

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie fonctionnelle et Sciences Agronomiques

École doctorale GAIA

Centre de Biologie pour la Gestion des Populations (UMR

Impact des pratiques agricoles sur la dynamique spatio-temporelle des communautés de plantes et de coléoptères des bords de champs : approches fonctionnelles et multi-échelles

Présentée par Isis POINAS

Le 15 juin 2023

**Sous la direction de Christine MEYNARD
et Guillaume FRIED**

Devant le jury composé de

Clélia SIRAMI, Directrice de recherche, INRAE

Adrien RUSCH, Directeur de recherche, INRAE

Elena KAZAKOU, Professeure, Institut Agro Montpellier

Adam VANBERGEN, Directeur de recherche, INRAE

Christine MEYNARD, Directrice de recherche, INRAE

Guillaume FRIED, Chargé de projet de recherche, ANSES

Rapporteuse

Rapporteur

Présidente du jury

Examineur

Directrice de thèse

Directeur de thèse



**UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER**

RÉSUMÉ

L'agriculture a été une des principales causes des changements globaux ayant conduit au déclin de la biodiversité, tels que les changements d'utilisation des terres, la pollution des eaux, l'eutrophisation des milieux ou encore la dégradation des sols. Dans ce contexte, il est urgent de développer des solutions écologiques durables pour conserver la biodiversité tout en garantissant la sécurité alimentaire des populations humaines. Les bordures de champs sont un milieu d'étude privilégié pour évaluer les impacts des pratiques agricoles sur la biodiversité, car elles sont directement affectées par les pratiques agricoles appliquées aux champs cultivés adjacents, tout en servant également de refuge et de corridors de dispersion pour de nombreuses espèces. Cette thèse avait pour objectifs (i) d'évaluer la **réponse taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales des bords de champs au climat, au sol, au paysage et aux pratiques agricoles** à différentes **échelles spatiales** (résolution et étendue) et dans le **temps** (une décennie), et (ii) de mieux comprendre les influences respectives des **pratiques** et de la **flore** sur les **communautés de coléoptères**. Cette thèse s'est appuyée sur le réseau 500-ENI, qui rassemble des données agricoles ainsi que des relevés annuels de la flore et des coléoptères dans plus de 500 bordures de champs en France entre 2013 et 2021. Dans un premier temps, nous avons montré que les pratiques agricoles (herbicides, fertilisation) impactaient négativement la richesse des plantes à l'échelle locale, tandis que le climat et la diversité des cultures avaient un effet sur la richesse à des résolutions spatiales plus larges (40 et 75 km). La composition en espèces, quant à elle, était influencée par le climat à l'échelle locale, et par la fertilisation et la diversité culturelle aux résolutions plus larges. Les effets agricoles étaient plus facilement détectés à une étendue régionale que nationale et variaient selon la région biogéographique considérée. Sur une décennie, nous avons démontré que les tendances climatiques confirmaient les attendus du changement climatique en cours (augmentation des températures, diminution de l'humidité des sols), tandis que l'intensité des pratiques agricoles n'avait pas évolué sur cette période (des changements interannuels variés, mais pas de tendance temporelle). Nous avons donc pu observer des changements de la composition fonctionnelle des communautés de plantes en réponse au changement climatique, par une sélection d'espèces adaptées à des températures élevées et à la sécheresse. En raison de compromis fonctionnels, ces espèces étaient également plus sensibles aux pratiques agricoles intensives (stratégie conservatrice et stress-

tolérance). Pour finir, nous avons constaté que les impacts du labour et de l'usage des pesticides sur les communautés de coléoptères étaient majoritairement indirects, passant par un effet sur la végétation. L'articulation entre le réseau 500-ENI et un réseau de vignes local a révélé que les impacts agricoles différaient selon le groupe écologique et le régime trophique des coléoptères. Les perturbations agricoles étaient globalement néfastes mais pouvaient se montrer favorables à certains groupes, tels que les prédateurs. L'enherbement géré par pâturage était la pratique la plus bénéfique pour la diversité des espèces et des régimes trophiques. Cette thèse invite à reconsidérer **l'importance des effets agricoles à une échelle plus large**, mais aussi à adapter le cadre réglementaire aux **spécificités régionales**. Le maintien d'une **agriculture intensive** combiné au **changement climatique** actuel représente un **risque majeur pour la diversité fonctionnelle des assemblages floristiques**. Certaines pratiques de gestion, telles que le non-labour et l'agriculture biologique, pourraient aider à préserver des communautés de plantes et de coléoptères plus diverses, ainsi que les services écosystémiques qu'elles fournissent.

Mots-clés: Ecologie des communautés; Pratiques agricoles; Bordures de champs; Plantes; Coléoptères

ABSTRACT

Agriculture has been one of the main drivers of global changes that led to the decline of biodiversity, such as land use changes, water pollution, eutrophication and soil degradation. In this context, it is urgent to develop sustainable ecological solutions to conserve biodiversity while ensuring food security for human populations. Field margins are a privileged study environment to assess the impacts of agricultural practices on biodiversity, as they are directly affected by agricultural practices applied to adjacent cultivated fields, while also providing refuge and dispersal corridors for many species. The objectives of this thesis were (i) to assess the **taxonomic and functional response of field margin plant communities to climate, soil, landscape, and agricultural practices** at different **spatial scales** (resolution and extent) and over **time** (a decade), and (ii) to better understand the respective influences of **practices** and **flora** on **beetle communities**. This thesis relied on the 500-ENI network, which integrates agricultural data as well as annual surveys of flora and beetles in more than 500 field margins in France between 2013 and 2021. First, we showed that agricultural practices (herbicides, fertilization) had a negative impact on plant richness at the local scale, while climate and crop diversity affected richness at larger spatial resolutions (40 and 75 km). Species composition, in contrast, was influenced by climate at the local scale, and by fertilization and crop diversity at broader resolutions. Agricultural effects were more easily detected at a regional rather than national extent and varied according to the biogeographic region. Over a decade, we demonstrated that climate trends confirmed the expectations of ongoing climate change (increasing temperatures, decreasing soil moisture), while the intensity of agricultural practices did not change over this period (various interannual changes, but no temporal trend). We were thus able to observe changes in the functional composition of plant communities in response to climate change, through selection of species adapted to high temperatures and drought. Due to functional trade-offs, these species were also more sensitive to intensive agricultural practices (conservative strategy and stress-tolerance). Finally, we found that the impacts of tillage and pesticide use on beetle communities were mostly indirect, through an effect on vegetation. Linking the 500-ENI network to a local vineyard network revealed that agricultural impacts differed according to beetle ecological group and diet. Agricultural disturbances were generally detrimental but could be beneficial to some groups, such as predators. Vegetation managed by grazing was the most beneficial

practice for diversity of species and food regimes. This thesis calls for reconsidering the **importance of agricultural effects at a broader scale**, but also for adapting the regulatory framework to **regional specificities**. The maintenance of **intensive agriculture** combined with current **climate change** represents a **major risk to the functional diversity of floristic assemblages**. Some management practices, such as no-till and organic farming, could help preserve more diverse plant and beetle communities and the ecosystem services they provide.

Key-words: Community ecology; Agricultural practices; Field margins; Plants; Beetles

AVANT-PROPOS

Cette thèse a été conduite du 16 mars 2020 au 15 juin 2023 au sein de l'UMR 1062 (Centre de Biologie pour la Gestion des Populations) et a bénéficié d'un financement par :

- L'INRAE au travers de l'attribution d'une demi-bourse doctorale
- L'ANSES au travers de l'attribution d'une demi-bourse doctorale

Le manuscrit se présente en trois chapitres, dont chacun constitue un article déjà soumis ou au stade juste avant soumission. En Annexe, je présente un papier pour lequel j'ai contribué à la conceptualisation et la relecture et dont je suis co-auteurice.

REMERCIEMENTS

Je me suis longtemps demandée comment j'allais commencer cette partie et c'est avec un immense plaisir que je m'y attelle, non sans une certaine frustration car il est vrai qu'on ne remercie jamais assez !

Toute ma gratitude va à l'ensemble des personnes qui ont participé de près ou de loin à cette aventure intellectuelle avec moi. Que vous ayez été à mes côtés tout au long de ces trois années, ou que notre collaboration se soit limitée à un échange de mails, votre soutien, votre générosité, votre expertise ou encore votre amitié ont été essentiels à la réalisation de ce travail. Sans vous, rien de tout cela n'aurait été possible.

Je remercie tout d'abord les membres du jury (**Elena Kazakou, Adrien Rusch, Clélia Sirami et Adam Vanberghen**) qui ont accepté de consacrer une partie de leur temps précieux et de leur expertise à l'évaluation de ce travail de recherche.

Je remercie également les membres de mon comité de thèse (**Emmanuelle Porcher, Vincent Devictor, Stéphane Dray, Julien Haran et Carine Brouat**), pour leurs précieux conseils qui m'ont permis de progresser dans ma réflexion et d'orienter ma recherche dans la bonne direction.

Je remercie mes encadrants pour leur confiance, leur soutien, leur enthousiasme pour mes travaux, ainsi que pour leur grande disponibilité tout au long de cette thèse. Vous avez su harmonieusement combiner vos différents regards scientifiques pour m'aider à avancer avec justesse.

Christine, tu as été un modèle d'exigence intellectuelle, de rigueur et de patience, sans lesquelles ce travail n'aurait pas atteint une telle qualité. Tes connaissances méthodologiques et théoriques ont été d'une grande aide et tu as su me guider tout au long de ma thèse dans le monde labyrinthique de la recherche.

Guillaume, ton œil d'expert botaniste, tes connaissances en agroécologie et ton regard historique sur le réseau 500-ENI ont apporté une perspective unique à cette thèse et m'ont évité de tomber dans l'écueil de la surinterprétation. Tu as aussi une capacité surnaturelle à

garder le sourire en toutes circonstances, y compris quand il s'agit de se lever aux aurores, d'essuyer une pluie désolante, de creuser des trous dans de la terre-béton, et d'identifier des plantes d'une banalité affligeante. J'ai percé ton secret, tu es une espèce rare à stratégie stress-tolérante.

J'aimerais également remercier toutes les personnes ayant contribué au fonctionnement du réseau 500-ENI, sans qui ce travail n'aurait pas été possible. Je vous suis reconnaissante d'avoir pu mener à bien cette expérience humaine et scientifique de plus de 10 ans. Votre engagement et votre contribution ont été déterminants dans la réussite du réseau, dont la pertinence scientifique prend tout son sens dans le contexte actuel.

Je tiens à remercier tout particulièrement les **agriculteurs** du réseau et les **viticulteurs** du Montpelliérais qui nous ont permis de prospecter dans leurs parcelles. Leur gentillesse et leur coopération ont été exemplaires. Je ne saurais oublier de mentionner **Samuel Masse**, dont l'intérêt porté à nos recherches et son engagement en faveur de pratiques viticoles durables et respectueuses de l'environnement sont sources d'inspiration et d'optimisme.

Mon espoir le plus sincère est que les résultats présentés dans ce manuscrit puissent leur être utiles et soient restitués à l'agriculture, d'une manière ou d'une autre.

Merci **Laura Henckel**, pour ton investissement sans faille et ton travail de qualité qui a grandement contribué à enrichir les données, ainsi que pour nos conversations enrichissantes et nos échanges réguliers qui m'ont été d'une aide précieuse.

Au-delà du réseau 500-ENI, une partie de ma thèse s'est bâtie sur le terrain et sur une expertise botanique et entomologique pointue. Je tiens donc à remercier ici l'ensemble des personnes ayant apporté leur force vive, leur connaissance et leur passion.

Je remercie conjointement **Laurent Soldati** et **Julien Haran**, les « coleopteran boys », deux hommes aux connaissances encyclopédiques et entomologiques titanesques et stratosphériques, pour leur aide précieuse à l'identification des coléoptères et leur fibre naturaliste avec laquelle je me sens vibrer. Sans vous et au vu de mes maigres connaissances entomologiques avant cette thèse, j'aurais certainement pris des lucioles pour des hannetons !

