.03$, $p = 0.871$, Fig. 3a). For both species, the biomass significantly increased with watering frequency (all tests with $p < 0.001$ for *H. japonicus*) although less so for *G. aparine* with only a significant differences between W1 and W3 ($\chi^2 = 14.26$, $p < 0.001$).

Plant height depended on species identity and watering frequency and there were also significant interactions between species identity and watering frequency (Table 3; Fig. 3b). The height of *H. japonicus* was significantly greater for W3 compared to W1 ($\chi^2 = 19.41$, $p < 0.001$, Fig. 3b) while no differences across watering treatments were found for *G. aparine* ($p \gg 0.05$ for all tests, Fig. 3b).

The SDMC/LDMC ratio only differed according to watering frequency (Table 3, Fig. 3c). The SDMC/LDMC ratio was higher for W3 compared to W1 (z = 2.60, $p = 0.024$) while no differences were found between W1 and W2 or W2 and W3. The Root:Shoot ratio showed no significant responses to the tested factors.

Discussion

We found that different combinations of abiotic and biotic filters influenced the success of *H. japonicus* at the different steps of colonization (germination), establishment and dominance (final integrated performance at flowering stage), while distance to the river (dispersal filters) was not decisive at the scale of the studied portion of the river catchment. Altogether, our study provided a quantitative estimate of the most susceptible areas of riparian habitats prone to *H. japonicus* invasion, which combine high soil fertility

Table 3 Analysis of deviance table of hierarchical mixed-effect models testing the influence of watering frequency and nitrogen addition on biomass and three traits of *Humulus japonicus* and *Galium aparine*

Factors		Biomass			Plant height			SDMC/LDMC			RSR (only 2014)		
	df	Deviance	χ^2	*p*	Deviance	χ^2	*p*	Deviance	χ^2	*p*	Deviance	χ^2	*p*
Species	**1**	**3.9**	**3.877**	**0.049***	**33.3**	**33.254**	**<0.001*****	3.4	3.399	0.065	3.6	3.591	0.058
Water	**2**	**17.3**	**17.284**	**<0.001*****	**16.4**	**16.446**	**<0.001*****	**15.0**	**15.048**	**0.001*****	5.6	5.557	0.062
Nitrogen	**1**	**5.5**	**5.499**	**0.020***	2.4	2.431	0.119	0.0	0.012	0.912	0.0	0.023	0.880
Species:Water	**2**	**14.8**	**14.783**	**0.001*****	**6.1**	**6.115**	**0.047***	0.0	0.000	1.000	3.2	3.207	0.201
Species:Nitrogen	1	0.5	0.495	0.482	0.3	0.275	0.600	1.3	1.298	0.255	2.5	2.472	0.116
Nitrogen:Water	2	0.6	0.622	0.733	1.7	1.744	0.418	2.5	2.474	0.290	0.1	0.102	0.950
Species:Nitrogen:Water	2	4.3	4.279	0.118	1.8	1.849	0.397	2.7	2.677	0.262	1.0	1.014	0.602

The maximal model with the three factors, the three term interaction and all 2nd order interactions was simplified and less complex models were created. First, a three-way interaction between species, water frequency and nitrogen addition was removed, followed by two-way interactions and then main effects of species, watering frequency and nitrogen addition, The table shows the growth of residual deviance associated with the omission of each term or interaction, which was tested using Chi-square tests

Bold figures are statistical significant and asterisks indicate the level of significance: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

(nitrogen content > 1 g/kg), low resident vegetation cover in early spring (<25%) and high light availability (less than 35% tree canopy cover). Higher plasticity in plant height and higher biomass than one of the most common native co-occurring species in response to increased resource levels may also contribute to explain the success of *H. japonicus* in riparian habitats.

Our results showed that an approach where invader success is measured with several censuses at key stages of the life cycle allows highlighting the relative importance, interactions and successive role of each filter. First, the success of seedling establishment was mainly correlated to abiotic filters related to soil characteristics, with more fertile sites (high N concentration) harbouring a higher number of emerged seedlings 1 month after germination. However, not all sites with suitable soil conditions supported establishment of young plants, due to the increasing influence of biotic filters at later stages. The established seedlings of *H. japonicus* reached high cover in May only in sites having both high soil fertility and low resident vegetation cover in March. Finally, not all sites with adequate levels of resources available for *H. japonicus* requirements in May were suitable for the final dominance of *H. japonicus* at the end of the season due to the increase in importance of light availability. Our study confirms the need to analyse the different steps of invasion such as initial establishment success versus final cover and dominance in separate but integrated ways as underlying factors may be different (Dietz and Edwards 2006; Stohlgren et al. 1999). Our results fit well also with the idea of assembly theory, which predicts that a successful invasive species must be able to pass through all filters rather than being especially good at overcoming one filter but unadapted to another filter (Booth et al. 2003).

Compared to the native and functionally similar co-occurring species *G. aparine*, *H. japonicus* had higher biomass and a more plastic response of plant height in response to increased resource availability, while, interestingly, their biomass was almost similar in lower resource conditions, with a tendency for *G. aparine* to adjust more than *H. japonicus* the root:-shoot ratio in stressful conditions. Together all these results suggest that *H. japonicus* has an opportunist strategy and is favoured by increased resources availability (*master-of-some,* Richards et al. 2006),

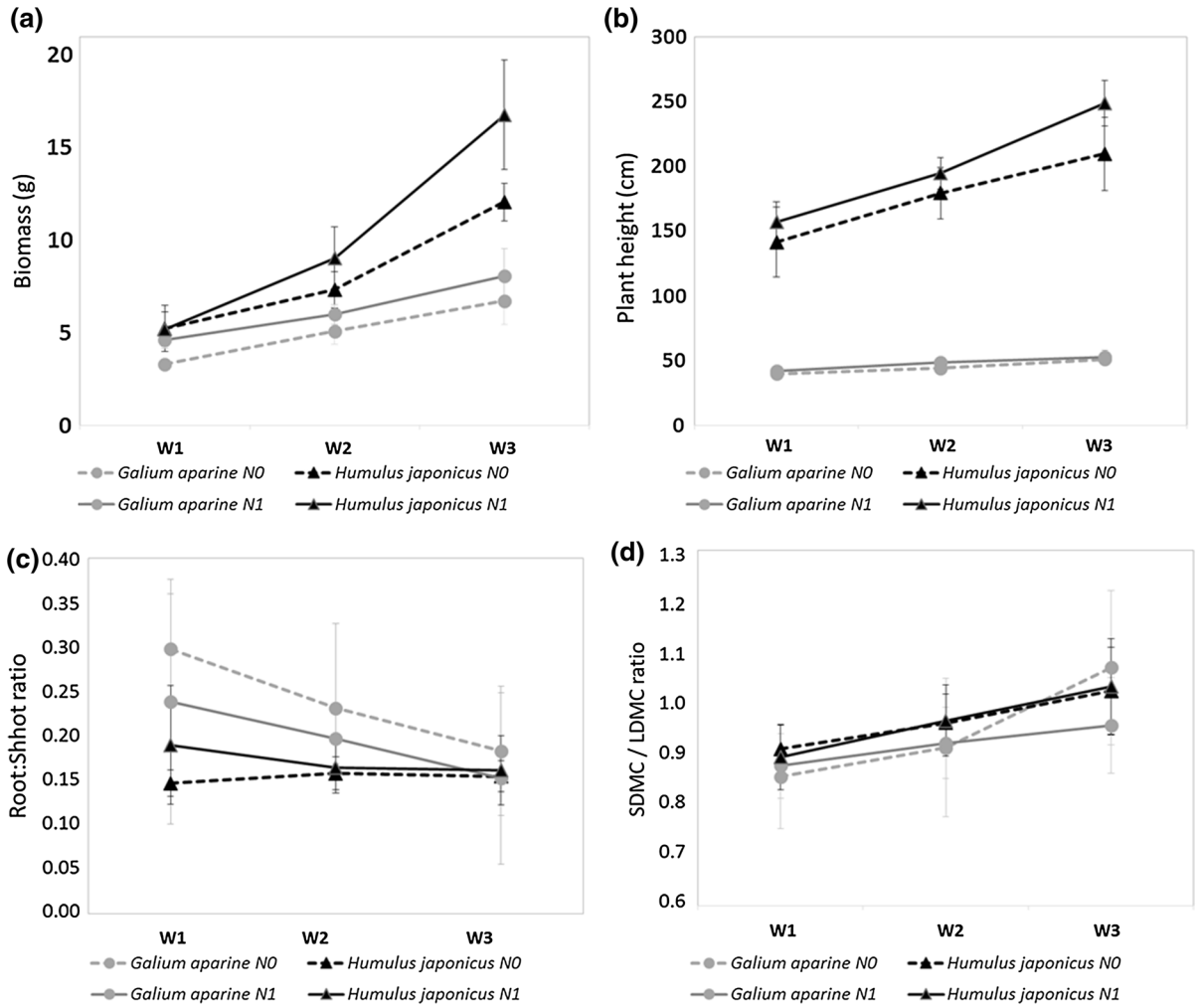


Fig. 3 Response of **a** biomass, **b** plant height, **c** SDMC/LDMC ratio and **d** root:shoot ratio of *Humulus japonicus* (*black triangles*, *black lines*) and *Galium aparine* (*grey full circles*, *grey lines*) to the level of watering frequency (W1: once per week, W2: twice per week, W3: everyday) and soil nitrogen content (N0: no addition, N1: addition of ~0.9 g/kg in 2014 and ~1.8 g/kg in 2016). *Dashed lines* represent the control pots with no nitrogen additions (N0), *solid lines* represent the treatment with nitrogen addition (N1). *Error bars* represent the 95% confidence interval

potentially qualifying as a *passenger* species that would be further favoured by human activities (MacDougall and Turkington 2005): especially eutrophication of river sediments and human activities leading to gaps in existing vegetation on river banks.

Dispersal filters

Interestingly, the distance to the riverbed alone poorly influenced the number of emerging seedlings in the range of 0–150 m covered by our study. This means that there were no dispersal limitations at these distances. Considering time since introduction in the river catchment, our result might indicate that the abundant seed production of *H. japonicus* (>2000 seeds per plant, Balogh and Dancza 2008) and efficient dispersal through flood events were sufficient to reach sites with suitable conditions in the first 150 m from the riverbed. Only in one model (M4, step 2–3) we found interactions between distance to the river and the abiotic (N soil content) and biotic (resident vegetation cover) filters. Indeed, the success of *H. japonicus* in September 2015 independent of its cover in May 2014 (residuals) was higher than expected both

in sites close to the river, in spite of the resident vegetation, or far from the river where there was little vegetation. This could mean that a strong propagule pressure may overcome biotic resistance (Berg et al. 2016; Wallace and Prather 2016). However we should caution that using distance to the river as a proxy for propagule pressure might be problematic since it is also associated to a complex gradient of abiotic and biotic filters, which could confound propagule pressure effects (Eschtruth and Battles 2011). The observed interactions could also be due to factors not captured by vegetation cover and the measured soil characteristics, such as soil moisture dynamics at this critical period related to the lack of tolerance of *H. japonicus* to prolonged periods of drought (Pinston 2013). Future studies should attempt to measure both the soil seed bank and spatial seed dispersal using seed traps, in order to corroborate our findings by more accurately determining the propagule pressure through the actual amount of arriving seeds in a site (Eschtruth and Battles 2011).

Environmental filtering

The abundance of *H. japonicus* was positively associated to soil fertility and light availability. The influence of light availability, which was estimated based on tree canopy cover in May 2015, increased through the life cycle of *H. japonicus*. At the seedling stage in March, there was no significant effect of the extent of tree canopy. This was expected as riparian forests are composed of deciduous trees (*Populus alba*, *Salix alba*) and in early spring the incident light is still important along the gradient from the riverbed into the riparian forest. Although not significant, the influence of light increased for explaining the cover of *H. japonicus* in May and it became the main explaining factor at the end of the summer. This means that sites that were suitable earlier in the season (propagules that reached riparian forest are able to germinate and emerge) became less suitable due to the closure of tree canopy.

Soil fertility showed the opposite pattern with higher importance in the first stages of development. The fact that the number of seedlings of *H. japonicus* in March was only correlated to soil fertility could be a direct effect of higher germination rate but above all higher survival of seedlings in fertile sites with high organic matter and Cation Exchange Capacity which means higher water retention capacity. Of course, the number of seedlings in March depends also on the size of the soil seed bank and could therefore also reflect the amount of seeds produced in these sites during previous years, discriminating the fertile versus the unfertile sites of the studied portion of the river catchment. Overall these results are consistent with the idea that the first phases of invasion (at the population or species level) are determined mostly by (dispersal and) abiotic filters, while later stages depend more on biotic interactions and plastic responses to new ecological conditions (Dietz and Edwards 2006).