Merci **Laurent**, pour toutes ces heures passées ensemble à scruter avec abnégation des milliers de coléoptères, les « bonnes bêtes du mercredi », les sorties terrain improvisées, les coins à oronges (même si je les cherche toujours), tes anecdotes à la Indiana Jones, ton authenticité et nos discussions philosophiques sans fin.

Merci **Julien**, pour ta remarquable efficacité dans l'identification de ces charmants coléoptères à trompe et ta fulgurante capacité à lire la nature en un battement de cils, un peu à la manière d'un Sherlock Holmes.

Merci **Margaux** (aka la cicindèle), pour ton aide précieuse et ton enthousiasme à toute épreuve, en particulier lors de nos séances de terrain anarchiques. Tu as su garder calme et optimisme face à des situations inattendues, telles qu'un lâcher sauvage de brebis, une clôture électrique infranchissable, une insolation accablante, une pénurie d'eau désolante et même une attaque sanguinaire de guêpe (j'avoue, j'en rajoute un peu). Ta capacité à tout surmonter est vraiment remarquable et ça a été un vrai plaisir de t'encadrer.

J'aimerais maintenant remercier l'ensemble des personnes du milieu scientifique et académique qui ont croisé ma route, que ce soit au CBGP ou ailleurs. Vous qui m'avez apporté conseils, assistance ou qui avez contribué à mon enrichissement personnel, intellectuel, moral et émotionnel, vous méritez amplement ces quelques lignes !

Merci **Aurélie** d'avoir été ma mentor pendant un peu plus d'un an. Tu as été d'une prévenance incroyable, et tu as su trouver les mots justes pour me rassurer. Ton parcours atypique m'inspire beaucoup et j'admire ta capacité à écarter n'importe quel nuage de pensées pour laisser éclater le rayon de soleil qui se cache derrière.

Merci **Renaud** et **Carine** pour votre réactivité, votre sollicitude et votre soutien, envers moi comme envers l'ensemble des doctorants et non-permanents.

Et parce qu'une thèse ne se limite pas à accumuler des connaissances, mais invite également à s'interroger sur la science et la manière de la pratiquer, je tiens à remercier **Denis Bourguet** pour sa sensibilisation aux enjeux liés à la science ouverte et sa contribution à PCI. Cette belle initiative permet d'améliorer la qualité de la recherche, mais aussi de mieux diffuser les

connaissances scientifiques, ce qui apparaît comme une lueur d'espoir dans le monde académique actuel.

Attention, à partir de maintenant, la solennité a décidé de prendre quelques vacances prolongées. Préparez-vous donc à une avalanche de blagues, plus ou moins bien réussies, j'en conviens.

Merci **Marie-Charlotte** pour avoir contribué à enrichir ma réflexion scientifique. Nos thématiques de recherche très proches nous ont permis de nourrir des échanges plus productifs qu'une ruche en plein essor ! Ton amour passionnel des adventices est contagieux et ton sens de l'humour pétillant. Et puis, comment oublier nos moments de délire légendaire, où nos étranges chants de ralliement "bioindicateur bioindication ohéohé" résonnaient dans les couloirs du CBGP, au grand étonnement de tous ? Et ta devise légendaire "Adventice, il n'y avait rien, pas même l'homme", restera à jamais gravée dans ma mémoire.

Merci à mes très chères comparses de bureau, **Jess** et **Marie**, avec qui j'ai partagé tous mes états d'âme et états corporels et qui ont malgré tout réussi à me supporter, sans jamais (trop) se plaindre. Ensemble, nous avons formé un équilibre ternaire presque parfait. Quand l'une d'entre nous était en baisse de régime, les autres étaient là pour la soutenir (ou la traîner, c'est selon).

Merci **Jess** pour tes blagues toujours plus inventives, comme le coup de la souris d'ordinateur collée sous le bureau, l'écran en couleurs négatives, ou encore le vol des chocolats de l'Avent en toute discrétion avec en prime la bonne excuse « Défaut de production ». Et n'oublions pas le fameux et terrible « mur de la Honte » qui s'est étoffé au fil des années.

Merci **Marie** pour avoir été mon petit grain de folie, pour tes talents de cartomancienne aussi incroyables qu'inquiétants, tes tests psycho farfelus et autres bêtises, ta bouillite aigüe, ton sens de l'orientation magistral qui nous ferait arriver à Kuala Lumpur si on voulait rejoindre Tahiti, ton entrain infallible à me suivre dans des jeux aussi idiots que le grand jeu Saint-Valentin ou la chasse aux œufs intra-labo.

Enfin merci à tous les autres, qu'ils soient doctorants, post-docs, en CDD ou en CDI, vous m'avez toutes et tous beaucoup apporté. Comme je ne veux pas jouer les favoritismes et parce

que j'aime ne pas faire de distinction selon le statut, l'âge, le style vestimentaire ou tout autre critère, la liste qui va suivre est dans un ordre indéfini et volontairement aléatoire: **Bérénice, Nat, Guillaume, Lou, Marguerite, Frago, Teddy, Claire, Tim, Tanguy, Cécile, Geoffrey, Stephan, Marjolaine, Emeline, Armelle, Sabine, Romane, Jules, Axel, Laure, Maxime, Anne, Pauline, Rémi, Mathieu, Nico, Jean, Louise, l'autre Nico, Ghislain, Camille, Julien, Mattea, Anne-Laure, Benoit**, et tous les autres que je n'ai plus la force de citer ! En bref, j'aurais pu résumer cette longue liste fort pénible à lire par « les survivants des bières party », ou encore « l'équipe de choc pour survivre à un lundi matin ». Merci pour les randonnées dans des endroits superbes, les soirées plage sur de la musique des années 2000 (car oui, parfois nous sommes des êtres modernes), le week-end camping en plein mois de juin au Salagou qui m'a rappelé la valeur de la goutte d'eau, les remises à niveau en slackline, et j'en passe... Mais surtout, merci d'avoir fait rayonner ma vie et de m'avoir aidé à garder le sourire même dans les jours les plus difficiles. Un merci spécial pour celles et ceux qui ont contribué à faire de mes 26 ans une journée inoubliable, qui s'est terminée par une pêche aux poissons dans notre QG des années 80.

Qu'il me soit permis ici de décerner quelques mentions spéciales :

Merci **Nat**, pour tout le dépannage informatique (même si je suis sûre que la frappe sauvage sur le clavier est une méthode de réparation parfaitement valable), pour les invitations, le chocolat, les références culturelles que je ne comprends pas car datant de l'Antiquité (pas mon époque, désolée) et ta sincère attention à mon égard (même si j'ai parfois l'impression que tu me prends pour un ordinateur en panne).

Merci **Geoffrey**, pour l'organisation irréprochable de mes missions. Ton super pouvoir de réactivité et de dépannage en cas d'urgence m'a sauvé la vie plus d'une fois !

Merci **Camille**, notre ange gardien, qui a toujours une épaule pour pleurer, une oreille attentive et une empathie sans pareille.

Merci **Guillaume**, alias **Guigui jacuzzi**, le magnat des licornes, pour avoir su déceler tout le potentiel trésor d'intelligence, de talent et de génie que recelait le bureau B.1.7. Je suis certaine que tu me remercieras un jour d'avoir lancé ta carrière, et je reviendrai alors pour les royalties.

Merci **Stephan**, for your beaming joy and your smile like a hand always extended. The “car of fun” will always be there for you when you will need a ride. The Piano’s Man and Lemon Tree take me back to the summer of 2022 and I’m looking right now at the young lemon tree unfolding its first leaves in my room, seeing it as a nod to the song.

Enfin, j’aimerais remercier mes proches, qui sont mes piliers.

Merci **Pauline**, pour ton optimisme teinté d’un naturel sans filtre, la légèreté de papillon avec laquelle tu conçois la vie sans lui enlever pour autant l’importance qu’elle mérite, ton imagination tellement débordante qu’elle en devient hilarante et la sincérité dans tes valeurs. Nos parcours sont radicalement différents, mais tu es la personne qui m’a le plus encouragée à être pleinement moi-même, alors merci infiniment. Merci pour tout le soutien pendant la période de confinement, ça m’a été précieux pour traverser ce dur moment. Merci d’être ma partenaire de crime quand il s’agit de chanter faux aux karaokés, tout comme à cette fameuse soirée autour d’une guitare et d’un feu, dans un lieu qu’on gardera secret.

Merci à toute ma **famille** qui a été d’un soutien infaillible tout au long de cette thèse.

Merci **maman**, pour m’avoir aidée à survivre à l’enfer administratif et matériel que représente le monde moderne.

Merci **papa**, pour avoir suscité très tôt en moi la passion de l’observation de la nature, pour m’avoir toujours encouragée à être celle que je suis et pour avoir stimulé ma curiosité intellectuelle, sans laquelle je n’écrirais pas ces mots.

Merci **Gaël** et **Allan**, pour votre optimisme, votre insouciance, votre joie de vivre contagieuse et votre humour inépuisable. Allan, je garde en mémoire ton imitation inimitable des accents anglophones qui a grandement contribué à me relaxer avant mes séjours en Angleterre et en Ecosse.

Merci **François**, parce que tu as toujours été là malgré les 600 km qui nous séparent, parce que tu m’as supportée pendant ces 3 années qui n’ont pas toujours été tendres, parce que tu as accepté et fais tiennes mes passions les plus étranges, parce que tu réussis l’exploit de faire rimer amour et liberté (alors qu’il n’y a pas les mêmes voyelles à la fin), parce que t’as des cils de girafe, parce que tu as la manie de caresser les coins d’oreiller sans que je ne comprenne

pourquoi, (la liste est longue et non exhaustive)... Mais surtout merci, car tu m'as révélé qu'il est impossible d'échapper à son objet d'étude, même en vacances (« oh regarde Isis, il y a une bordure de champ là, et encore une autre... »). Et si tu n'avais pas été là, l'humanité serait passée à côté d'une question ô combien fondamentale et existentielle de ma thèse : « Quelle est la différence entre les bords durs de champs et les bords mous ? » et surtout « est-ce qu'il existe une position d'un plan 2D telle que son intersection avec une sphère 4D pourrait produire la forme d'un radiateur ? ». Difficile de répondre à la première, mais pour la deuxième c'est un grand oui, ça se passe de démonstration mathématique !

Enfin, merci à :

La **musique**, parce qu'elle est ma source de motivation au quotidien. Il y aurait bien trop de titres à remercier, mais si je ne devais en choisir qu'un et parce qu'il est des coïncidences difficilement explicables: When the rain begins to fall. D'une ponctualité irréprochable, toujours là quand l'appel s'en fait sentir.

Les **paysages incroyables** de cette merveilleuse région dont je suis tombée amoureuse (les 2940h d'ensoleillement annuel y contribuent grandement, je dois bien l'avouer). Chaque km parcouru m'a permis de me dépasser, m'a apaisée, m'a inspirée. Aucune lassitude et le même émerveillement devant l'ingéniosité de la nature, tel ce lucane cerf-volant qui se casse lamentablement la figure à cause de ses mandibules trop lourdes, ou ce scarabée rhinocéros coincé sur le dos, car il faut bien arborer une corne pour avoir de l'allure, que diable !

Les **champignons** et tout particulièrement les cèpes du Mont Aigoual (parce que je suis mycologue avant d'être botaniste, désolée Guillaume) !

Les nombreuses **bestioles** que j'ai tuées cruellement et avec réticence. Chères petites victimes à six, huit ou mille pattes, vous qui avez péri par ma main hésitante et maladroite, sachez que votre martyr ne sera pas vain. Vous resterez à jamais gravés dans l'histoire de l'entomologie, comme les héros méconnus de la recherche scientifique.

Les **cémantix**, **Wombo Art** et **chatGPT**, parce qu'ils nous ont quand même valu de sacrés fous rires.

Dans l'ordre chronologique : le **café** intensité 5, le **café** intensité 8 et le **café** intensité 9.

R studio, pour avoir été mon nouveau compagnon de vie pendant ces 3 années, tantôt obéissant, tantôt capricieux, avec une touche de mystère dans sa logique qui m'échappe parfois...