Biotic filtering in interaction with resource availability and plasticity

We used two ways for measuring biotic filters in order to disentangle two potential underlying mechanisms, either based on the total cover of vegetation in early spring (competitive ability), or based on the functional distance of species co-occurring with *H. japonicus* (niche filling or DNH). Only the former was retained in three models suggesting that the success of *H. japonicus* was less determined by its overlap with the functional niche of the most abundant co-occurring species, than by the high cover of all native plant species irrespective of their functional characteristics. Even if the AIC of models including functional distance were often close to those including total cover, this result does not provide strong support for Darwin's Naturalization Hypothesis. Rather, it underpins the more global biotic resistance hypothesis (Levine et al. 2004) with both the step between colonisation and establishment, and establishment success of *H. japonicus* being strongly inhibited by the overall level of resident vegetation cover (Gerhardt and Collinge 2003), potentially suggesting a more important role of fitness differences rather than niche gap filling as main competitive mechanism filtering this species. Interestingly, in contrast with recent work showing that invasion success is also a result of trait-matching to the environment (e.g., Lemoine et al. 2015; Carboni et al. 2016), we did not find evidence of any environmental filtering for particular traits similar to the co-occurring natives here. However we note that we already accounted for environmental filtering effects in our models by including directly measured fertility and light variables, so that we can expect any remaining trait-similarity effects to be more related to biotic filters.

The control of invasibility by biotic resistance has been shown to interact with abiotic filters either positively or negatively (Byun et al. 2015). In infertile sites, abiotic constraints (e.g. dry filtering soils with high percentages of coarse sand) alone can determine the fate of *H. japonicus*. Where abiotic constraints are lower, however, the soil fertility can also influence the abundance of resident plants and, therefore, indirectly modulate their potential to offer biotic resistance. Populations of *H. japonicus* that achieved lower cover in May than expected by the initial number of seedlings were associated to sites with high vegetation cover early in the season. This clearly demonstrated that in some suitable fertile sites with a high number of seedlings at the beginning of the season, *H. japonicus* did not succeed in establishing high cover due to competition with resident vegetation. In our study, this includes perennial grasses (*Agrostis stolonifera*, *Phalaris arundinacea*), forbs (*Alliaria petiolata*) or annual species germinating early in winter (*Bromus* spp.) which are all already well developed when *H. japonicus* seedlings emerge in spring. This suggests priority effects that limit establishment of later developing species in community assembly (Byun et al. 2013).

The interaction between soil fertility and resident vegetation cover is consistent with hypotheses relating invasibility to non-limiting resource availability (Tilman 1999; Davis et al. 2000). The success of *H. japonicus* was lower in infertile sites (irrespective of other vegetation cover) and in fertile sites with more than 25% cover of resident vegetation, with therefore lower available resources in both cases. This result is also consistent with the greenhouse experiment showing that *H. japonicus* performed better than a native analogue only in the most fertile part of the gradient, while performances for biomass production were similar in less fertile environments. This suggests that, similarly to other invasive plants in riparian habitats (Planty-Tabacchi et al. 1996; Truscott et al. 2008), *H. japonicus* would develop dense populations in particular on fertile bare banks, more or less close to the river but regularly fed by the water table. In this condition, the high plasticity of *H. japonicus* traits in response to more fertile conditions, with higher plant height and biomass, may result in outcompeting less plastic co-occurring native species such as *G. aparine*. A parallel study (Fried et al. in prep.) showed that *H. japonicus* has indeed a strong negative impact on the diversity of invaded communities. This displacement of co-occurring species over the course of the season might also explain why, at the end of the season, the cover of *H. japonicus* was not well explained by vegetation cover (at the beginning of the season) anymore, and only tree canopy cover limited the invader at this stage. On the other hand, this means that while *H. japonicus* might be able to spread to adjacent less fertile habitats of the floodplain, its impact on native vegetation in these sites would be limited due to a poor growth and a biomass production that does not differ from other riparian species such as *G. aparine*, more adapted to drier conditions.

Conclusions

This study highlighted the importance of assessing several measures of invasion success over time throughout the invader's life stages (colonization success, establishment success, dominance success), as each is determined by a different suite of filters. By combining field and experimental studies we can gain a more complete understanding of the biotic filters at the community level and the respective role of niche filling and competitive ability differences.

The abiotic and biotic factors controlling the abundance of *H. japonicus* through time can be, at least partially, modified by human activities. Our results suggest that some preventive measures may be useful to consider for limiting the establishment and spread of *H. japonicus.* These include preserving or restoring native tree cover to limit light incidence, avoiding disturbances (e.g., gravel extraction and other activities) that create gaps in herbaceous vegetation, and at larger scale, continuing to work with farmers and other stakeholders to limit N leaching from agricultural crops into the rivers.

Acknowledgements We thank the editor and two anonymous reviewers for useful comments improving a previous version of the manuscript, Jean-Philippe Reygrobellet and the Syndicat Mixte d'Aménagement et de Gestion Equilibrée (SMAGE) des Gardons which funded the study and the two MSc grants of AM in 2013 and LM in 2014. We also thank Dane F. Panetta for useful comments on a previous version of the manuscript, Jean-Marie Ramel (Anses) and Aurélien Belaud for field assistance, and Bruno Serrate (CBGP) for access to greenhouse facilities.

References

Balogh L, Dancza I (2008) *Humulus japonicus*, an emerging invader in Hungary. In: Tokarska-Guzik B, Brock JH, Brundu G, Child L, Daelher CC, Pyšek P (eds) Plant invasions: human perceptions, ecological impacts and management. Backhuys Publishers, Leiden, pp 73–91

Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. J Stat Softw 67(1):1–48

Berg JA, Meyer GA, Young EB (2016) Propagule pressure and environmental conditions interact to determine establishment success of an invasive plant species, glossy buckthorn (*Frangula alnus*), across five different wetland habitat types. Biol Invasions 18(5):1363–1373

Booth BD, Murphy SP, Swanton CJ (2003) Weed ecology in natural and agricultural systems. CABI Publishing, Wallingford

Brunel S, Schrader G, Brundu G, Fried G (2010) Emerging invasive alien plants for the Mediterranean Basin. EPPO Bulletin 40:219–238

Byun C, Blois S, Brisson J (2013) Plant functional group identity and diversity determine biotic resistance to invasion by an exotic grass. J Ecol 101(1):128–139

Byun C, de Blois S, Brisson J (2015) Interactions between abiotic constraint, propagule pressure, and biotic resistance regulate plant invasion. Oecologia 178:285–296

Carboni M, Münkemüller T, Lavergne S, Choler P, Borgy B, Violle C, Essl F, Roquet C, Munoz F, DivGrass Consortium, Thuiller W (2016) What it takes to invade grassland ecosystems: traits, introduction history and filtering processes. Ecol Lett 19:219–229

Catford J, Jansson R, Nilsson C (2009) Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. Divers Distrib 15(1):22–40

Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. Annu Rev Ecol Syst 31(1):343–366

Chytrý M, Jarošík V, Pyšek P, Hájek O, Knollová I, Tichý L, Danihelka J (2008) Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. Ecology 89:1541–1553

Davis MA, Grime JP, Thompson K (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. J Ecol 88:528–534

Dietz H, Edwards PJ (2006) Recognition that causal processes change during plant invasion helps explain conflicts in evidence. Ecology 87(6):1359–1367

Dray S, Dufour AB (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. J Stat Softw 22(4):1–20

Eschtruth AK, Battles JJ (2011) The importance of quantifying propagule pressure to understand invasion: an examination of riparian forest invasibility. Ecology 92(6):1314–1322

Fox J, Weisberg S (2011) An {R} companion to applied regression, 2nd edn. Sage, Thousand Oaks. http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion

Frazer GW, Canham CD, Lertzman KP (1999) Gap light analyzer (GLA): users manual and program documentation. Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York

Fried G, Carboni M, Mahaut L, Violle C (in prep.) Improved understanding of the impact of an invasive plant on resident community diversity and homogenization using a trait-based approach: lessons from a two-year removal experiment

Gallien L, Carboni M (2016) The community ecology of invasive species: where are we and what's next? Ecography 39:1–18

Gallien L, Mazel F, Lavergne S, Renaud J, Douzet R, Thuiller W (2015) Contrasting the effects of environment, dispersal and biotic interactions to explain the distribution of invasive plants in alpine communities. Biol Invasions 17:1407–1423

Gerhardt F, Collinge SK (2003) Exotic plant invasions of vernal pools in the Central Valley of California, USA. J Biogeogr 30:1043–1052

Hood WG, Naiman RJ (2000) Vulnerability of riparian zones to invasion by exotic vascular plants. Plant Ecol 148:105–114

Hothorn T, Hornik K, Zeileis A (2006) Unbiased recursive partitioning: a conditional inference framework. J Comput Graph Stat 15(3):651–674

Julve P (1998 +) Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. (1998) http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm. Accessed 21 Mar 2016

Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, Bakker JP, Thompson K, Sonnenschein M, Poschlod P, Van Groenendael JM, Klimes L, Klimesová J, Klotz S, Rusch GM, Hermy M, Adriaens D, Boedeltje G, Bossuyt B, Dannemann A, Endels P, Götzenberger L, Hodgson JG, Jackel A-K, Kühn I, Kunzmann D, Ozinga WA, Römermann C, Stadler M, Schlegelmilch J, Steendam HJ, Tackenberg O, Wilmann B, Cornelissen JHC, Eriksson O, Garnier E, Peco B (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of Northwest European flora. J Ecol 96:1266–1274

Lemoine NP, Shue J, Verrico B, Erickson D, Kress WJ, Parker JD (2015) Phylogenetic relatedness and leaf functional traits, not introduced status, influence community assembly. Ecology 96:2605–2612

Levine JM, Adler PB, Yelenik SG (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecol Lett 7:975–989

Lockwood JL, Cassey P, Blackburn T (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. Trends Ecol Evol 20:223–228

MacDougall AS, Turkington R (2005) Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? Ecology 86:42–55

MacDougall AS, Gilbert B, Levine JM (2009) Plant invasions and the niche. J Ecol 97(4):609–615

Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hubert M, Hornik K (2017) Cluster: cluster analysis basics and extensions. R package version 2.0.6

Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. Ecol Lett 13:1085–1093

Moyle PB, Light T (1996) Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. Biol Conserv 78:149–161

Pinston A (2013) Étude de la plasticité écologique d'une plante invasive: *Humulus japonicus* Siebold & Succ. M.Sc. dissertation. Anses, Montpellier

Planty-Tabacchi AM, Tabacchi E, Naiman RJ, Deferrari C, Decamps H (1996) Invasibility of species rich communities in riparian zones. Conserv Biol 10:598–607

Pyšek P, Richardson DM (2007) Traits associated with Invasiveness in alien plants: where do we stand? Ecol Stud 193:97–125

R Core Team (2016) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. https://www.R-project.org/

Richards CL, Bossdorf O, Muth NZ, Gurevitch J, Pigliucci M (2006) Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. Ecol Lett 9:981–993

Richardson DM, Holmes PM, Esler KJ, Galatowitsch SM, Stromberg JC, Kirkman SP, Pyšek P, Hobbs RJ (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. Divers Distrib 13:126–139

Royal Botanic Gardens Kew (2016) Seed information database (SID). Version 7.1. http://data.kew.org/sid/. Accessed 24 July 2016

Shea K, Chesson P (2002) Community ecology theory as a framework for biological invasions. Trends Ecol Evol 17:170–176

Stohlgren TJ, Binkley D, Chong GW, Kalkhan MA, Schell LD, Bull KA, Otsuki Y, Newman G, Bashkin M, Son Y (1999) Exotic plant species invade hot spots of native plant diversity. Ecol Monogr 69:25–46

Thuiller W, Gallien L, Boulangeat I, de Bello F, Munkemuller T, Roquet C, Lavergne S (2010) Resolving Darwin's naturalization conundrum: a quest for evidence. Divers Distrib 16(3):461–475

Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecology 80(5):1455–1474

Tison J-M, de Foucault B (2014) Flora Gallica: Flore de France. Biotope, Mèze

Truscott AM, Palmer SCF, Soulsby C, Hulme PE (2008) Assessing the vulnerability of riparian vegetation to invasion by *Mimulus guttatus*: relative importance of biotic and abiotic variables in determining species occurrence and abundance. Divers Distrib 14:412–421