Jean (ou quelqu'un d'autre ?), pour m'avoir fait connaître une nouvelle fonction mathématique dont je ne me suis finalement jamais servie et dont je ne me servirai certainement jamais (à moins que je ne travaille un jour sur la modélisation des trajectoires de satellites en orbite autour de Pluton, mais je dois avouer qu'y a peu de chance...) : la légendaire arc tangente.

Axo et Lotl, les axolotls du bureau B.1.7 au comportement parfois étonnant qui consiste à mordre les racines des plantes quand ils ont faim, à se cogner la tête contre les granulés, et à sauter en dehors de l'eau, peut-être dans une vaine tentative de suicide salutaire face à la folie des occupants du bureau.

Les mitochondries.

Et pour finir, merci à **moi-même** d'avoir tenu, d'avoir persévéré, d'avoir produit ce travail que j'espère de qualité (parce que parait-il qu'en thèse on manque d'amour-propre alors j'essaye !).

Bonne lecture!

LISTE DES PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS

ORALES

Articles en révision:

Poinas, I., Fried, G., Henckel, L., & Meynard, C. N. (2023). Spatial scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities. *Basic and applied ecology* (minor revision).

Poinas, I., Meynard, C. N., & Fried, G. (2023). Functional trade-offs: exploring the effects of climate change and agricultural practices as drivers of field margin plant communities. *PCI Ecology* (major revision).

Fried, G., **Poinas, I.,** Henckel, L., & Alignier A. (2023). The major types of field margin vegetation in France and their relationship with climate, agricultural landscapes and management intensity. *Botany Letters* (under revision).

Articles en préparation:

Poinas, I., Fried, G., Haran, J., Soldati, L., Lefevre, M., & Meynard, C. N. in prep. Unravelling the complex relationships between agricultural practices, vegetation and beetle (Coleoptera) diversity and diet: insights from contrasting large-scale with local network.

Henckel, L., Fried, G., Guillemain, J-P., Meynard, C.N., **Poinas, I.,** & Ricci, B. in prep. Disentangling the effects of dose, date and mode of action of herbicides on the assembly of field margin plants communities.

Conférences internationales:

Poinas, I., Fried, G., & Meynard, C. N. One decade of variations in plant communities in response to climate and agricultural practices. British Ecological Society Annual Meeting 2022, Edinburgh, UK, December 19-21, 2022. Session: Community Ecology (Temporal Change).

Workshops:

Poinas, I., Fried, G., & Meynard, C. N. Spatial dependence of agricultural effects on the structuring of field margin communities: influence of resolution and extent. Spatial Ecology Workshop: Integrating mathematical theory and ecological applications, University of Sheffield, UK, April 19-22, 2022.

Autres communications orales:

Poinas, I., Fried, G., & Meynard, C.N. Pratiques agricoles et processus écologiques déterminant les communautés de bords de champs: approches spatiales et multi-échelles. Réunion annuelle du GDR Ecologie Statistique, visio-conférence, France, 8-9 avril, 2021.

Poinas, I., Fried, G., & Meynard, C.N. Dépendance à l'échelle des facteurs agricoles structurant les communautés végétales des bords de champs : influence de la résolution spatiale et de l'étendue. Séminaire du réseau EMBA sur le thème du contrôle biologique par conservation. Université d'Avignon, France, 14-15 novembre 2022.

Poinas, I., Fried, G., & Meynard, C.N. Effets des pratiques agricoles sur la flore selon l'échelle spatiale. Rencontres Nationales du Réseau 500 ENI, Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, France, 8-9 décembre, 2022.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1 IMPACT DE L'AGRICULTURE SUR LES ECOSYSTEMES ET LA BIODIVERSITE.....	3
1.1. <i>L'agrobiodiversité : ses bénéfices pour la société et l'agriculture.....</i>	3
1.2. <i>Les effets de l'agriculture sur la biodiversité.....</i>	5
1.3. <i>La bordure de champ : un réservoir pour l'agrobiodiversité directement menacé par les pratiques culturales</i>	7
2 COMMENT S'ASSEMBLENT LES COMMUNAUTÉS ?.....	10
2.1. <i>Les règles d'assemblage hiérarchique des communautés</i>	10
2.2. <i>Les traits fonctionnels.....</i>	13
2.3. <i>Les stratégies écologiques.....</i>	16
2.4. <i>Application des règles d'assemblage hiérarchique aux communautés des bords de champ.....</i>	17
3 LE CONCEPT DE METACOMMUNAUTE ET SON LIEN A L'ECHELLE	20
3.1. <i>Processus déterministes et stochastiques</i>	20
3.2. <i>L'importance de l'échelle spatiale</i>	21
3.3. <i>La dimension temporelle</i>	23
4 L'APPROCHE MULTI-ESPECES : ETUDE DE CAS DES COLEOPTERES	26
4.1. <i>Les coléoptères : de précieux bioindicateurs et acteurs clés des services écosystémiques</i>	26
4.2. <i>Interactions biotiques et lien avec les pratiques</i>	30
5 DONNÉES DE LA THÈSE.....	31
6 QUESTIONS DE RECHERCHE ET HYPOTHÈSES.....	33
CHAPITRE 1 – SPATIAL SCALE DEPENDENCE IN AGRICULTURAL DRIVERS OF FIELD MARGIN PLANT COMMUNITIES.....	37
CHAPITRE 2 – FUNCTIONAL TRADE-OFFS: EXPLORING THE EFFECTS OF CLIMATE CHANGE AND AGRICULTURAL PRACTICES AS DRIVERS OF FIELD MARGIN PLANT COMMUNITIES ...	71

CHAPITRE 3 – UNRAVELLING THE COMPLEX RELATIONSHIPS BETWEEN AGRICULTURAL PRACTICES, VEGETATION AND BEETLE (COLEOPTERA) DIVERSITY AND DIET	115
DISCUSSION GENERALE	153
1 SYNTHÈSE DES RÉSULTATS.....	155
2 APPORTS RESPECTIFS DES DIMENSIONS SPATIALE, TEMPORELLE ET FONCTIONNELLE A L'ETUDE DES COMMUNAUTES DE BORDS DE CHAMPS	156
2.1. <i>L'importance relative des conditions pédoclimatiques, du paysage et des pratiques agricoles à différentes échelles spatiales</i>	<i>156</i>
2.2. <i>Impact relatif des changements agricoles et climatiques : une perspective spatio-temporelle</i>	<i>159</i>
2.3. <i>Dépasser la méthode « space-for-time substitution »</i>	<i>159</i>
2.4. <i>Vers une vision élargie des concepts de perturbation, stress et ressource</i>	<i>161</i>
3 IMPACT DES PRATIQUES AGRICOLES SUR LES COLEOPTERES : LE ROLE DU REGIME TROPHIQUE ET DE L'ECHELLE SPATIALE	171
3.1. <i>Des réponses différenciées en fonction du groupe taxonomique étudié</i>	<i>171</i>
3.2. <i>Dépendance à l'échelle spatiale</i>	<i>172</i>
4 LIMITES ET PERSPECTIVES D'AMELIORATION DES JEUX DE DONNEES	174
4.1. <i>Optimiser les protocoles d'échantillonnage pour en limiter les biais</i>	<i>174</i>
4.2. <i>A l'ère du big data : articulation entre réseaux large-échelle et expertise locale</i>	<i>178</i>
4.3. <i>L'épineux défi des interactions réciproques dans le système climat-agriculture-communautés.....</i>	<i>180</i>
5 PERSPECTIVES DE RECHERCHE.....	183
5.1. <i>Vers des indicateurs agricoles mieux adaptés à la question des échelles.....</i>	<i>183</i>
5.2. <i>Des traits fonctionnels aux services écosystémiques</i>	<i>186</i>
5.3. <i>Vers une approche intégrée de la biodiversité : considérer l'ensemble des relations écologiques.....</i>	<i>189</i>
CONCLUSION DE LA THÈSE	192
RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION ET DE LA DISCUSSION GÉNÉRALE	193
ANNEXE 1 – SUPPLEMENTARY MATERIAL OF CHAPTER 1	215

ANNEXE 2 – SUPPLEMENTARY MATERIAL OF CHAPTER 2	241
ANNEXE 3 – SUPPLEMENTARY MATERIAL OF CHAPTER 3	243
ANNEXE 4 – ARTICLE “THE MAJOR TYPES OF FIELD MARGIN VEGETATION IN FRANCE AND THEIR RELATIONSHIPS WITH CLIMATE, AGRICULTURAL LANDSCAPES AND MANAGEMENT INTENSITY”	285

INTRODUCTION GÉNÉRALE



Photo de vigne devant le pic Saint-Loup (Hérault, mars 2021)

1 Impact de l'agriculture sur les écosystèmes et la biodiversité

1.1. L'agrobiodiversité : ses bénéfices pour la société et l'agriculture

L'agrobiodiversité se définit comme l'ensemble de « la variété et la variabilité des animaux, des plantes, des micro-organismes, aux niveaux génétique, spécifique, et écosystémique, nécessaires au maintien des fonctions clés de l'agroécosystème, de ses structures et de ses processus » (Convention sur la Diversité Biologique). Cette définition pourrait s'étendre aux espèces en dehors des territoires agricoles, mais qui bénéficient à l'agriculture. On peut alors distinguer la biodiversité contrôlée, qui est celle choisie par les agriculteurs, de la biodiversité associée, qui comprend les espèces colonisant les agroécosystèmes mais qui n'est pas choisie par l'agriculteur bien que pouvant assurer des services de soutien à l'agriculture (Le Roux et al., 2008 ; faune du sol, adventices...). Une adventice par exemple se définit comme une espèce végétale spontanée (non semée), située au sein des parcelles agricoles, qu'elle soit désirée ou non par les agriculteurs (elles sont au nombre de 1400 en France; Fried, 2019). Malgré la forte perturbation qui les caractérise, les agroécosystèmes recèlent une grande biodiversité, y compris dans les paysages fortement anthropisés. Par exemple, les terres agricoles abritent plus de la moitié des espèces d'oiseaux européens (Emmerson et al., 2016). Toutes ces espèces ne dépendent pas entièrement des terres agricoles, mais certaines d'entre elles, comme l'alouette des champs (*Alauda arvensis*), ont besoin de champs ouverts pour se nourrir et nicher (Donald et al., 2002). D'autres espèces dépendent exclusivement des terres cultivées pour leur survie, ce sont des espèces dites spécialistes, telles que les espèces végétales messicoles qui sont liées aux cultures céréalières (Munoz et al., 2020; étymologiquement les plantes « habitant les moissons »).

L'agrobiodiversité représente un enjeu crucial pour la conservation, à la fois de par sa valeur patrimoniale intrinsèque mais aussi par les nombreux services qu'elle apporte aux écosystèmes et aux sociétés humaines. En effet, la diversité des plantes et des animaux permet de renforcer la résilience des écosystèmes agricoles face aux espèces invasives, aux maladies et aux ravageurs (Balvanera et al., 2006). Elle soutient un certain nombre de services écosystémiques tels que la pollinisation des cultures (Bommarco et al., 2012; Klein et al., 2013), la lutte contre les ravageurs (Macfadyen et al., 2011), ou encore le cycle des nutriments

(Altieri, 1999). Ces services reposent sur la diversité des espèces, mais aussi de leurs attributs, tels que la complémentarité fonctionnelle ou la régularité des abondances (Tscharntke et al., 2005; se référer à la **Fig. 4** pour une vision exhaustive de ces caractéristiques). Aucun des services écosystémiques que nous venons de mentionner ne dépend d'un seul groupe taxonomique. Par exemple, les abeilles mellifères assurent 50% de la pollinisation des cultures, tandis que les abeilles solitaires sauvages, les bourdons et les syrphes assurent les 50% restants (Emmerson et al., 2016). Si l'agrobiodiversité fournit de nombreux services, ces services peuvent à leur tour avoir un effet positif sur la diversité de nombreux taxons, ce qui entraîne une boucle de rétroaction positive. Par exemple, les services rendus par les insectes pollinisateurs profitent non seulement à l'agriculture, mais aussi aux espèces végétales entomogames sauvages, qui sont souvent exclues des zones d'agriculture intensive, probablement en raison d'une raréfaction massive des pollinisateurs (Biesmeijer et al., 2006).