Wallace JM, Prather TS (2016) Invasive spread dynamics of *Anthriscus caucalis* at an ecosystem scale: propagule pressure, grazing disturbance and plant community susceptibility in canyon grasslands. Biol Invasions 18(1):145–157

Zefferman E, Stevens JT, Charles GK, Dunbar-Irwin M, Emam T, Fick S, Morales LV, Wolf KM, Young DJN, Young TP (2015) Plant communities in harsh sites are less invaded: a summary of observations and proposed explanations. AoB Plants 7:plv056. doi:10.1093/aobpla/plv056

ANNEXE 6

Fried, G., Villers, A. & Porcher, E. (2018) Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. Agriculture, Ecosystems & Environment 261: 33-44

Agriculture, Ecosystems and Environment 261 (2018) 33–44

Contents lists available at ScienceDirect

Agriculture, Ecosystems and Environment

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agee

Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach

Guillaume Fried[a,*], Alexandre Villers[b,c], Emmanuelle Porcher[d]

[a] Anses, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité Entomologie et Plantes invasives, 755 avenue du campus Agropolis, CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez Cedex, France

[b] Unité de recherché Biostatistique et processus spatiaux, INRA, Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, 84914 Avignon Cedex 9, France,

[c] Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, UMR7372, CNRS – Université de la Rochelle, 79360 Villiers-en-Bois, France

[d] Centre d'Ecologie et des Sciences de la Conservation (CESCO), Muséum national d'Histoire naturelle, Centre National de la Recherche Scientifique, Sorbonne-Université, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Agrotolerant species
Field margin width
Agricultural land use intensity
Nitrogen fertilizer
Pesticide drift
Plant diversity

ABSTRACT

To assess the unwanted side effects of farming practices on non-target plants, we used a nationwide survey of the vegetation of arable field margin strips. The vegetation was surveyed during two years (2013, 2014) in 430 field margins distributed over all agricultural regions of France. We used two complementary multivariate, trait-based approaches to examine how ten plant traits were related to ten environmental variables describing abiotic conditions, landscape factors, field margin management and in-field practices. Generalized additive mixed models were also developed to assess how the same environmental variables correlated with species richness, functional diversity and relative richness of agrotolerant versus hemerophobic species. Traits responded primarily to an environmental gradient of landscape diversity and field margin management. For instance, narrow field margin strips, frequent management and presence of a ditch favoured annual plants, small size at maturity and perennial plants, respectively. The second environmental gradient affecting plant traits was related to field size and intensity of in-field farming practices. On this gradient, fertilizer drift appeared to have a much stronger effect on plant trait composition of field margin strips than herbicide drift. The relationship between species richness, or functional diversity, and environment was consistent with the trait-based approach: the two former variables were negatively correlated with agriculture intensification (e.g. field size). However, this analysis also highlighted new covariates, such as a negative relationship between frequency of herbicide use and species richness. Some of the observed patterns seemed to be driven by differential responses of agrotolerant versus hemerophobic species, with the latter being more species-rich under organic than under conventional farming. Despite efforts to reduce nitrogen inputs since the 2000s, our results shows that N-fertilization still has significant non-intended effects on field margin vegetation. More generally, increasing the width of field margin strips, keeping or restoring semi-natural elements (ditches, hedges) in the field boundary, and lowering the number of management events may promote grassland plant species more typical of semi-natural habitats.

1. Introduction

During the second half of the twentieth century, the conjunction of mechanization, landscape simplification and widespread use of chemical inputs has resulted in dramatic changes in the environmental conditions of arable landscapes (Stoate et al., 2001). This is associated with both a loss of non-crop habitats (Robinson and Sutherland, 2002) and a massive decline in abundance and diversity of biotas associated with arable fields (Benton et al., 2002; Donald et al., 2001; Fried et al., 2009). In many agricultural landscapes, field boundaries have become the last remnants of semi-natural habitats and their functional role as refugia for a high level of botanical diversity and for supporting a diverse fauna has been increasingly recognized (Marshall and Moonen, 2002). However, the quality of this habitat may also be lowered by intensive agriculture, particularly due to leaked or misplaced fertilizers and herbicides in the adjacent arable land (Boutin and Jobin, 1998; De Snoo and Van Der Poll, 1999; Kleijn and Verbeek, 2000). Assessing the effects of farming practices on non-target organisms is crucial to guide farmers towards better practices, and also as a part of official post registration monitoring of pesticides. However, detecting such effects requires disentangling the role of agricultural practices, landscape and local abiotic environmental conditions (e.g. soil type).

* Corresponding author.
E-mail addresses: guillaume.fried@anses.fr (G. Fried), villers.alexandre@gmail.com (A. Villers), emmanuelle.porcher@mnhn.fr (E. Porcher).

https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021
Received 15 September 2017; Received in revised form 27 March 2018; Accepted 31 March 2018
0167-8809/ © 2018 Elsevier B.V. All rights reserved.

Previous studies have shown that the vegetation of field boundaries is influenced by the combination of both environmental conditions and management practices. Several studies found that the plant community composition of field boundaries varies primarily with landscape structure (proportion and diversity of non-arable habitat patches at the landscape level) and spatial variables (Aavik et al., 2008; Aavik and Liira, 2010; Tarmi et al., 2009). Local habitat structure (boundary width, presence of ditches and hedgerows) and boundary management were also shown to be important factors, while the influence of farming in the adjacent field was less clear (Tarmi et al., 2009). Conversely, Bassa et al. (2011) found significant differences between broad management type (organic versus conventional), with fewer effects of landscape structure. Similarly, Petersen et al. (2006) highlighted a rapid effect of conversion to organic farming in field boundaries of dairy farms, with fewer nitrogen-demanding or ruderal species and more stress-tolerant species. Kleijn and Verbeek (2000) also found a strong effect of in-field fertilization on species richness of the boundary vegetation, while boundary management and use of herbicides in the boundary had no effects. Comparing unsprayed and sprayed ditches, De Snoo and Van Der Poll (1999) found a significant effect of herbicide drift only on dicotyledonous species of adjacent winter wheat field boundaries. Some of these previous results, and a vast literature in plant ecology (reviewed e.g. in Garnier and Navas, 2012), suggest that the impacts of both agricultural practices and the landscape on the community composition of field margins depend on some key functional traits, particularly response traits sensu Lavorel and Garnier (2002). Therefore, the use of trait-based approaches may offer opportunities for a deeper mechanistic understanding of the impacts of environmental factors, including management practices, on the vegetation of field margins.

Despite the growing number of studies, there have been few attempts so far to characterize the composition of plant functional traits in field margin communities, and its environmental correlates (but see Alignier and Baudry, 2015; Alignier, 2018; Chaudron et al., 2018). Here we use trait-based approaches to examine which environmental variables best explain the assembly of field margin plant communities, using a nationwide standardized monitoring scheme designed to detect the non-intended effects of in-field practices, particularly the use of synthetic inputs, on biodiversity. The following questions were addressed: (1) Are the links between environmental conditions, in-field management practices and plant traits in field margins consistent with expectations derived from ecological knowledge in more natural settings (see below for the details of such expectations)? (2) Are there any trait syndromes associated with gradients of management practices and/or land-use intensity? (3) What factors are influencing plant species richness and plant functional diversity in field margins?

2. Methods

2.1. Vegetation survey

The “500 ENI” network is a long-term survey initiated by the French Ministry of Agriculture. It is designed to detect and document nationally any significant changes in wild flora and fauna (birds, beetles, and earthworms) of agricultural landscapes that could be associated with non-intended effects of agricultural practices, especially fertilization and pesticides (Andrade et al., *in prep.*). For this purpose, 500 fields distributed over all agricultural regions of France (including Corsica) were chosen to be representative of the main crop productions, using a stratified sampling within each administrative region. The survey focuses on three types of production systems: annual crops (wheat or maize as the main crop production), vineyards and market gardening centred on lettuce production. Here, we worked with a subset of 430 field margins (out of 500), chosen as those for which comprehensive floristic data were available in both 2013 and 2014 (see Fig. 1 for a distribution map).

Three main areas are recognized in field margins (Greaves and Marshall, 1987; Marshall and Moonen, 2002): *crop edge*, *field margin strip* and *field boundary*. The area surveyed in the “500-ENI” program excludes the crop edge (sometimes called *conservation headland*) which is located in the first 1–6 m *within* the crop. It also excludes the *cultivated strip*, outside the last row of crop, which is an area with mostly bare soil usually colonized by weed species from the field. The area of interest is the *field margin strip* (sensu Marshall and Moonen, 2002, hereafter *field margin*), which is the uncultivated herbaceous vegetation area between the cultivated strip and another patch in the landscape. The latter can be a field boundary embodied by a ditch and/or a hedge, or other land covers such as a road, a track, other fields or grassland-type vegetation (see below).

Wild plant species were identified in ten 1 m^2 quadrats located in the field margin. The ten quadrats were divided into two sets of five contiguous quadrats of 0.25*2 m^2 separated by 30 m. The quadrats were placed in the centre of the field margin (i.e. equidistant from the field and the adjacent land cover). Their position was maintained in the same field margin across the two years but their exact location may slightly differ from year to year. Only presence-absence of plant species was recorded in the ten quadrats, so that the abundance of each species was characterized by a frequency of occurrence (0–10) in each field margin. Surveys were performed at the peak of flowering, which is from late April to early August depending on locations (50% of the observations were made between June 6th and July 11th). In order to avoid the issue of differences in rare species detection among observers, and because trait data are not available for all species, we focused on species observed in more than 1% of the surveyed margins, i.e. 186 of 331 species observed in total, representing 94.9% of the total abundance (number of quadrats). All subsequent analyses were performed on this subset of species.

2.2. Environmental data

Ten environmental variables were used to describe the field margins and were grouped into four categories: 1) two abiotic factors, 2) three landscape factors, 3) two field margin management practices and 4) three management practices within the adjacent field. (1) From the coordinates of the field margin, we retrieved eight factors from the Soilgrids dataset at 250 m resolution (Hengl et al., 2017). We performed a PCA and extracted the first two axes, which represented 65% of total inertia. Axis 1 was associated with a combination of soil pH and texture, opposing sandy acidic soils (positive values) to basic clay soils (negative values). Axis 2 was positively associated with the level of organic matter (see Appendix A in Supplementary materials for the detailed outputs of the PCA). (2) Landscape composition was described on the basis of the proportion of land cover (crop, grassland, woodland, etc.) within 250 m of the field margin. By summing the proportion of all non-cropped area (i.e. permanent grasslands, heaths, hedges and woodland as well as water surfaces), we characterized the amount of non-arable land cover, which is a well-established landscape metric for landscape complexity (Gabriel et al., 2005). The size of the field adjacent to the studied margin was also considered as a landscape variable. The local habitat structure immediately adjacent to the field margin (i.e. the field boundary *sensu* Marshall and Moonen, 2002) was characterized by the presence/absence of ditches or hedges resulting in four field boundary classes: i) ditch and hedge present, ii) ditch present, iii) hedge present, iv) no ditch or hedge. This latter category corresponds to field boundaries with no particular features, where the field margin is contiguous with another land cover type, such as roads or tracks (68%), other fields (12%), or grassland-type vegetation (16%). (3) Field margin management was characterized by the number of management events; mowing was the dominant management type (n = 582 occurrences for the two years) with only few margins with use of chemicals (n = 8) or grazing (n = 12). Field margin width was also recorded. When the surveyed arable field was adjacent to a grassland, field margin width was

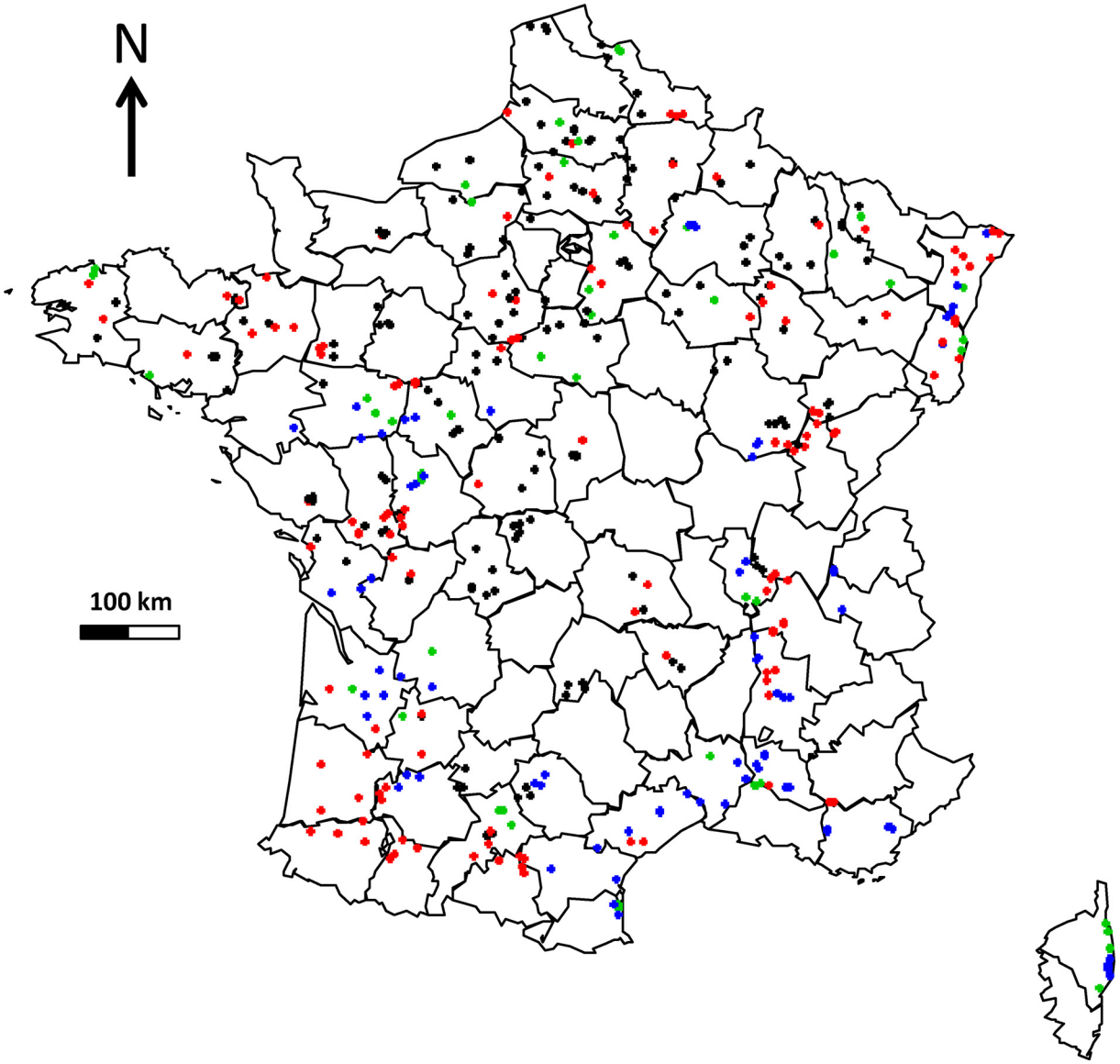


Fig. 1. Distribution map of the 430 field margins surveyed in France. Colors correspond to the different production systems: wheat (black), maize (red), market gardening centred on lettuce production (green) and vineyards (blue). The black lines represent the limit of departments, a French administrative unit dividing metropolitan France into 95 units. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

measured up to the visible boundaries of cadastral parcels. (4) Management within the field was summarized by the amount of nitrogen fertilizer input, and the Treatment Frequency Index (TFI) for herbicides and insecticides. TFI is calculated as the cumulative ratio of the dose applied to the recommended dose, for all treatments applied during the growing season (Halberg, 1999). Finally, observation date (number of days since January 1st) and year (2013 or 2014) were also added as explanatory variables. The farming system (conventional versus organic) in the field adjacent to the surveyed margin was also incorporated in the analyses either as a supplementary variable (when in-field practices were already included) or as a primary variable accounting for management practices.

2.3. Plant trait data

Seven functional traits and three indicators of ecological performance were chosen on the basis of hypotheses related to potential non-intentional effects of farming practices and field margin management on two main ecological axes, namely fertility (resources) and disturbances (Table 1). The level of disturbances (frequency and intensity) is assumed to favour short-lived species reaching small height at maturity but having rapid growth rate and high seed output (ruderal strategy, e.g. Lavorel and Garnier, 2002; Grime, 2006). Thus, disturbances such as the number of management events in the margins and herbicide drift related to the intensity of herbicide use are expected to promote a higher proportion of annual species, species with high Specific Leaf Area (SLA), low seed mass and short plant height. The level of fertility is assumed to favour nitrophilous species, i.e. with high Ellenberg-N, tall competitive plants or rapid growing species with high SLA values (e.g. Lavorel and Garnier, 2002; Grime, 2006), although trait responses to these two major environmental drivers can sometimes be more complex (Douma et al., 2012). Additional hypotheses were also considered. The presence of hedges can favour shade-tolerant species (low Ellenberg-L values), while the presence of ditches can favour water-demanding species (high Ellenberg-H values). Disturbance caused by insecticides are expected to favour selfing species and species with abiotic pollination over entomogamous species, via a decrease in the abundance and diversity of pollinators (Brittain and Potts, 2011). Landscape diversity and proximity of semi-natural habitats are expected to benefit plants with animal pollination and dispersal (e.g.

Table 1
List of selected traits with their abbreviations, units, and the management practices likely to affect these traits based on ecological mechanisms: Dist. = Disturbance, Res. = Resources.

Traits	Ecological mechanisms	Expected responses in field margin strips
Life form (annual/perennial)	Dist.	**Field margin strip management frequency** favours annuals; **Field margin strip width** favours perennials; **herbicide drift** favours agrotolerant (annual) species.
Plant height at maturity (cm)	Dist. (+Res.)	**Field margin strip management frequency** favours short species Plant height increases with **resources (fertile soils, N Fertilisation)**
Seed mass (mg)	Dist., Res.	Seed size/number trade-off: disturbed field margins favour species producing numerous small seeds (ruderal strategy) while stable field margins favour species producing fewer seeds each with higher seed mass (competitive strategy)
Specific Leaf Area, SLA ($mm^2\,mg^{-1}$)	Res. (+Dist.)	**N fertilization**, **Soil fertility (Organic matter)**, and **Field margin strip management frequency** favour species with high resource acquisition capacity (high SLA)
Flowering onset (month)	Dist. (+Res.)	**Field margin strip management frequency** favours early flowering species
Ellenberg-N (EIV-N)	Res. (soil N)	High **N fertilization**, **fertile soils** favour nitrogen-demanding species (high EIV-N) or tall competitive species.
Ellenberg-H (EIV-H)	Res. (water availability)	**Presence of ditches** favours hygrophilous species (high EIV-H)
Ellenberg-L (EIV-L)	Res. (Light availability)	**Presence of hedges** favours shade-tolerant species (low EIV-L)
Mode of pollination Mode of dispersal	Biotic interactions, Landscape	Plants dependent on animal for reproduction and dispersion may be less frequent in **simplified landscapes (openfield)**, pollinated plants may also decrease with **insecticide use**.

Steffan-Dewenter and Tscharntke., 1999). A functional diversity index can be computed on the basis of these traits (see below) in addition to classical taxonomic diversity indices such as species richness. Since we have included both response and effect traits (Lavorel and Garnier, 2002), a field margin with high functional diversity can be interpreted as supporting: i) a community including species with different ecological strategies ensuring more resistance to environmental changes and, ii) a community including species with different functions providing a larger range of resources for species of higher trophic levels.

In parallel to classic plant traits, we also used an emergent classification of species on the basis of their responses to agricultural disturbances. Following Aavik and Liira (2009), species were classified into agrotolerant (i.e. species adapted to current disturbance regimes in arable fields, under modern conventional agriculture) and hemerophobic species (i.e., species that are sensitive to soil tillage and/or herbicides). Each species was classified on the basis of its frequency of occurrence in arable fields using data of the Biovigilance Flore network (2002–2012), which covered the same area as in the present survey, i.e. the whole of France (Fried et al., 2008). The 47 species present in more than 10% of the 1440 arable fields surveyed in Biovigilance Flore were considered as agrotolerant, while the hemerophobic group was made of both grassland species and rare arable weeds that are not adapted to current farming practices (see Appendix B in Supplementary materials).

2.4. Data analysis

To analyse the relationships between the variation in plant traits of field margins and the variation in environmental factors, we followed the framework introduced by Dray et al. (2014) combining the RLQ multivariate technique (an ordination analysis) and the fourth corner analysis (a hypothesis testing analysis). RLQ assigns scores to species, samples, traits, and environmental variables along orthogonal axes and yields a graphical summary of the main structures (Dolédec et al., 1996), while the fourth corner analysis tests the multiple associations between one trait and one environmental variable at a time (Dray and Legendre, 2008).

Both methods use three tables: the R-table, which consists of the 860 samples (430 field margins x two years) described by the ten environmental and two temporal variables, the Q-table containing the 186 species described by their 10 traits and the L-table describing the floristic composition of the 860 samples via the abundance of 186 species. The L-table therefore links the R- and the Q-tables. For the RLQ analysis, a correspondence analysis (CA) was first performed on the L-table using the raw frequency of occurrence score for each species (0–10). Next, a Hill and Smith analysis (a mixed ordination method similar to PCA that allows combining quantitative variables and factors; Hill and Smith, 1976) was performed on the R-table (using the row scores of the CA on the L-table as canonical factor), and on the Q-table (using the column scores of the CA on the L-table as canonical factor). Finally, RLQ calculates two separate co-inertia analyses on the R-L and L-Q tables. RLQ selects the axes that maximise the co-variance between the site scores constrained by the environmental variables (the R-table) and the species scores constrained by the species traits (the Q-table). A Monte-Carlo permutation (n = 999) test was used to test the null hypothesis (H0) of absence of link between the environmental table (R) and the trait table (Q).

Thereafter, the fourth-corner statistic (Dray and Legendre, 2008) was used to test the significance of the direct trait-environment relationships on these 860 samples (430 field margins x 2 years). This method measures the link between species traits and environmental variables using either (1) a Pearson correlation coefficient r for two quantitative variables, (2) a Pearson Chi-square (χ^2) and G-statistic for two qualitative variables or (3) pseudo-F and a Pearson correlation coefficient r for one quantitative and one qualitative variable. A permutation model was applied to test the null hypothesis (H0) that species are distributed independently of their preferences for environmental conditions and of their traits (using the permutation model 6 of Dray et al., 2014). We performed 49,999 permutations and used the false discovery rate method (Benjamini and Hochberg, 1995) to adjust P values for multiple testing.

One limit of the RLQ analysis is that it only tests for the existence of a general relationship between environmental gradients and combinations of species traits, which does not allow identifying precisely which environmental variable acts on which trait. Conversely, the fourth-corner analysis does not account for the covariation among traits or among environmental variables. Therefore we combined the two analyses by applying the fourth-corner tests directly on the outputs of RLQ analysis. This latter approach consists in testing the associations between individual traits and environmental gradients obtained from RLQ scores, and between individual environmental variables and trait syndromes obtained from RLQ scores. The detailed procedure can be found in Dray et al. (2014).

The centroids and ellipses of agrotolerant and hemerophobic species were also projected as supplementary individuals on the RLQ axes to assess the response of these two broad ecological groups on the highlighted trait-environment gradients. Similarly the conventional versus organic farming systems of the fields were projected. Significant differences between the median distribution of agrotolerant and hemerophobic species on the RLQ axes on the one hand, and between conventional versus organic fields on the other hand, were tested with a Wilcoxon test.

In a second part, we modelled species richness (S), relative

proportion of agrotolerant (S_A) vs. hemerophobic (S_H) species, and functional diversity (*FD*, see below for the definition), three variables related to plant community diversity. This was done using generalized additive mixed models (GAMMs) and the gamm4 package (Wood and Scheipl, 2016) with appropriate likelihood and link function, i.e. respectively a Poisson error structure with a logarithm link (species richness), a binomial error structure with a logit link (proportion of agrotolerant vs. hemerophobic species) and Gaussian error with identity link (functional diversity). The identity of the field margin was included as a random effect to account for pseudo-replication, a common issue in ecological modelling (Hurlbert, 1984). Three different models were built for the three different response variables, each including the twelve variables used in the RLQ/fourth corner analysis (i.e. ten environmental variables + day and year of observation) as potential explanatory variables. In addition, the spatial coordinates of the field margins (latitude and longitude in meters) were used to account for spatial heterogeneity that could not be properly modelled through other explanatory variables, thanks to a smooth term modelling the interaction between latitude and longitude. The degree of freedom of this smoother modelling spatial heterogeneity was left unconstrained (contrary to other covariates, see below). Local habitat structure, number of management events and year were considered as parametric coefficients, while soil pH, soil organic matter, percentage of non-arable patches, field size, field margin width, N-Fertilization, TFI herbicides, TFI insecticides were considered as smooth terms with a limited degree of freedom ($k = 5$) to avoid overfitting. Correlations for all pairs of variables included in the analyses were well below the threshold of 0.7 (Burnham and Anderson, 2002; Freckleton, 2011, see Appendix C in Supplementary materials). All explanatory variables (except spatial coordinates) were scaled to facilitate the estimation of parameters and their interpretation (Schielzeth, 2010). Residuals were visually inspected to detect trends that could bias estimates but all assumptions of GAMMs were met. Besides examining the relationship with detailed in-field practices, we also compared *S*, S_A, S_H and *FD* between conventional and organic field margins with Wilcoxon tests.