Les espèces végétales constituent une part importante de l'agrobiodiversité et sont le principal objet d'étude de cette thèse. Bien que souvent considérées comme nuisibles à la culture, les adventices en particulier peuvent contribuer à la régulation des ravageurs en fournissant un habitat pour les prédateurs (Blaix et al., 2018). Elles peuvent aussi contribuer à l'enrichissement des sols en fixant l'azote atmosphérique, ou encore améliorer la structure des sols (Blaix et al., 2018). Certaines ont également des propriétés médicinales, aromatiques, fourragères (Cambecèdes et al., 2012) ou mellifères (Bretagnolle & Gaba, 2015), contribuant ainsi à la diversité des ressources naturelles des communautés agricoles. Enfin, les adventices peuvent fournir une multitude de services culturels qui sont souvent négligés dans les discussions sur leur conservation. Ces services incluent l'inspiration artistique, la fabrication de teintures naturelles (Atika et al., 2022) et la contribution à des usages culinaires traditionnels (Cambecèdes et al., 2012).

La préservation de l'agrobiodiversité est donc essentielle pour maintenir la durabilité des systèmes agricoles et pour répondre aux défis environnementaux, sociaux et économiques de notre époque. Malheureusement, cette diversité est de plus en plus menacée, notamment par l'homogénéisation des pratiques agricoles, l'utilisation massive de pesticides et d'engrais chimiques, la perte d'habitats et le changement climatique.

1.2. Les effets de l'agriculture sur la biodiversité

La modernisation de l'agriculture, également connue sous le nom de Révolution Verte, a été un mouvement amorcé au milieu du XX^e siècle afin de répondre aux besoins croissants de nourriture dans les pays en développement, en utilisant des techniques modernes de production agricole. Cela a été rendu possible grâce à l'utilisation d'engrais chimiques, de pesticides et de semences hybrides à haut rendement, ainsi qu'à l'irrigation intensive et à la mécanisation. Cette modernisation de l'agriculture a conduit à des augmentations de rendement spectaculaires permettant de répondre à la demande croissante de nourriture (Fig. 1).

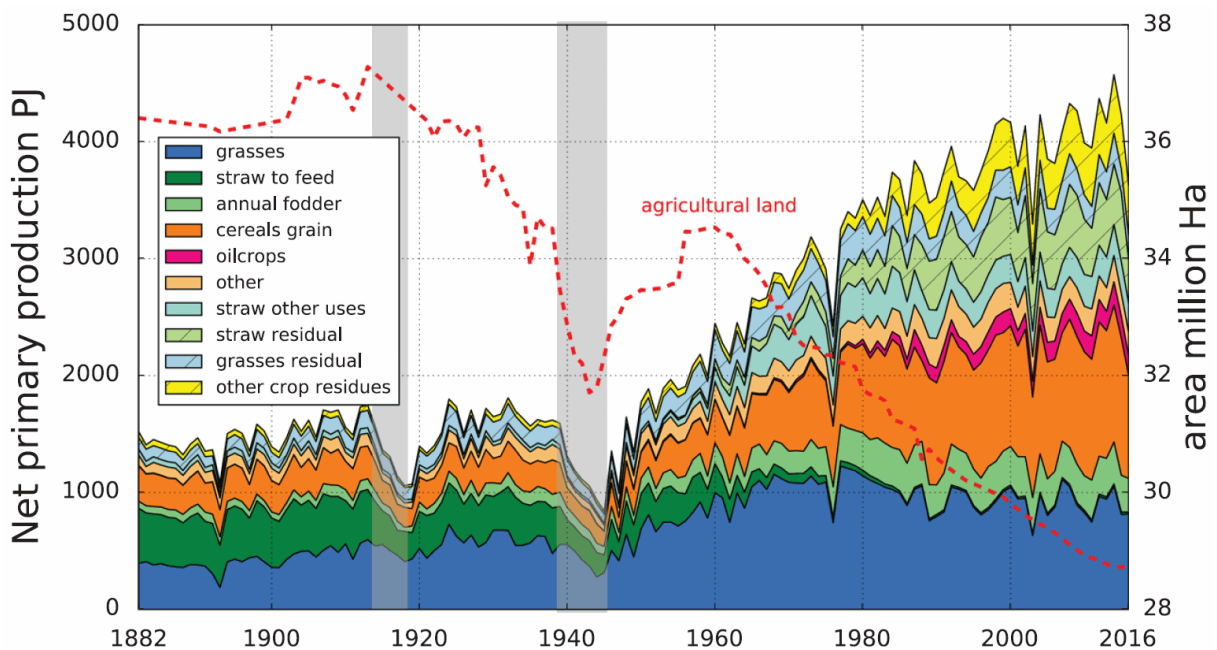


Fig. 1. Evolution de la production et des surfaces agricoles en France depuis 1882. Les principaux usages des terres sont représentés : prairies (grasses), pailles (straw), plantes fourragères (annual fodder), céréales (cereal grain) et oléagineux (oilcrops). Nous pouvons voir que la production agricole a connu une forte augmentation à partir des années 50, alors même que la surface agricole a diminué, ce qui témoigne d'une explosion de la productivité agricole. Figure issue de Harchaoui & Chatzimpiros (2019).

Cependant, la modernisation de l'agriculture a également eu des conséquences négatives, notamment en matière de santé et d'environnement. L'utilisation intensive de produits chimiques a conduit à une pollution des sols et des cours d'eau, ainsi qu'à des problèmes de santé pour les agriculteurs et les consommateurs (Hassaan & El Nemr, 2020). Cela a aussi provoqué un déclin continu de la biodiversité au sein d'une large gamme de taxons et d'habitats (Emmerson *et al.*, 2016). La mécanisation, l'utilisation massive d'intrants et la simplification des paysages ont eu un effet délétère sur l'abondance et la diversité des oiseaux, des mammifères, des plantes et des insectes (de Jong *et al.*, 2008; Djoudi *et al.*, 2019; Fried *et al.*, 2009). A titre d'exemple, beaucoup d'espèces adventices de la flore française sont en déclin, avec plus de 70 % de ces espèces n'étant plus observées dans les réseaux de suivi régionaux ou nationaux, en raison de leur fréquence considérablement réduite (Munoz *et al.*, 2020). Ces espèces sont inféodées aux milieux agricoles et donc relativement bien adaptées à leurs perturbations, et leur disparition témoigne donc de l'impact conséquent des pratiques agricoles sur la biodiversité locale. De plus, la surface d'habitats semi-naturels, tels que les bordures de champs, qui peuvent abriter des espèces sauvages ou rares, a été fortement réduite du fait de l'agrégation des champs visant à faciliter l'usage des machines (Marshall & Moonen, 2002). Lorsqu'elle est encore présente, la biodiversité restante est fortement affectée par les pratiques culturales des parcelles adjacentes, ainsi que par la gestion directe appliquée à la bordure (Aavik & Liira, 2009). D'autres habitats non cultivés, tels que les prairies, zones humides, forêts, haies, jachères, fossés et ruisseaux ont été fragmentés ou convertis en terres arables. L'homogénéité accrue des pratiques agricoles (monoculture, simplification des rotations, utilisation d'un nombre plus restreint de produits agrochimiques) a certainement contribué à l'homogénéisation spatio-temporelle des communautés dans les paysages agricoles (Benton *et al.*, 2003). Les effets de l'agriculture sont multi-échelles, perturbant à la fois les dynamiques régionales des espèces (Liira *et al.*, 2008), ainsi que leurs équilibres locaux (Poggio *et al.*, 2013).

1.3. *La bordure de champ : un réservoir pour l'agrobiodiversité directement menacé par les pratiques culturales*

Au cours de cette thèse, nous nous sommes focalisés sur un habitat agricole de transition entre la culture et les milieux naturels voisins : la bordure de champ. La bordure de champ correspond à la bande herbacée qui se situe entre l'interface cultivée et les milieux adjacents (**Fig. 2**). De par sa position intermédiaire dans le gradient de perturbation, elle présente une végétation plus stable que le champ agricole et constitue un milieu très diversifié (**Fig. 3**; Marshall & Moonen, 2002). A titre de comparaison, l'ensemble des espèces colonisant les bords de champs à l'échelle de la France (environ 700 taxa) représente le double des espèces trouvées dans les champs (environ 350 taxa; Munoz et al., 2020). La bordure possède donc un intérêt particulier pour l'évaluation des effets non-intentionnels des pratiques agricoles sur des organismes non-cibles. En effet, elle abrite aussi bien des espèces agrotolérantes, étant largement répandues dans les parcelles agricoles (fréquence >10%) et par conséquent supposées adaptées aux régimes de perturbation agricole, que des espèces prairiales et des adventices devenues rares à haute valeur de conservation (Aavik & Liira, 2009; cf **Annexe 4** pour plus de détails sur les caractéristiques botaniques de la flore des bords de champs). Les espèces ne tolérant pas les pratiques agricoles sont nommées hémérophobes, par opposition aux espèces agrotolérantes.

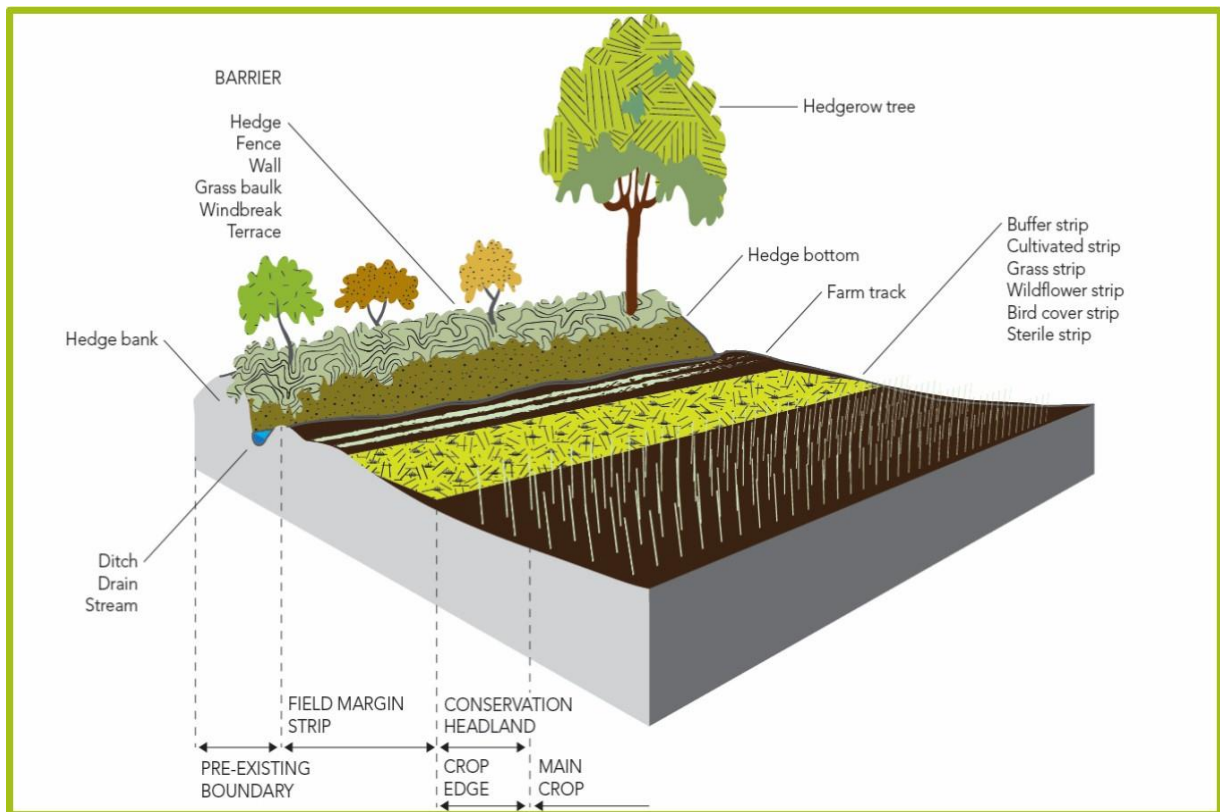


Fig. 2. Schéma représentant la position d'une bordure de champ (field margin strip) dans l'agroécosystème. La bordure se situe entre l'interface cultivée qui est la dernière rangée de culture (crop edge) et l'habitat adjacent qui peut contenir un fossé, une haie, un mur ou tout autre type d'élément paysager. Extrait de Hackett & Lawrence (2016).