Functional diversity was computed using the package BAT (Cardoso et al., 2015) and the functional diversity index introduced by Cardoso et al. (2014), which is the total branch length of a functional tree linking all species present. We used the Hill and Smith analysis previously performed for the RLQ analysis on the Q table (traits). The first two axes were conserved and a functional tree was built on the basis of the Euclidean distance between species in the trait multivariate space and Ward's clustering algorithm. Low functional diversity characterizes communities composed of closely related species in the trait functional space, while high functional diversity is indicative of communities with species occupying distinct and distant positions in the trait multivariate space.

3. Results

3.1. Impact of environmental conditions and management practices on functional composition

The first two axes of the RLQ accounted for 75.1% of the total inertia (61.2 and 13.9% respectively, Fig. 2). The Permutation tests indicated that the environment influences the distribution of species with fixed traits (Model 2, $P < 0.001$ based on 999 permutations) and that the traits influence the composition of species assemblages found in samples with given environmental conditions (Model 4, $P < 0.001$ based on 999 permutations). The first two RLQ axes accounted for most of the variance of the corresponding axes in the separate analyses of environmental descriptors (85.1% for the Hill and Smith analysis of the R-table) and species traits (76.8% for the Hill and Smith analysis of the Q-table), which demonstrates the strength of the link between environmental filters (including management practices) and plant species traits in field margins.

The first RLQ axis discriminated sites according to a double gradient, related to landscape diversity and soil resources (Fig. 2, Table 2). The proportion of non-arable land, the presence of a ditch, or both a ditch and a hedge within 5 m from the field margins as well as margin width were negatively correlated with axis 1. Soil pH and clay textures were positively correlated with axis 1. The second axis discriminated sites according to an agricultural intensification gradient with positive loadings associated with high herbicides use, high nitrogen fertilization level and large field size together with a high number of management events in the field margin (Fig. 2, Table 2). Soil organic matter was also positively correlated with this second axis. Regarding species traits, the first axis was best correlated with traits related to the competition/disturbance trade-off: perennial, shade-tolerant species with high requirement for soil moisture (Ellenberg-H) were preferentially associated with negative loadings and opposed to annuals, drought tolerant and light-demanding (Ellenberg-L) species. On the second axis, species with rapid resource acquisition syndrome were on positive loadings associated with short height at maturity, early flowering, high SLA and high Ellenberg indicator values for nitrogen, while species with opposed features, pollinated by insects and dispersed by animals were on negative loadings.

When applying the fourth corner analysis, among the 208 possible combinations of bivariate associations between traits and environmental variables, 42 were found significant (significance level $\alpha = 0.05$, Fig. 3a). When *P* values were adjusted for multiple testing, 13 associations remained significant (Fig. 3b). Annuals were negatively associated with margin width ($r = 0.053$, $P_{adj} = 0.030$), and observation date ($r = -0.158$, $P_{adj} = 0.010$), while perennials showed the opposite association, and were also associated with field margins with ditches ($F = 4807$, $P_{adj} = 0.030$). Plant height at maturity was negatively correlated with the number of field margin management events ($r = -0.068$, $P_{adj} = 0.010$), positively associated with the presence of ditches ($r = 0.091$, $P_{adj} = 0.010$) and negatively associated with margins with no hedge or ditch beside ($r = -0.073$, $P_{adj} = 0.010$). Ellenberg indicator values for light was positively associated with margin with no hedge or ditch ($r = 0.072$, $P_{adj} = 0.030$), and negatively related to soil organic matter content ($r = -0.083$, $P_{adj} = 0.010$). Ellenberg indicator values for soil moisture was negatively associated with soil pH ($r = -0.123$, $P_{adj} = 0.010$) and positively correlated with date of observation ($r = 0.100$, $P_{adj} = 0.030$). Finally, Ellenberg indicator values for nitrogen was positively correlated with the level of N fertilization ($r = 0.062$, $P_{adj} = 0.029$).

Testing directly the link between RLQ axes and traits or environment (Fig. 4) showed that RLQ axis 1 was negatively correlated with soil organic matter, high proportion of non-arable habitats in the landscape, field margin width, presence of ditches, or ditches and hedges and date of observation. RLQ axis 1 was positively associated with soil pH, number of management events on the margin, and absence of ditches or hedges. Species associated with these regularly managed, narrow field margins on high soil pH in arable-dominated landscapes were heliophilous and drought resistant annuals, while shade-tolerant, hygrophilous perennials were associated with large field margins on soil with elevated organic matter and presence of ditches and/or hedges in more diversified landscapes. The second RLQ axis significantly opposed sites according to soil organic matter, field size, number of field margin management events and level of N-fertilization. Communities found in field margins with little management, adjacent to small-sized fields with low N-fertilization input and low organic matter content contained oligotrophic species as well as a higher proportion of insect-pollinated and animal-dispersed plants.

The median of agrotolerant species was significantly different from the median of hemerophobic species both on RLQ axis 1 and axis 2, with higher values on both axes for agrotolerant species (Fig. 5), i.e. agrotolerant species were associated with disturbed field margins (RLQ axis 1) adjacent to fields with intensive farming practices (RLQ axis 2). The position of field margins adjacent to conventional fields was not

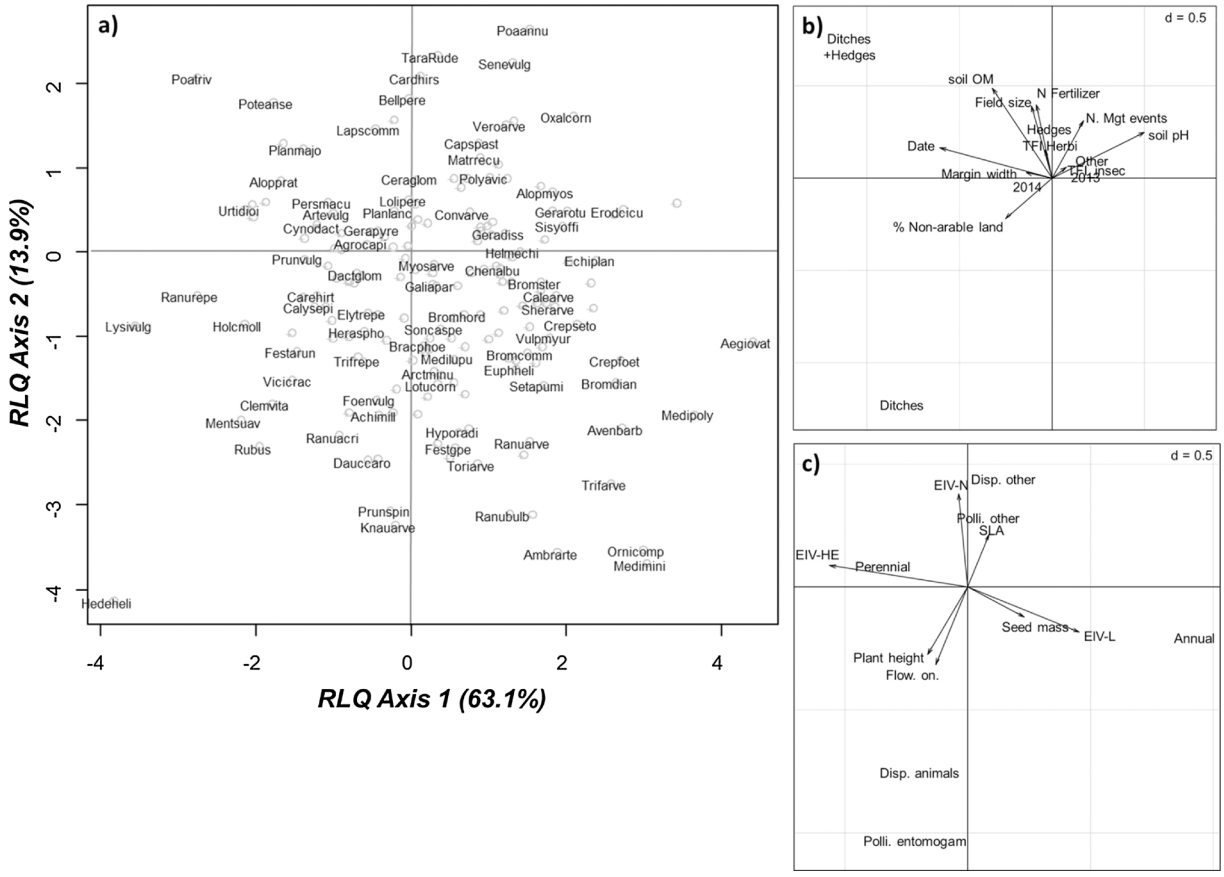


Fig. 2. Results of the first two axes of the RLQ analysis: (a) scores of species, (b) coefficients for environmental variables, and (c) traits. The values of *d* give the grid size. Codes for variables and traits are given in Tables 1 and 2; codes for species in Appendix B in Supplementary materials.

different from those adjacent to organic fields on RLQ axis 1 but they were significantly higher on RLQ axis 2 (Fig. 6), which was expected because farming system (conventional vs. organic) recapitulates farming practices encapsulated in RLQ axis 2 (N fertilization and pesticides).

3.2. Impact of environmental conditions and management practices on taxonomic and functional diversity

In all three generalized additive mixed models (whose adjusted R^2 values were 0.34, 0.31 and 0.30 for species richness, relative proportion of agrotolerant species and functional diversity respectively), the spatial term absorbed a lot of the deviance by delimiting areas with contrasting spatial structure for the response variable (see Appendix D in Supplementary materials). In addition to these spatial effects, species richness in field margins decreased linearly with increasing field size (Chi sq. = 12.83, $P < 0.001$) and decreasing soil organic matter (Chi sq. = 5.61, $P = 0.018$) with similar magnitude ($\beta_{Fieldsize} = -0.07 \pm 0.02$ and $\beta_{Soilorganicmatter} = 0.06 \pm 0.028$) and responded negatively to the frequency index of herbicides use, although with a lower slope ($\beta_{TFIherbicides} = -0.028 \pm 0.014$, Fig. 7a, Appendix E in Supplementary materials). Functional diversity was related similarly to these two variables: linearly with field size ($F = 12.08$, $P < 0.001$) and in a slightly non-linear way with soil organic matter ($F = 5.91$, $P = 0.030$), with slopes of similar magnitude (see Fig. 7b). The proportion of agrotolerant relative to hemerophobic species depended on field boundary structure, with more agrotolerant species in the absence of a ditch or hedge ($z = 2.32$, $P = 0.020$). The proportion of agrotolerant species also increased with decreasing field margin width (Chi sq. = 5.33, $P = 0.021$) and increasing soil pH (Chi.sq = 4.769, $P = 0.029$), with a weaker effect for field margin width than for soil pH ($\beta_{Marginwidth} = -0.065 \pm 0.03$ and $\beta_{SoilpH} = 0.1 \pm 0.045$, Fig. 7c).

With an average of 16.53 ± 6.38 species, organic field margins were richer than conventional field margins (14.07 ± 6.61 species; Student *t*-test, $t = 3.690$, $P < 0.001$). This difference was caused mainly by hemerophobic species whose number was significantly higher in organic (9.34 ± 5.29) than in conventional (7.49 ± 4.89) field margins ($t = 3.509$, $P = 0.001$) with smaller but nonetheless significant differences regarding agrotolerant species (7.19 ± 3.24 and 6.58 ± 3.26 respectively, Student *t*-test, $t = 1.841$, $P = 0.022$). Functional diversity was also higher in organic (FD = 125.83 ± 27.69) compared with conventional field margins (FD = 114.95 ± 29.63, Student *t*-test, $t = 4.774$, $P < 0.001$).

4. Discussion

The aim of the study was to test the relationships between plant traits and environmental and management conditions in field margins, and to identify the main factors structuring field margin vegetation. The first gradient discriminating field margin vegetation at the nationwide level depended on field boundary “naturalness” (landscape diversity, field boundary structure, margin width and number of management events). The second gradient was based on the intensity of in-field management (amount of nitrogen fertilizers, field size). Field margin vegetation was thus structured by two independent gradients of disturbances and fertility. We showed that these gradients were associated with particular plant trait syndromes including life cycle duration, plant height, mode of pollination and dispersal as well as responses to light, soil moisture and nitrogen. Broad classification of species into agrotolerant versus hemerophobic species, and management practices into conventional versus organic, were also distinctly distributed on the RLQ

Table 2
List of management practices and selected traits with their abbreviations, units, basic statistics and their coordinates on the first two RLQ axes.

Environmental Variables	Mean (Min-Max) or counts	RLQ axis 1	RLQ axis 2
Soil			
Soil pH and texture gradient (soil pH)	6.89 (5.39–7.83)	0.501	0.248
Soil organic matter (soil OM) (ppm)	19.08 (5.71–53.29)	−0.322	0.486
Landscape			
Non-arable land [%]	16.68 (0–90.16)	−0.253	−0.218
Field size [ha]	7.47 (0.005–40)	−0.112	0.391
Boundary type			
Ditch	n = 46	−0.812	−1.169
Ditch and hedge	n = 12	−1.012	0.738
Hedge	n = 49	−0.036	0.250
Other boundary type	n = 323	0.170	0.118
Field Margin			
Margin width [m]	3.13 (1–10)	−0.141	0.029
Number of management events (N. Mgt events)	1.18 (1–3)	0.171	0.311
In-field farming practices			
Nitrogen fertilizer input in field (N Fertilizer) [kg ha^{-1} year^{-1}]	119.17 (0–500)	−0.083	0.397
TFI Herbicides (TFI Herbi)	0.94 (0–3)	−0.037	0.156
TFI Insecticides (TFI Insec)	0.21 (0–3.90)	0.078	0.059
Temporal variables			
Date (number of days since January 1st)	175 (116–276)	−0.607	0.165
Year 2013	n = 430	0.101	0.024
Year 2014	n = 430	−0.102	−0.024
Traits			
Lifeform			
Annual	n = 84	0.915	−0.281
Perennial	n = 102	−0.388	0.119
Plant height [cm]	122.18 (20–3000)	−0.170	−0.493
Seed mass [mg]	5.09 (0.02–193.6)	0.225	−0.313
Specific Leaf Area (SLA) [mm^2 mg^{-1}]	26.19 (6.50–53.68)	0.096	0.194
Flowering onset (Flow. On.)	5.11 (1–9)	−0.138	−0.375
Pollination mode (Polli.)			
Entomogamous	n = 60	−0.247	−0.646
Other (wind, water, autogamous)	n = 126	0.064	0.170
Mode of dispersal (Disp.)			
By animals	n = 77	−0.242	−0.689
By other means	n = 109	0.143	0.407
Ellenberg indicator values for Light (EIV-L)	7.20 (4–9)	0.422	−0.057
Ellenberg indicator values for soil moisture (EIV-H)	4.78 (1–8)	−0.554	0.154
Ellenberg indicator values for nitrogen (EIV-N)	6.24 (1–9)	−0.026	0.172

axes showing the consistency of these groupings. Species richness and functional diversity were primarily correlated with landscape heterogeneity (field size) and abiotic factors (soil organic matter), with species richness also decreasing with the frequency index of herbicides use. The relative proportion of agrotolerant versus hemerophobic species changed with soil pH and was also related to more local factors such as margin width and field boundary structure.

4.1. Disturbances gradient and naturalness of field margins

The level of disturbances incurred by field margins via direct management appeared as the main factor structuring the functional composition of the vegetation. As expected, it opposed small annual agrotolerant species in narrow, frequently managed margins to taller perennial hemerophobic species in wider, less frequently managed margins. The accumulation of recurring disturbances such as mowing can create bare soil for colonization and transient establishment of annual species able to use resources rapidly (Kleijn, 1997).

In our dataset, this gradient of disturbance was also correlated with the proportion of non-arable crop habitats in the landscape and with the diversity of the field boundary structure, especially the presence of ditches and/or hedges. The combination of these local and landscape elements creates a diversity of environmental conditions that is suitable for various hemerophobic species. Hence, the above-mentioned factors generate a gradient from moist and shady conditions (i.e. ditch verges with tree layer) with hygrophilous and shade-tolerant species typical of wetlands such as *Lysimachia vulgaris* or *Mentha suaveolens*, to open dry conditions (i.e. open road verges) with heliophilous and drought tolerant species (*Erodium cicutarium*, *Echium plantagineum*). Our study confirms the importance of this gradient in a different context (Western Europe) and at a wider spatial scale, similarly to the gradient observed in a region of Estonia (Aavik et al., 2008, Aavik and Liira, 2010).

This double gradient of boundary management intensity and naturalness was not related to a gradient of species richness but it did influence the richness of agrotolerant and hemerophobic species. General theory concerning diversity-area relations predicts that larger margins will support richer communities. Our standardized protocol measuring species richness on 10m^2 equidistant from the field and the adjacent habitat excludes this type of effect (that may however still exist on the larger landscape level). Instead, the width of the field margin determines higher buffering capacities relative to within field practices (De Cauwer et al., 2006) and higher environmental quality in the interior of the margin (Aavik and Liira, 2010). Thus it is not surprising that species richness on the whole was unaffected by field margin width, while as expected, more agrotolerant species were observed on narrow margins which reflects the higher influence of in-field management practices in this type of margins. Conventional and organic field margins were not different on this gradient, which suggests that some field margins of organic farms can be managed intensively (e.g., field margins next to roads, managed by regional or local authorities), while conversely some conventional farmers maintain margins with diversified local habitat structure.

4.2. Resource gradient associated with agricultural intensification and non-intended effects of in-field practices

The second structuring factor was related to in-field practices (fertilization, herbicides), field size and again the frequency of field margin management. It opposes small-sized nitrophilous species, with early flowering and rapid acquisition resource capacity (SLA) in margins of large, intensively managed crop fields, to taller, later flowering and less nitrogen-demanding species with slower resource acquisition in smaller, less intensively managed crop fields. Specific bivariate association between practices and species traits showed that this gradient was mainly driven by the dose of in-field nitrogen fertilizers and the proportion of nitrophilous species. Contrary to our expectations, we did not find any particular traits associated with more intensive uses of herbicides within the field. However, there was a significant negative effect of the frequency index of herbicide use within the field on species richness in the field margin. This result is consistent with several fine scale experiments that showed a delayed flowering onset and a reduced flower number for plants exposed to herbicide drift at ~1% of the field application rate (Bohnenblust et al., 2016) or a reduction of species richness in plant communities exposed to increasing doses of glyphosate applied at drift levels, from 0 to 25% of the counselled rate (Pellissier et al., 2014). Decreased species richness combined with an absence of effects on functional diversity or composition suggests that the loss of species due to the intensity of herbicide use is not determined by the ten traits used in our classification. Other traits such as plant morphology or leaf surface traits, including cuticle characteristics, hairiness (e.g. density of trichomes), density of stomata or cell size, may be more

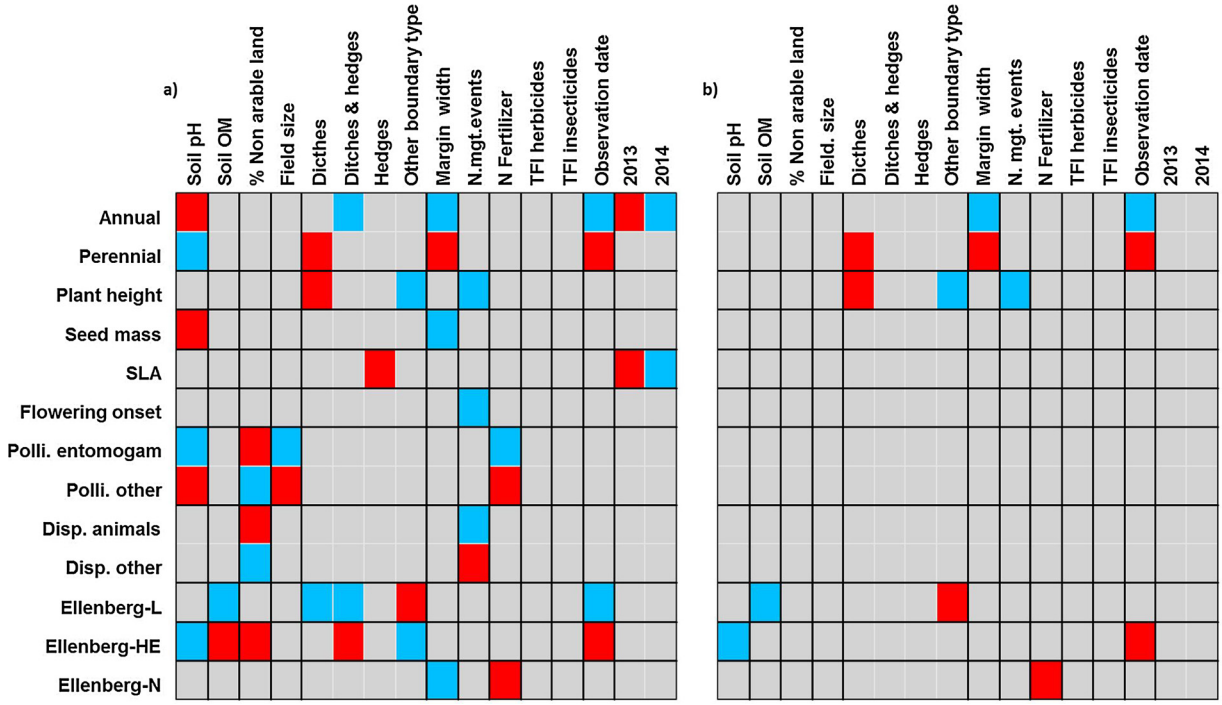


Fig. 3. Results of the fourth-corner tests. a) Significant ($P < 0.05$) positive associations are represented by red cells, and significant negative associations by blue cells. Nonsignificant associations are in grey. Black lines separate different variables; white lines separate different modalities for categorical variables. b) The same associations when *P* values were adjusted for multiple comparisons using the false discovery rate procedure. Codes for traits and variables are given in Tables 1 and 2. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

relevant for sensitivity to herbicides, as they are related to the wetting and the penetration of foliar applied herbicides and therefore their bioavailability within the plant (Gaba et al., 2017). Alternatively, opposite responses of plant traits, such as height or SLA, to herbicides vs. fertilizers (Pellissier et al., 2014) may have hampered our ability to detect trait-based changes in community composition.