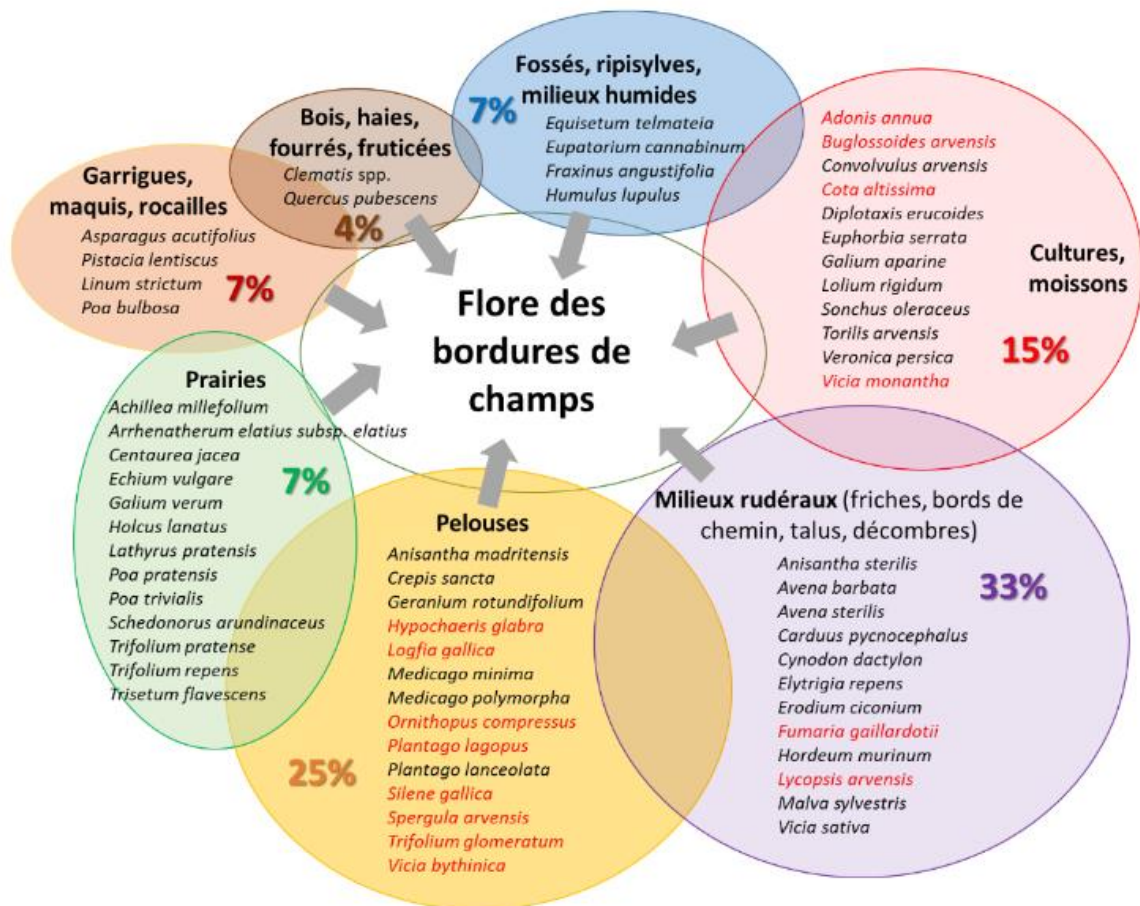


Fig. 3. Répartition du pool d'espèces de la flore de 21 bordures de champs en région Méditerranéenne (Languedoc-Roussillon) en fonction de leur habitat d'origine. En rouge, les espèces rares ou localisées dans le territoire analysé. Extrait de Fried et al. (2022).

Outre leur rôle de zone de refuge permanent pour les espèces ne pouvant survivre dans les parcelles agricoles, les bordures servent de corridors connectant les habitats naturels (Benton *et al.*, 2003). Leur rôle écologique est primordial dans le maintien des fonctions écosystémiques nécessaires à l'activité agricole, puisqu'elles soutiennent des espèces pollinisatrices et des ennemis naturels de ravageurs (Tschumi *et al.*, 2015; Rands & Whitney, 2011). Mais elles peuvent aussi présenter un risque de réduction des rendements agricoles dans certaines conditions spécifiques de gestion de fauche, avec en particulier une augmentation de la pression des adventices (Chaudron *et al.*, 2016). Les bords de champs constituent également un milieu particulièrement intéressant pour l'étude des processus d'assemblage des communautés. Leur large gamme de conditions écologiques (boisées,

fauchées, avec fossé...) donne lieu à des niveaux de compétition variés en fonction de la disponibilité des ressources (Bassa et al., 2011). Les bordures constituent des zones tampon pour lesquelles l'intensité du filtrage environnemental exercé par les pratiques agricoles varie selon un gradient décroissant allant de la parcelle cultivée au milieu naturel (De Cauwer et al., 2006). Par ailleurs, la faible surface des bordures et leurs niveaux de perturbations relativement élevés en font aussi un milieu propice à l'étude des dynamiques stochastiques (Mahaut et al., 2018). Enfin, les paysages agricoles présentent une grande variabilité dans leur configuration, en particulier dans la connectivité entre bordures, permettant ainsi d'explorer l'influence des mécanismes de dispersion à l'échelle régionale sur la composition du pool d'espèces local (Favre-Bac et al., 2014).

2 Comment s'assemblent les communautés ?

2.1. Les règles d'assemblage hiérarchique des communautés

Une communauté se définit comme étant un groupe d'espèces occupant une localité ou un habitat (Holyoak et al., 2005). Les différentes caractéristiques des communautés, telles que la richesse spécifique et la composition en espèces (**Fig. 4**), sont façonnées par plusieurs processus écologiques, notamment la spéciation, l'extinction, la capacité de dispersion des espèces, les filtres environnementaux et les interactions biotiques (**Fig. 5**) (Diaz et al., 1998; Keddy, 1992). La spéciation et l'extinction façonnent le pool d'espèces global, tandis que la capacité de dispersion des espèces détermine les localités qu'elles peuvent coloniser (Morin, 2009). Les contraintes écologiques limitent la colonisation et la survie des espèces du pool, et s'appliquent selon un ordre hiérarchique qui dépend en premier lieu de l'échelle spatiale (Huston, 1999).

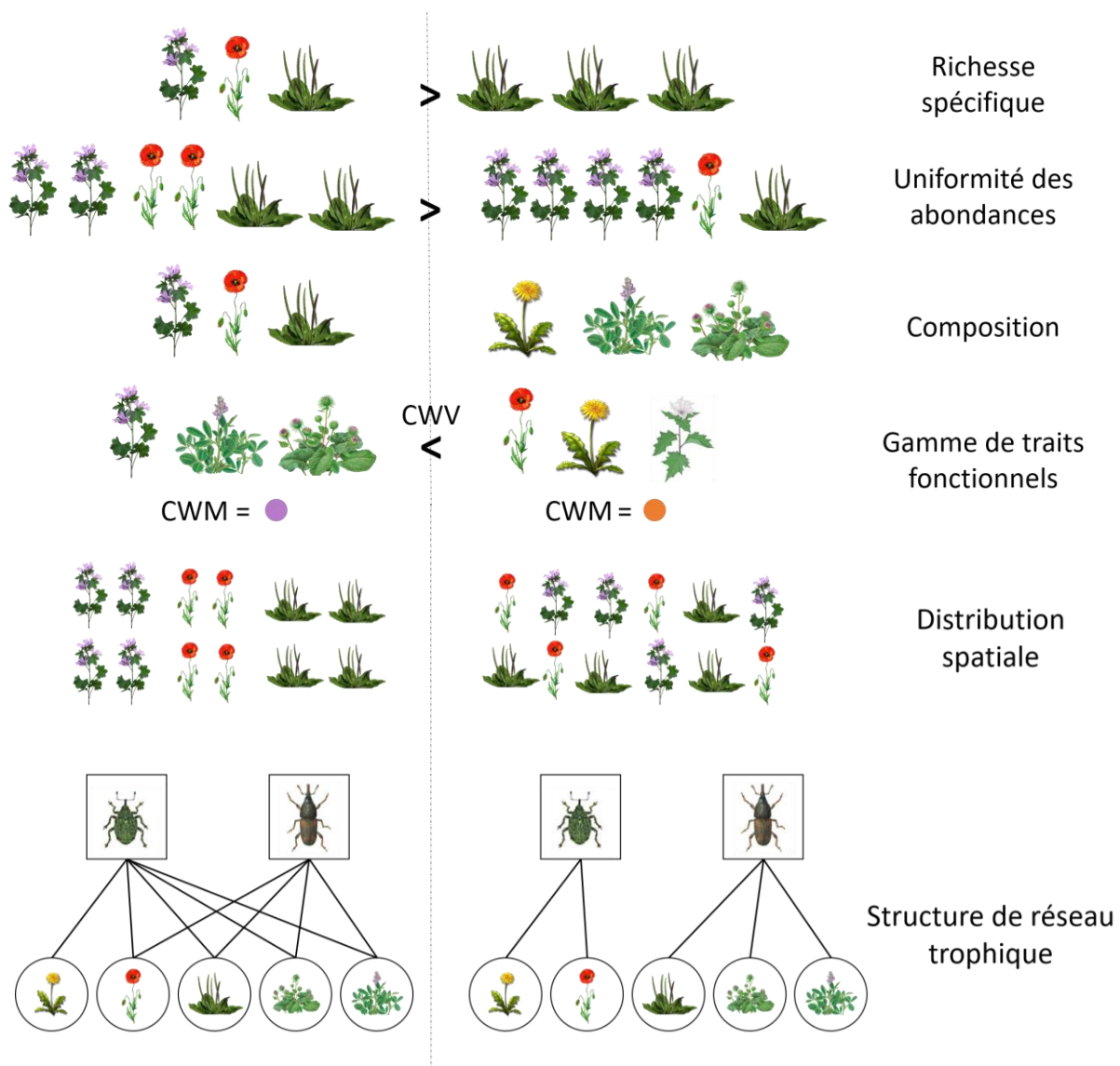


Fig. 4. Schéma conceptuel illustrant les différentes facettes de la structure des communautés. Dans la section 2.2, nous abordons en détail le concept de trait fonctionnel et dans la section 4, les réseaux trophiques. Dans le cas de la gamme de traits fonctionnels, nous prenons comme exemple de trait la couleur de fleur. La « couleur moyenne » (Community Weighted Mean, CWM) de la communauté de gauche serait alors le violet et celle de droite l'orange. La communauté de droite possède une gamme de variation (Community Weighted Variance, CWV) plus large (plusieurs couleurs de fleurs) que celle de gauche (que des fleurs violettes). Cette représentation graphique est inspirée de Díaz et al., (2006).

Des gradients environnementaux, tels que le climat (ex : température, précipitation) et le sol (ex : texture, pH), sont souvent considérés comme les premiers à s'appliquer aux pools

d'espèces végétales, car variant à une échelle spatiale extrêmement large. Par exemple, la flore méditerranéenne est adaptée à un climat chaud et sec, ce qui limite sa présence à des étendues spatiales bien délimitées, tels que le bassin méditerranéen. D'autres contraintes abiotiques structurent les communautés à une échelle plus localisée, tels que les perturbations (ex : crue, incendie) ou la disponibilité de ressources (ex : lumière, azote). Des contraintes additionnelles émergent des limitations de dispersion et des interactions entre espèces qui agissent à une échelle locale (Huston, 1999), car les espèces ne peuvent entrer en interaction que lorsqu'elles sont directement en contact (**Fig. 5**). Les interactions biotiques sont complexes, pouvant avoir un effet négatif sur les deux espèces en interaction (ex : compétition), sur une seule des deux (ex : prédation, parasitisme) ou au contraire favoriser une des deux espèces (ex : facilitation), si ce n'est les deux (ex : mutualisme). Bien que la représentation hiérarchisée des contraintes écologiques permette d'identifier quels facteurs structurent les communautés à différentes échelles spatiales, elle n'est que purement théorique. En effet, en réalité, les espèces sont confrontées simultanément à l'ensemble de ces contraintes écologiques, qu'elles doivent surmonter avec succès pour être présentes dans les communautés observées (Kraft et al., 2015).

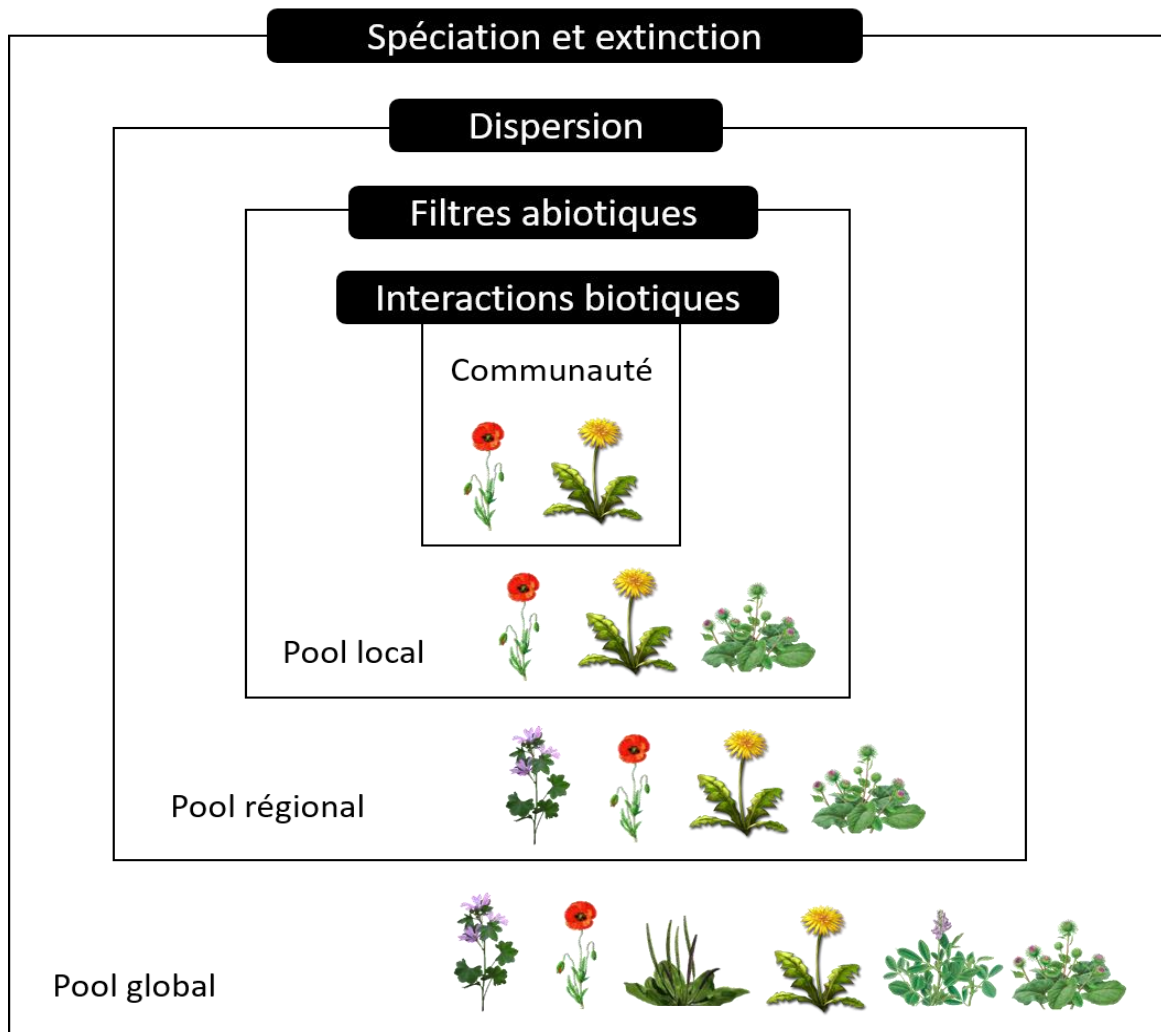


Fig. 5. Règles d'assemblage hiérarchique des communautés. Ce graphique est inspiré de Fried, (2019).

2.2. Les traits fonctionnels

Les espèces sélectionnées par les contraintes écologiques possèdent des traits d'adaptation qui influencent leur performance individuelle en termes de croissance, reproduction et survie (Diaz et al., 1998). Ces traits sont appelés traits fonctionnels et peuvent être morphologiques, physiologiques ou phénologiques (Violle et al., 2007). Chez les plantes, des exemples de traits fonctionnels pouvant répondre à des filtres environnementaux ou biotiques incluent la masse de graines, la hauteur et la surface foliaire spécifique (rapport entre la surface foliaire et la masse sèche de la feuille). Par exemple, la hauteur d'une plante est liée à sa capacité

compétitive pour l'accès à la lumière, puisque les espèces de plus grande taille tendent à éliminer les plus petites en les privant d'accès à la lumière (Garnier & Navas, 2012). On distingue généralement les traits de « réponse » qui confèrent une adaptation aux contraintes écologiques, des traits « d'effet » qui confèrent une fonction écologique ayant un impact sur l'écosystème (Violle et al., 2007). Il convient de noter qu'un trait fonctionnel peut à la fois être un trait de réponse et d'effet (Garnier & Navas, 2012).

Un trait fonctionnel présente des variations à plusieurs échelles. Au sein d'une même espèce, les individus peuvent présenter des variations fonctionnelles qui peuvent être attribuées à des différences génétiques ou à des variations phénotypiques. Mais la plupart des traits varient davantage encore entre espèces différentes (malgré quelques exceptions pour les traits plus plastiques, Garnier & Navas, 2012). Enfin, il est possible de calculer des valeurs de traits à l'échelle de la communauté, en pondérant la valeur de chaque espèce par son abondance relative (Community Weighted Mean en anglais, CWM; comme illustré dans la **Fig. 4**). Ces valeurs sont utiles pour obtenir une vision globale de la manière dont la communauté répond à une contrainte écologique, pour identifier les processus les plus influents, ou encore identifier les fonctions écosystémiques soutenues par la communauté (Lavorel et al., 2008). La variance par rapport à la moyenne pondérée d'un trait (Community Weighted Variance en anglais, CWV) permet également de mieux identifier les processus écologiques qui structurent la communauté (Sonnier et al., 2010). Si le filtrage environnemental est le processus dominant, les valeurs des traits d'adaptation devraient être très similaires entre les espèces (**Fig. 6**; convergence fonctionnelle; Petchey et al., 2007). En revanche, si la compétition est le processus dominant, les espèces auront tendance à se différencier pour coexister, ce qui se traduira par des valeurs de traits plus divergentes qu'attendues sous le hasard (divergence fonctionnelle; Macarthur & Levins, 1967).

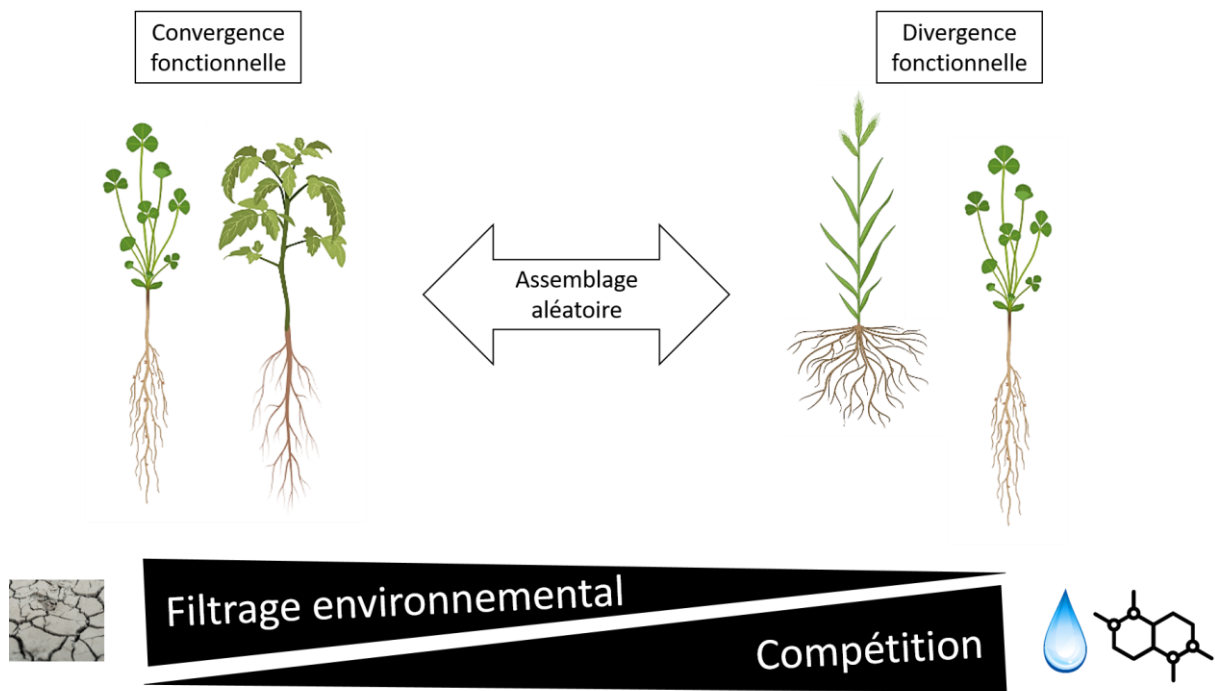


Fig. 6. Illustration des concepts de convergence et divergence fonctionnelle en réponse au filtrage environnemental et à la compétition, inspirée en partie de Borgy (2011). Dans cet exemple, les espèces de plantes sont en compétition pour les mêmes ressources (nutriments et eau). Lorsque les ressources sont limitées, le filtrage environnemental domine et les espèces convergent vers des valeurs de traits similaires, telles que des racines plus profondes pour maximiser leur accès à l'eau et aux nutriments en profondeur. A l'inverse, lorsque les ressources sont abondantes, la compétition tend à devenir le processus dominant et les espèces coexistent en adoptant des stratégies d'exploitation différenciées, telles que des systèmes racinaires adaptés à l'exploitation des ressources en surface ou en profondeur. Dans des conditions intermédiaires où la compétition et le filtrage environnemental sont équilibrés, des assemblages aléatoires d'espèces peuvent se former. L'exemple présenté ici s'appuie sur la théorie de Grime, qui suppose que la compétition est plus intense dans les habitats productifs et que l'aptitude compétitive dépend de la capacité de l'espèce à capter efficacement les nutriments (Grime, 1979). Toutefois, cette théorie diverge de celle de Tilman, selon laquelle l'intensité de la compétition peut être forte aussi bien dans des environnements productifs qu'improductifs, dans le cas où l'environnement est proche de sa capacité de charge (Tilman, 1982). Il est maintenant admis que ces deux perspectives ne sont pas mutuellement exclusives, mais plutôt complémentaires et fondées sur des différences de terminologie et de point de vue (Grace, 1991).