The effect of nitrogen fertilizer input to the crop on the richness or composition of the vegetation of field margin has been reported previously (e.g., Kleijn and Verbeek, 2000; Pellissier et al., 2014) and this drift was also confirmed in our study. In addition to earlier studies, the fourth corner test in our study demonstrates the direct link between the abundance of high-nitrogen demanding species (species with high Ellenberg-N values) in the field margin and the amount of nitrogen fertilizer applied within the field. This suggests a strong shift in species composition following higher resource supply. However, contrary to other studies, the high levels of fertilization were not associated with a decrease in species richness. The expected negative relationship between fertility and species richness (Tilman, 1993) is attributable both to increased living biomass and litter accumulation that reduce light to very low levels and thus inhibit germination and/or survival of

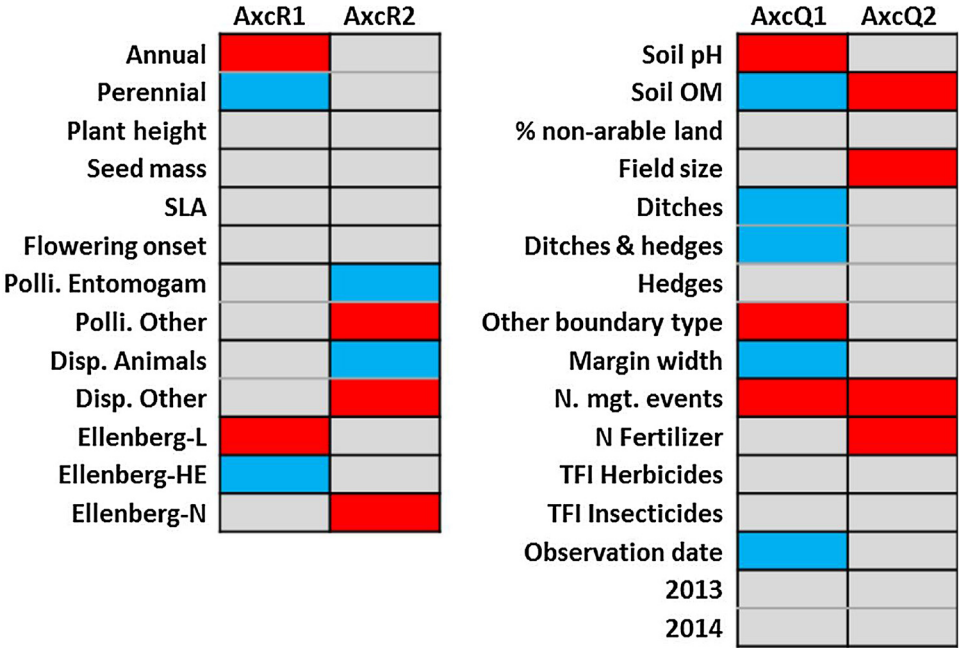


Fig. 4. a) Fourth-corner tests between the first two RLQ axes for environmental gradients (AxcR1/AxcR2) and traits. (b) Fourth-corner tests between the first two RLQ axes for trait syndromes (AxQ1 and AxQ2) and environmental variables. Positive significant associations are represented by red cells, and negative significant associations by blue cells. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

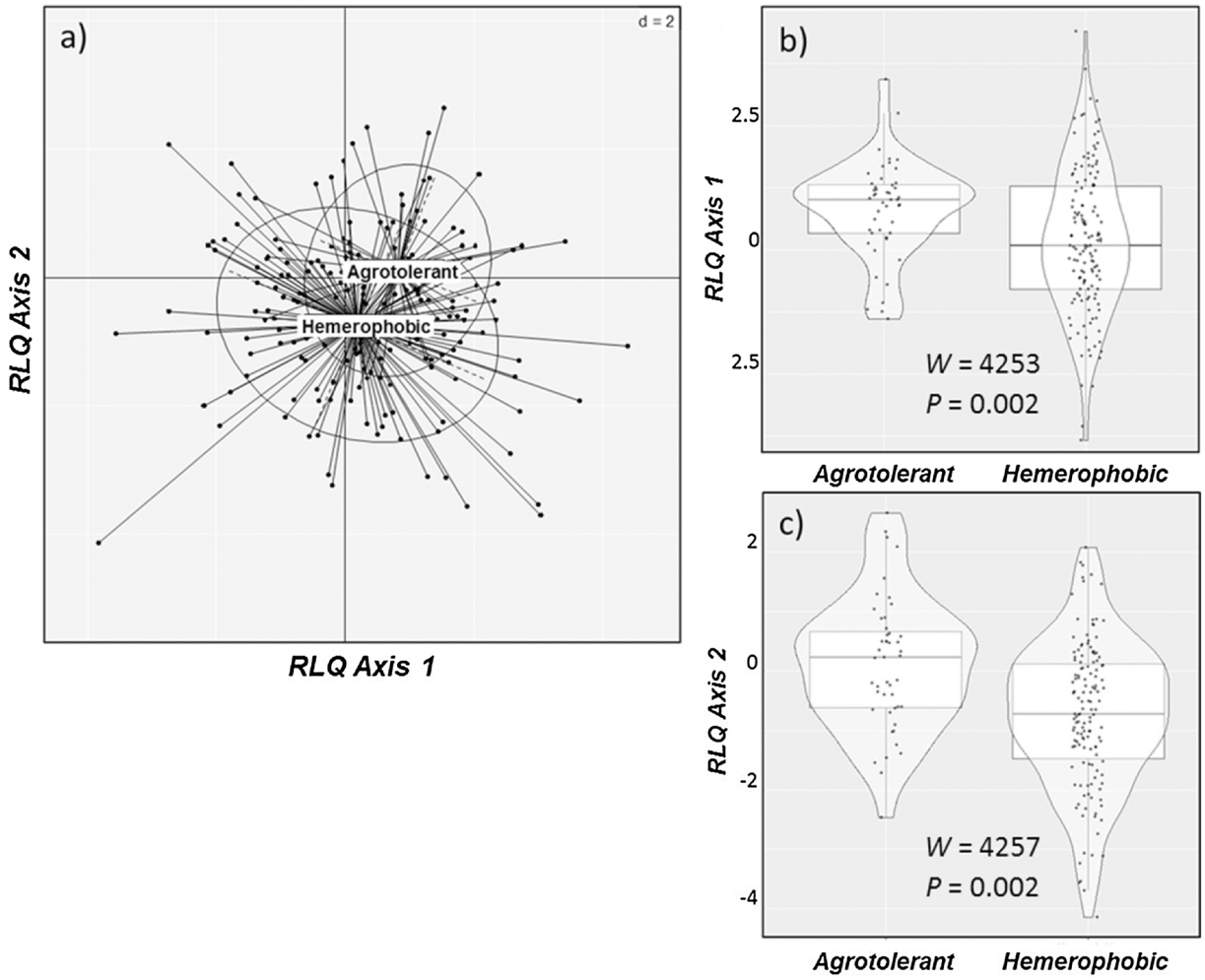


Fig. 5. a) Projection of agrotolerant versus hemerophobic species as supplementary variables in the RLQ analysis. The value of *d* gives the grid size. Comparison of the distribution of agrotolerant versus hemerophobic species on b) RLQ axis 1 and c) RLQ axis 2. The values of Wilcoxon test statistic *W* and the associated *P*-values are provided on the graphs.

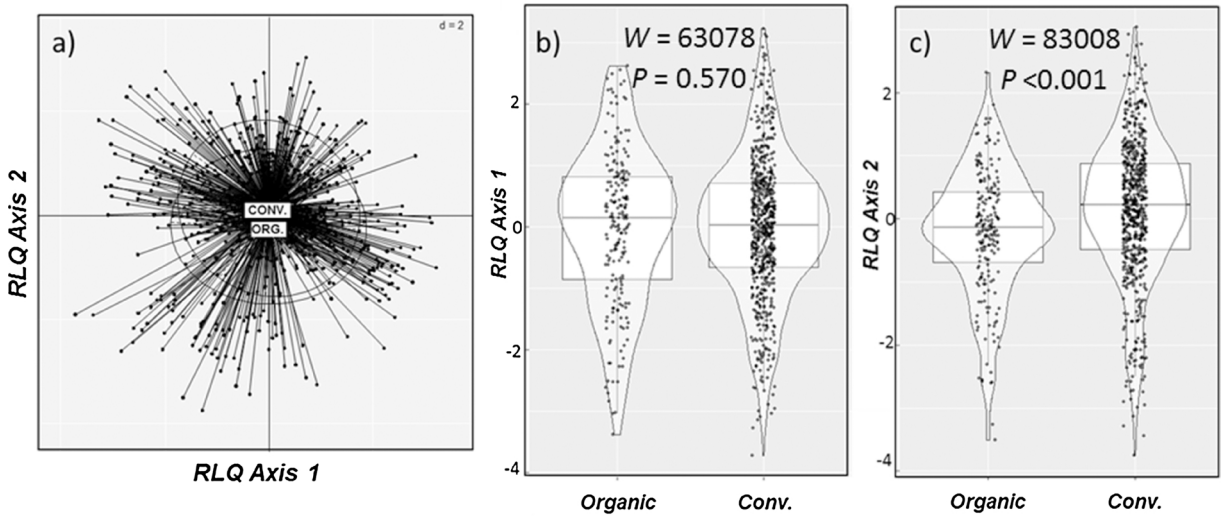


Fig. 6. a) Projection of organic versus conventional field margin strips as supplementary variables in the RLQ analysis. The value of *d* gives the grid size. Comparison of the distribution of organic (org.) versus conventional (conv.) field margin strips on b) RLQ axis 1 and c) RLQ axis 2 The values of Wilcoxon test statistic *W* and the associated *P*-values are provided on the graphs.

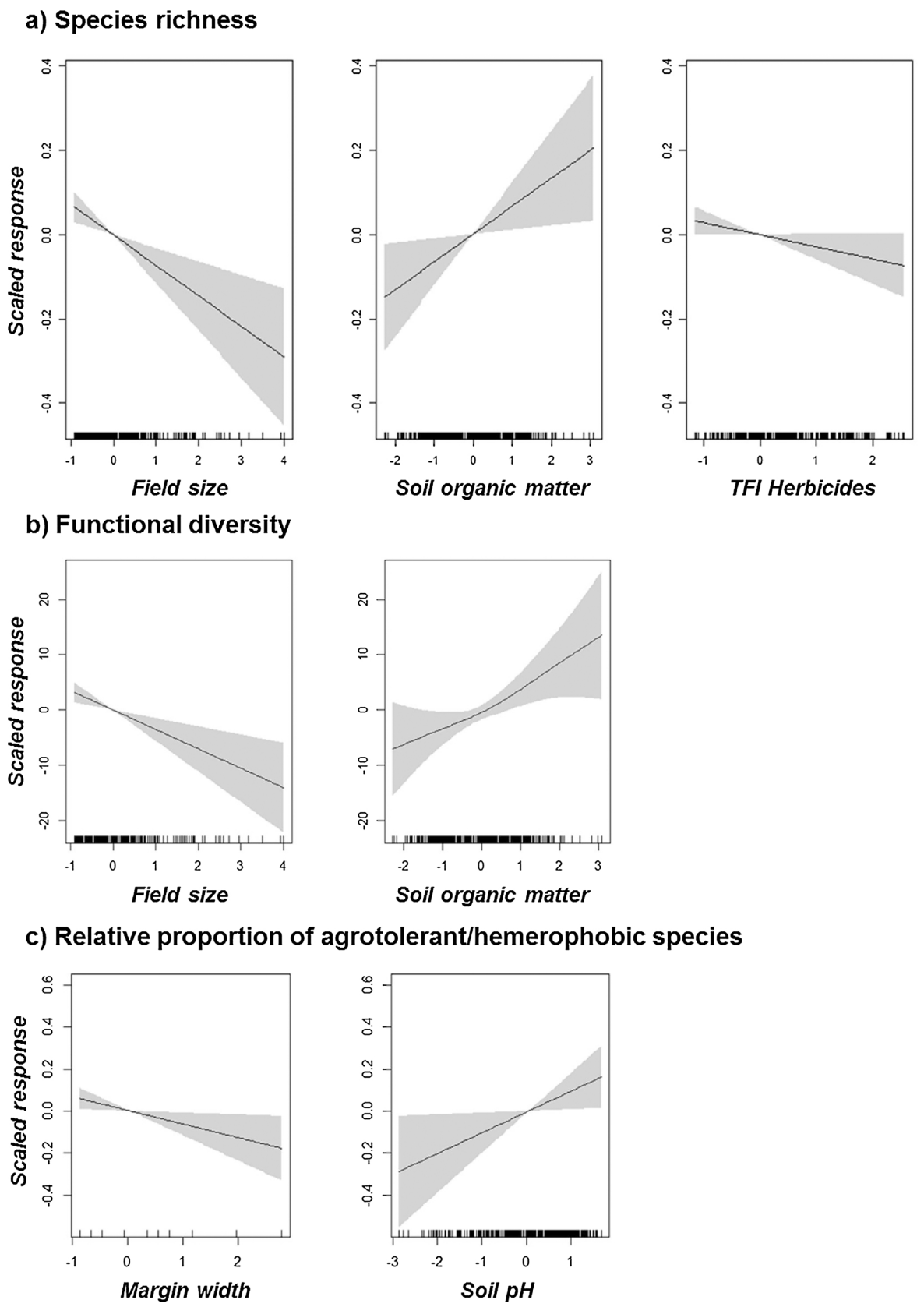


Fig. 7. Scaled response of a) species richness, b) functional diversity and c) proportion of agrotolerant species to significant continuous variables identified in Generalized Additive Mixed Models (see Appendix E in Supplementary materials). TFI herbicides = Treatment frequency index of herbicides.

seedlings, and decrease rates of establishment of new species (Foster and Gross, 1998). The same processes are at play in arable field margins where higher nutrient application levels on the field generally increases field margin biomass (Kleijn, 1996). However, disturbances created by field margin direct management can maintain gaps with less competitive annual species. Overall, the larger area covered by our study (the whole of metropolitan France) compared to previous field boundary studies, showed that species richness depends primarily on the natural soil trophic gradient, which opposes species rich communities on organic-rich acidic soils, versus poorer communities on organic-poor basic clay soils (Manhoudt et al., 2007).