2.3. *Les stratégies écologiques*

Les traits fonctionnels sont interdépendants, signifiant qu'un certain nombre de compromis fonctionnels peuvent apparaître au sein des espèces. Ces compromis sont à la base des stratégies écologiques, ce qui implique que lorsqu'une espèce a un avantage sur une des contraintes écologiques, elle sera inévitablement désavantagée sur d'autres. Par exemple, les plantes font face à un compromis entre la quantité et la taille des graines qu'elles produisent, car les ressources allouées à leur production sont limitées. Les espèces avec des graines plus grosses ont généralement un avantage compétitif (plus de réserves pour la croissance de la plantule), mais sont moins bien dispersées (les graines sont moins nombreuses et plus lourdes; Garnier & Navas, 2012), ce qui met en évidence un compromis entre la compétition et la dispersion (Amarasekare, 2003; Gaba et al., 2014). Grime a théorisé ces compromis dans un cadre conceptuel, qui est connu sous le nom de triangle CSR (**Fig. 7**). Selon cette théorie, les plantes peuvent adopter trois stratégies écologiques distinctes (Grime, 1988). Les espèces compétitives (C), qui prospèrent dans des milieux riches en ressources et peu perturbés, ont tendance à maximiser leur captation de ressources et ont une croissance rapide. Les espèces stress-tolérantes (S) sont adaptées à des environnements peu productifs et peu perturbés. Elles investissent peu dans la reproduction, ont une croissance lente et une longue durée de vie. Enfin, les espèces rudérales (R) sont adaptées aux milieux perturbés et riches en ressources et ont tendance à se reproduire rapidement et abondamment, tout en ayant une croissance rapide. Le triangle CSR est donc un outil conceptuel utile pour caractériser les compromis fonctionnels des plantes dans différents contextes environnementaux.

Cependant, il est important de noter que ces compromis fonctionnels peuvent varier selon le pool d'espèces considéré et donc l'échelle spatiale, mais aussi selon le niveau d'organisation considéré (individu, espèce, communauté). Ainsi, des traits fortement corrélés à une échelle régionale ou globale peuvent être découplés à une échelle locale (Ackerly & Cornwell, 2007). A l'inverse, certains compromis sont présents à toutes les échelles. Par exemple, le compromis entre le coût de construction de la feuille et le potentiel de croissance de la plante oppose une stratégie dite « acquisitrice », caractérisée par une forte surface foliaire spécifique, un taux de croissance élevé, une teneur en nutriments élevée, à une stratégie « conservatrice », avec une forte teneur en matière sèche et une croissance plus lente (Wright et al., 2004). Ce compromis

se manifeste à différentes échelles, que ce soit locale (Gorné et al., 2022), régionale (de la Riva et al., 2016) ou globale (Díaz et al., 2016; **Fig. 7**), ce qui suggère l'existence de contraintes physiques et biologiques affectant les plantes indépendamment de leur contexte environnemental.

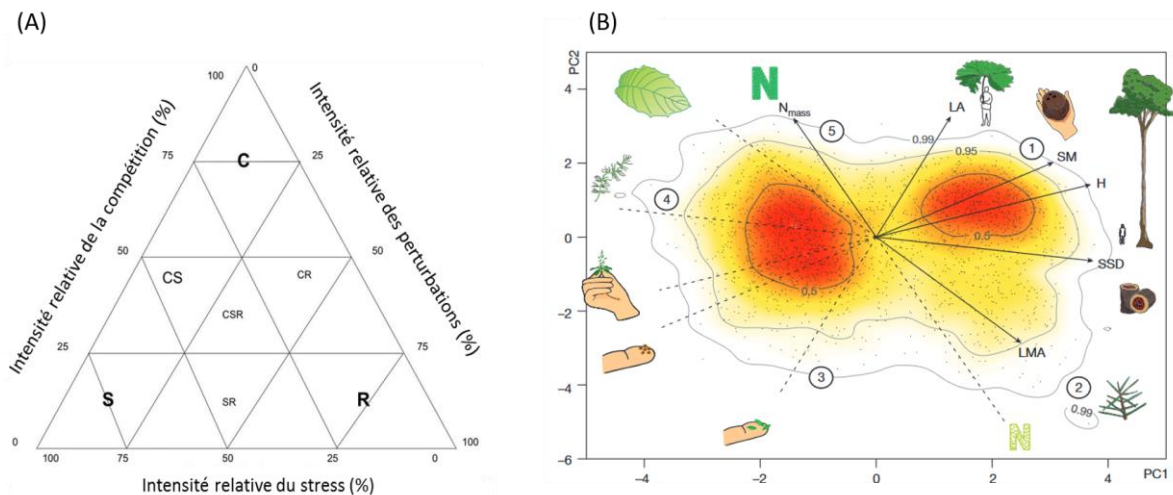


Fig. 7. (A) Triangle CSR de Grime issu de Mahaut (2018), représentant les stratégies compétitive, stress-tolérante et rudérale, ainsi que leurs intermédiaires en fonction du niveau de ressource (compétition), stress (absence de ressource) et perturbation. (B) Spectre global de la forme et de la fonction des plantes, issu de Díaz et al. (2016). Le premier axe est relié à la taille des espèces et de leurs diaspores, allant des petites herbacées jusqu'aux grands arbres; et le second axe est relié à la stratégie d'acquisition des ressources (conservatrice versus acquisitrice).

2.4. *Application des règles d'assemblage hiérarchique aux communautés des bords de champ*

Dans cette section, nous appliquons le cadre théorique précédemment décrit aux communautés des bords de champ. Nous y présentons les contraintes écologiques, les traits fonctionnels sous sélection, ainsi que les stratégies adoptées par ces communautés. À une échelle nationale et/ou régionale, la dispersion limitée des espèces joue un rôle prépondérant

dans la structure des communautés végétales (Collingham et al., 2000). De même, le climat et les caractéristiques des sols opèrent un filtrage environnemental qui façonne les pools d'espèces régionaux (Fried & Reboud, 2007; **Fig. 8**).

A l'échelle paysagère, les communautés des bords de champs sont influencées par une combinaison de facteurs tels que la dispersion et le filtrage environnemental (Tschardt et al., 2005). La diversité des habitats disponibles reflète cette interaction, car chaque type d'habitat agit comme une source de propagules pour les bords de champs (Benton et al., 2003; Fahrig et al., 2011). La proportion et la diversité des habitats non cultivés dans le paysage ont généralement un effet positif sur la diversité des bords de champs (Rader et al., 2014; Rundlöf et al., 2008), de même que la diversité des cultures (Sirami et al., 2019) et la proportion de champs en agriculture biologique (Bourgeois et al., 2020).

A l'échelle locale, les facteurs de perturbation et de ressources exercent une influence plus forte sur la sélection des espèces que leur capacité de dispersion. Les pratiques agricoles impactent la distribution et la diversité des plantes à l'intérieur des cultures, mais aussi dans les bords de champ, par des effets de dérive ou par la modification de leur probabilité de dispersion (Longley et al., 1997; Marshall & Moonen, 2002). L'apport de nutriments, tels que l'azote dans les champs adjacents peut favoriser des espèces plus nitrophiles et compétitives (**Fig. 8**; De Cauwer et al., 2006; Fried et al., 2018) au détriment d'espèces spécialistes adaptées à des sols pauvres (Storkey et al., 2011). L'utilisation d'herbicides a un impact négatif sur la richesse des espèces, et favorise plutôt des espèces annuelles et rudérales (Damgaard et al., 2022; MaClaren et al., 2020). Le labour et la gestion directe de la bordure, souvent réalisée par fauchage, sont également des perturbations qui favorisent des espèces agrotolérantes rudérales, à cycle de vie annuel, de petite taille à maturité, produisant de nombreuses graines de faible masse et ayant une forte surface foliaire spécifique (SLA) (Fried et al., 2012; Kazakou et al., 2016) ; Bassa et al., 2011). Les espèces hémérophiobes à stratégie stress-tolérante sont favorisées dans des contextes de faible ressource et perturbation, comme les parcelles en agriculture biologique (Petersen et al., 2006). Il convient de souligner que les pratiques agricoles covarient et que la combinaison de pratiques adoptée dans un champ est déterminée par des facteurs tels que le type de culture et le mode de production (biologique ou conventionnel; Bourgeois et al., 2020). Enfin, la structure de l'habitat local, telle que la largeur de la bordure, ainsi que la présence de fossés et de haies, peut également exercer une

influence sur la composition floristique des bordures de champ (Aavik et al., 2008; Tarmi et al., 2009).

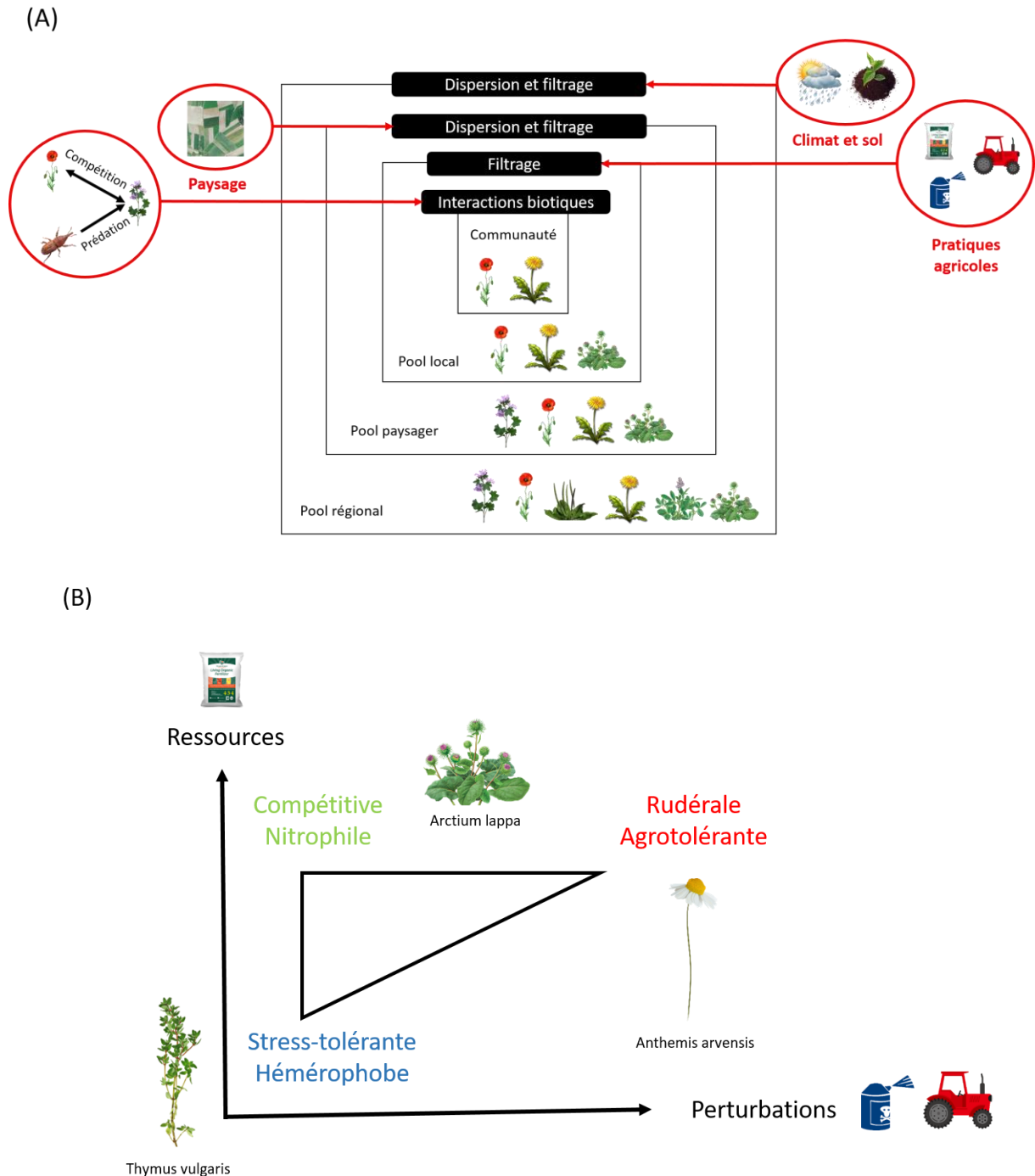


Fig. 8. (A) Application du cadre théorique de la hiérarchie des contraintes écologiques aux bordures de champ. Le niveau d'intensification agricole et les différents types d'habitats dans

le paysage, agissent comme des filtres environnementaux qui sélectionnent les espèces présentes, tandis que la connectivité entre ces habitats affecte leur dispersion. (B) Stratégies écologiques (notamment CSR) en fonction du niveau de ressource et de perturbation agricoles. Le niveau de ressource est déterminé par les apports en fertilisants, tandis que le niveau de perturbation est déterminé par l'utilisation d'herbicides, le labour et la gestion de la bordure. Nous présentons ici trois exemples d'espèces ayant des stratégies écologiques bien distinctes: la grande bardane (compétitive), la camomille (rudérale) et le thym (stress-tolérante).