Species depending on animals for their reproduction (obligate entomogamous species) or for their dispersal (zoochorous species) were associated with smaller less intensively managed fields in landscapes with a high proportion of non-arable habitats. Several processes may be at play, which are difficult to disentangle. Small fields mean higher configurational heterogeneity of landscapes (Fahrig et al., 2011) with more numerous linear elements that can act as corridors needed for the stability of some animal populations (Marshall and Moonen, 2002; Molina et al., 2014). The higher proportion of non-arable habitats has also been shown to favour animal diversity in agricultural landscapes (Weibull et al., 2000) through dispersal from these habitats to field margins. More generally, the negative link of plants depending on animals with RLQ axis 2 suggests that the absence of these species could be a consequence of agricultural intensification. According to the fourth corner analysis none of the within field practices of the contemporary years (dose of nitrogen fertilizer, intensity of herbicides or insecticides use) were related to the presence of this group of species. However, the strong link of dispersal and pollination modes with RLQ axis 2 (related to agricultural intensification) might suggest that the presence/absence of entomogamous and animal-dispersed species is rather a result of the interactions of cumulative management practices over several years and their interactions with large scale factors (field size, landscape, Roschewitz et al., 2005).

Relative proportion of agrotolerant and hemerophobic species could not be directly related to one of these agricultural intensification factors. However, the distribution of agrotolerant species was clearly more associated with positive values of RLQ axis 2 which means a response to a combination of high input of agrochemicals (fertilizer, herbicides) and large field size. Our general result on this agricultural intensification axis is consistent with previous studies showing that among agrochemicals, the effect of fertilizers on plant community composition in field margins is always stronger than the effect of herbicides (Kleijn and Snoeijing, 1997).

4.3. Implications for management of biodiversity in field margins

It is recognized that species richness is not necessarily the most suitable indicator of healthy field margins because some species are known to respond positively to disturbances and/or excess of nitrogen fertilizers. Following that idea, Aavik and Liira (2009) introduced a classification in two groups, agrotolerant species and hemerophobic species, on the basis of their capacity to persist in arable fields with modern cultivation practices (i.e., present in more than 10% of the agricultural fields of the studied region). With our trait-based approach that links directly environmental conditions and plant traits, we can confirm the utility of this broad classification and characterize the functional profile of species associated with undisturbed field margins adjacent to low input fields. Our RLQ axes reflect two independent dimensions of field margin disturbances (axis 1) and agricultural intensification (axis 2). The position of agrotolerant and hemerophobic species on these two axes is consistent with what was expected. Therefore one can identify factors promoting hemerophobic species. On the whole, their presence increases with field margin width, presence of semi-natural elements such as ditches and hedges, high proportion of non-arable land, small field size, low number of management events and low amounts of nitrogen fertilizer input. Associated traits include species with a perennial life cycle, a high stature at maturity, low nitrogen requirements, pollination by insects and dispersion by animals. As found in previous studies (e.g. Bengtsson et al., 2005 for a review), organic field margins have higher species richness than conventional field margins. Interestingly, the higher species richness in organic field margins is due, at 75%, to a higher number of hemerophobic species. Differences on the RLQ trait-environment multivariate space showed that organic field margins differed from conventional field margins on the agricultural intensification axis with fewer nitrogen-demanding species, more insect-pollinated species and more animal-dispersed species.

5. Conclusions

With the aim of detecting non-intended effects of agrochemicals on non-targeted plants, our study highlighted that the composition and the diversity of vegetation in arable field margins were primarily driven by the direct field margin management and by landscape factors. However, among farming practices, distinct non-intended effects of fertilization and herbicides were highlighted. The level of nitrogen fertilizers had the strongest effects on the functional composition of field margin vegetation with a change toward more nutrient-demanding species, while the intensity of herbicides use was related to a slight decrease in species richness with no effects on functional composition or diversity. A better understanding of the effect of herbicide drift on non-target plant communities will require a finer characterization of herbicides modes of action, as well as data on species traits related to herbicides sensitivity, which will be the aim of further analyses.

Acknowledgements

The 500 ENI network is developed by the French Ministry of Agriculture under the Ecophyto framework with funding from the Agence Française de la Biodiversité. We thank all the people that have collected the data in the field, the farmers who provided information on their practices as well as all the people involved in the coordination of the network: Camila Andrade (MNHN), Jérôme Jullien (DGAL-Ministry of Agriculture), Nicolas Lenne (DGAL-Ministry of Agriculture), Pascal Monestiez (INRA) and the GT Stats 500 ENI. We also thank Marie Carles and Gérard Balent (INRA) for providing the landscape composition metrics and Jon Marshall and one anonymous reviewer for their constructive comments that helped us improving the manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021.

References

Aavik, T., Liira, J., 2009. Agrotolerant and high nature-value species—plant biodiversity indicator groups in agroecosystems. Ecol. Indic. 9, 892–901.
Aavik, T., Liira, J., 2010. Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. Agric. Ecosyst. Environ. 135, 178–186.
Aavik, T., Augenstein, I., Bailey, D., Herzog, F., Zobel, M., Liira, J., 2008. What is the role of local landscape structure in the vegetation composition of field boundaries? Appl. Veg. Sci. 11, 375–386.
Alignier, A., Baudry, J., 2015. Changes in management practices over time explain most variation in vegetation of field margins in Brittany France. Agric. Ecosyst. Environ. 211, 164–172.
Alignier, A., 2018. Two decades of change in a field margin vegetation metacommunity as a result of field margin structure and management practice changes. Agric. Ecosyst. Environ. 251, 1–10.
Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Barhen, A., Chadoeuf, J., Cilly, D., Cluzeau, D., Fried, G., Goulard, M., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J. and Monestiez, P. A nation-wide, long-term monitoring program to assess biodiversity response to the use of agrochemicals in farmlands (in prep.).
Bassa, M., Boutin, C., Chamorro, L., Sans, F.X., 2011. Effects of farming management and

landscape heterogeneity on plant species composition of Mediterranean field boundaries. Agric. Ecosyst. Environ. 141, 455–460.
Bengtsson, J., Ahnström, J., Weibull, A.C., 2005. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance: a meta-analysis. J. Appl. Ecol. 42, 261–269.
Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. Journal of the royal statistical society. Series B (Methodological) 289–300.
Benton, T.G., Bryant, D.M., Cole, L., Crick, H.Q., 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. J. Appl. Ecol. 39, 673–687.
Bohnenblust, E.W., Vaudo, A.D., Egan, J.F., Mortensen, D.A., Tooker, J.F., 2016. Effects of the herbicide dicamba on nontarget plants and pollinator visitation. Environ. Toxicol. Chem. 35, 144–151.
Boutin, C., Jobin, B., 1998. Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. Ecol. Appl. 8, 544–557.
Brittain, C., Potts, S.G., 2011. The potential impacts of insecticides on the life-history traits of bees and the consequences for pollination. Basic Appl. Ecol. 12, 321–331.
Burnham, K., Anderson, D., 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach. Springer, New York.
Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P.A.V., Carvalho, J.C., 2014. A new frontier in biodiversity inventory: a proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. Methods Ecol. Evol. 5, 452–461.
Cardoso, P., Rigal, F., Carvalho, J.C., 2015. BAT − Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity. Methods Ecol. Evol. 6, 232–236.
Chaudron, C., Perronne, R., Di Pietro, F., 2018. Functional response of plant assemblages to management practices in road-field boundaries. Appl. Veg. Sci. 21, 33–44.
De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I., Milbau, A., 2006. Effect of margin strips on soil mineral nitrogen and plant biodiversity. Agron. Sustain. Dev. 26, 117–126.
De Snoo, G.R., Van Der Poll, R.J., 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. Agric. Ecosyst. Environ. 73, 1–6.
Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J., Champely, S., 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. Environ. Ecol. Stat. 3, 143–166.
Donald, P., Green, R., Heath, M., 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird populations. Proc. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 268, 25–29.
Douma, J., Shipley, B., Witte, J.-P., Aerts, R., Van Bodegom, P., 2012. Disturbance and resource availability act differently on the same suite of plant traits: revisiting assembly hypotheses. Ecology 93, 825–835.
Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. Ecology 89, 3400–3412.
Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S., ter Braak, C.J.F., 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. Ecology 95, 14–21.
Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. Ecol. Lett. 14, 101–112.
Foster, B.L., Gross, K.L., 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. Ecology 79, 2593–2602.
Freckleton, R.P., 2011. Dealing with collinearity in behavioural and ecological data: model averaging and the problems of measurement error. Behav. Ecol. Sociobiol. 65, 91–101.
Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. Agric. Ecosyst. Environ. 128, 68–76.
Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X., 2009. Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? Biol. Conserv. 142, 238–243.
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., Guillemin, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., Reboud, X., 2017. Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. Weed Res. 57, 123–147.
Gabriel, D., Thies, C., Tscharntke, T., 2005. Local diversity of arable weeds increases with landscape complexity. Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst. 7, 85–93.
Garnier, E., Navas, M.-L., 2012. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. Agron. Sustain. Dev. 32, 365–399.
Greaves, M.P., Marshall, E.J.P., 1987. Field margins: definitions and statistics. In: In: Way, J.M., Greig-Smith, P.J. (Eds.), Field Margins, vol. 35. British Crop Protection Council, Thornton Heath Surrey, London, pp. 3–10.
Grime, J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. J. Veg. Sci. 17, 255–260.
Halberg, N., 1999. Indicators of resource use and environmental impact for use in a decision aid for Danish livestock farmers. Agric. Ecosyst. Environ. 76, 17–30.
Hengl, T., Mendes de Jesus, J., Heuvelink, G.B.M., Ruiperez Gonzalez, M., Kilibarda, M., Blagotić, A., Shangguan, W., Wright, M.N., Geng, X., Bauer-Marschallinger, B., Guevara, M.A., Vargas, R., MacMillan, R.A., Batjes, N.H., Leenaars, J.G.B., Ribeiro, E., Wheeler, I., Mantel, S., Kempen, B., 2017. SoilGrids250m: global gridded soil information based on machine learning. PLoS One 12, e0169748.
Hill, M., Smith, A., 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. Taxon 249–255.
Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monogr. 54, 187–211.
Kleijn, D., Snoeijing, G.I.J., 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. J. Appl. Ecol. 34, 1413–1425.
Kleijn, D., Verbeek, M., 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. J. Appl. Ecol. 37, 256–266.
Kleijn, D., 1996. The use of nutrient resources form arable fields by plants in field boundaries. J. Appl. Ecol. 33, 1433–1440.
Kleijn, D., 1997. Species Richness and Weed Abundance in the Vegetation of Arable Field Boundaries. Ph.D. Thesis. Agricultural University, Wageningen.
Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Funct. Ecol. 16, 545–556.
Manhoudt, A.G.E., Visser, A.J., de Snoo, G.R., 2007. Management regimes and farming practices enhancing plant species richness on ditch banks. Agric. Ecosyst. Environ. 119, 353–358.
Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. Agric. Ecosyst. Environ. 89, 5–21.
Molina, G.A., Poggio, S.L., Ghersa, C.M., 2014. Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position. Agric. Ecosyst. Environ. 192, 135–143.
Pellissier, L., Wisz, M.S., Strandberg, B., Damgaard, C., 2014. Herbicide and fertilizers promote analogous phylogenetic responses but opposite functional responses in plant communities. Environ. Res. Lett. 9.
Petersen, S., Axelsen, J.A., Tybirk, K., Aude, E., Vestergaard, P., 2006. Effects of organic farming on field boundary vegetation in Denmark. Agric. Ecosyst. Environ. 113, 302–306.
Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. J. Appl. Ecol. 39, 157–176.
Roschewitz, I., Gabriel, D., Tscharntke, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming. J. Appl. Ecol. 42, 873–882.
Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. Methods Ecol. Evol. 1, 103–113.
Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. Oecologia 121, 432–440.
Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., De Snoo, G., Eden, P., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. J. Environ. Manage. 63, 337–365.
Tarmi, S., Helenius, J., Hyvönen, T., 2009. Importance of edaphic, spatial and management factors for plant communities of field boundaries. Agric. Ecosyst. Environ. 131, 201–206.
Tilman, D., 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? Ecology 74, 2179–2191.
Weibull, A.-C., Bengtsson, J., Nohlgren, E., 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. Ecography 23, 743–750.
Wood, S., Scheipl, F., 2016. Gamm4: Generalized Additive Mixed Models Using 'mgcv' and 'lme4'. R Package Version 0. pp. 2–4. https://CRAN.R-project.org/package=gamm4.