3 Le concept de métacommunauté et son lien à l'échelle

3.1. Processus déterministes et stochastiques

En écologie, il existe une opposition de longue date entre l'approche déterministe et l'approche stochastique pour expliquer la coexistence des espèces. D'un côté, la théorie des niches considère que les différences dans les préférences écologiques des espèces (niches) sont les principales forces qui façonnent la composition des communautés (Holoak et al., 2005). Selon cette approche, les traits des espèces, le filtrage environnemental et les interactions écologiques jouent un rôle déterminant dans la coexistence des espèces. D'un autre côté, la théorie neutre considère que la dispersion et la stochasticité sont les principales forces qui façonnent les communautés (Hubbell, 2001). Les espèces sont alors considérées comme interchangeable et leur coexistence est principalement déterminée par des facteurs aléatoires tels que les événements de dispersion et les fluctuations démographiques.

Bien que ces deux approches soient souvent présentées comme opposées, le concept de métacommunauté offre un cadre théorique permettant de les réconcilier. Une métacommunauté est un ensemble de communautés locales connectées entre elles par la dispersion d'individus (Leibold & Chase, 2017). Les espèces peuvent coexister localement par l'hétérogénéité environnementale mais coexistent également à une échelle plus large grâce à la dispersion et la colonisation de nouveaux sites. Cette approche reconnaît donc explicitement l'importance de la dispersion mais aussi de l'échelle spatiale, ce qui la distingue

de l'écologie des communautés telle que pratiquée jusqu'aux années 70 (Leibold & Chase, 2017). Il a ainsi été démontré que les processus stochastiques et déterministes agissent simultanément, mais la perception de l'importance de chaque processus dépend de l'échelle d'observation. Les assemblages sont généralement considérés comme étant fortement structurés par les gradients environnementaux à large échelle et par la dérive écologique à l'échelle locale (Chase, 2014).

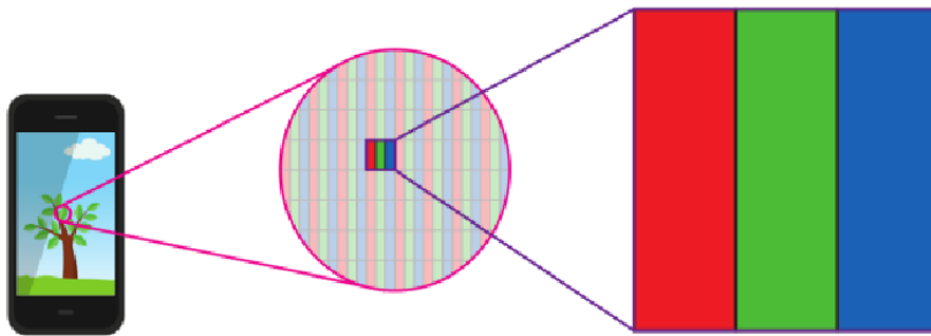
3.2. *L'importance de l'échelle spatiale*

L'échelle spatiale est un concept fondamental en écologie, qui requiert une définition précise pour être correctement intégré. Il est en effet crucial de distinguer l'échelle à laquelle s'appliquent les processus écologiques, l'échelle d'échantillonnage et l'échelle d'analyse (Fletcher Jr. et al., 2023). De plus, l'échelle spatiale possède deux composantes distinctes, à savoir la résolution et l'étendue (**Fig. 9**). La résolution spatiale, aussi appelée « grain », désigne la taille de l'unité d'échantillonnage ou d'analyse. La capacité de détection d'un processus écologique sera d'autant plus élevée que la résolution spatiale sera proche de l'échelle du processus considéré. Par exemple, les interactions entre espèces ont lieu localement et sont donc plus facilement observables à une résolution fine (Huston, 1999). Il arrive que l'étude de certains processus écologiques ne puisse être effectuée qu'à une échelle plus grande que celle à laquelle ils se produisent. Par exemple, les effets de la fragmentation du paysage résultant du nombre de patchs ne peuvent être testés que si le grain d'analyse est plus grand qu'un patch (Fletcher Jr. et al., 2023). Dans d'autres cas, la détection d'un processus peut être favorisée à certaines résolutions, sans que l'échelle du processus en lui-même ne soit en cause, mais plutôt en raison d'artefacts statistiques. Par exemple, Mod et al. (2020) suggèrent qu'un nombre plus grand d'associations d'espèces à une résolution plus large pourrait résulter du plus grand nombre de parcelles agrégées, ce qui augmente la probabilité de trouver des associations par pur hasard.

L'étendue spatiale correspond à l'aire d'étude couverte par l'échantillonnage ou l'analyse. Un processus est plus facilement détecté si l'étendue est supérieure à l'échelle du processus. Une large étendue tend généralement à donner plus de poids aux facteurs historiques, ainsi qu'à

la limitation à la dispersion des espèces; tandis qu'une étendue plus restreinte met davantage l'accent sur les interactions entre espèces (Münkemüller et al., 2014). Une large étendue peut également donner plus de poids au filtrage environnemental, mais cela dépend du degré d'hétérogénéité environnemental, de la capacité de dispersion et de la gamme de niche des espèces (Viana & Chase, 2019). Il n'y a donc pas d'échelle optimale en termes de grain ou d'étendue qui puisse couvrir l'ensemble des processus écologiques influençant la structure des communautés, et il est donc recommandé d'en tester plusieurs (Münkemüller et al., 2014).

Résolution spatiale



Stéphane Bonnaud, https://stephane-bonnaud.fr/wp-content/uploads/2020/03/Photo_Numerique_SNT.pdf

Étendue spatiale

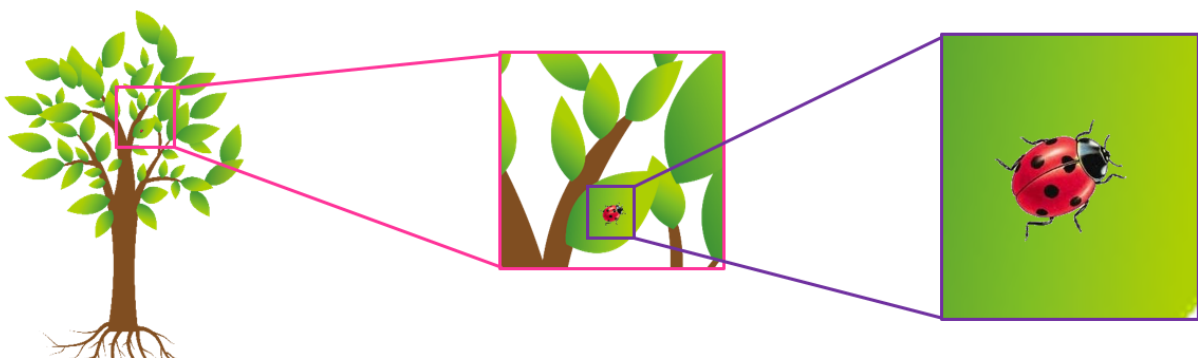


Fig. 9. Illustration des deux composantes de l'échelle spatiale en écologie. On peut comparer un patron de diversité ou de composition à une image, où la résolution la plus fine est

représentée par un pixel. Lorsque le grain d'analyse est un pixel, nous ne pouvons discerner que les trois couleurs primaires (rouge, vert et bleu) ainsi que leur intensité lumineuse. Cependant, la perception humaine des couleurs est beaucoup plus complexe, résultant de la synthèse additive de ces trois couleurs primaires à une résolution plus large. De manière similaire, de nouveaux processus écologiques peuvent être détectés par l'agrégation de données à des résolutions plus larges. En reprenant l'analogie de l'image, plus l'étendue de l'observation augmente et plus on voit apparaître de nouveaux éléments, depuis la feuille jusqu'à l'arbre dans son ensemble. En zoomant sur la feuille, on peut observer avec précision la coccinelle qui s'y trouve, mais on perd la vue d'ensemble de l'arbre. A l'inverse, une vue d'ensemble de l'arbre ne permet pas d'observer la coccinelle. Cet exemple met en évidence qu'il n'existe pas de "meilleure échelle" en soi, mais que chacune contribue à une compréhension plus complète de la métacommunauté dans son ensemble.

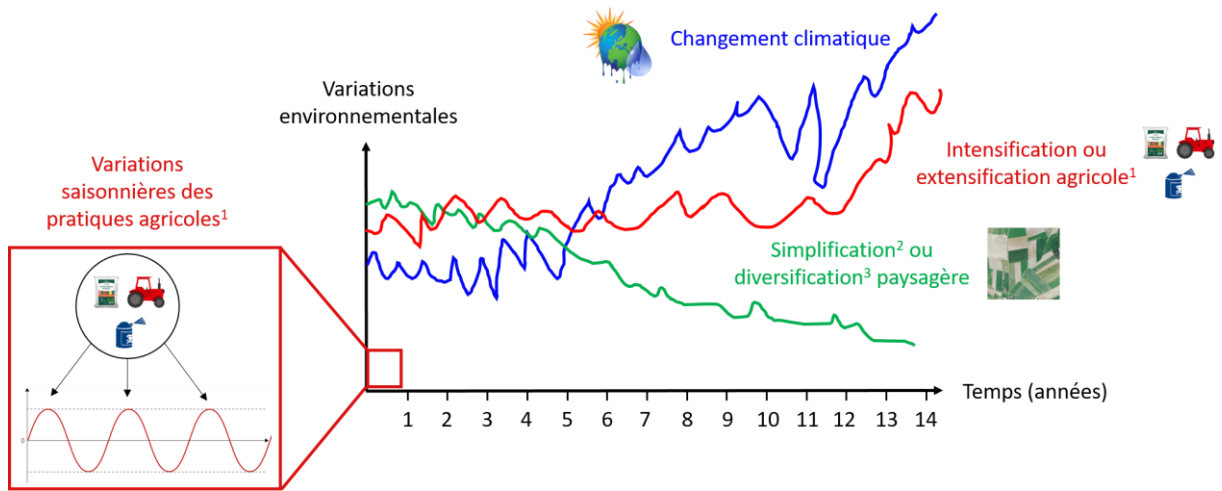
3.3. *La dimension temporelle*

En écologie, la dimension temporelle est tout aussi importante que la dimension spatiale, et l'étude de la structure des communautés ne peut se faire sans considérer les changements qui se produisent dans le temps. Les espèces végétales présentent des durées de vie variables qui vont influencer sur leur réponse aux fluctuations temporelles du milieu. Pour assurer leur survie, la plupart ont développé des mécanismes de dispersion temporelle, tels que des organes de réserve et une banque de graines dans le sol. La longévité de cette banque de graines peut atteindre plusieurs décennies, ce qui permet aux espèces de persister malgré des perturbations temporelles imprévisibles (Grime, 1988; Mahaut et al., 2018). La banque de graines favorise la coexistence temporelle entre différentes espèces qui peuvent alors émerger lorsque les conditions sont propices à leur survie (Angert et al., 2009). De la même manière que le partitionnement de ressources sur le plan spatial peut soutenir des espèces ayant différentes stratégies d'utilisation de ces ressources (**Fig. 6**), l'hétérogénéité environnementale sur le plan temporel peut également permettre la coexistence de stratégies fonctionnelles contrastées (Morin, 2009). Il convient également de noter que la dispersion temporelle par la banque de graines et la dispersion spatiale sont interdépendantes et

interagissent, ce qui influe sur les dynamiques des métacommunautés (Wisnoski & Shoemaker, 2022).

Les filtres biotiques et abiotiques mentionnés précédemment (climat, niveaux de ressources et perturbations associées aux pratiques agricoles, interactions entre espèces) varient dans le temps et peuvent avoir un impact significatif sur la structure et la fonction des communautés (**Fig. 10**). Les pratiques agricoles notamment varient dans le temps en fonction de la culture. Par exemple, l'enherbement dans les vignobles peut être maintenu toute l'année ou détruit entre le débourrement de la vigne et la récolte en raison de besoins hydriques accrus (Garcia et al., 2018). Les cultures annuelles peuvent être semées à la fin de l'été ou de l'hiver, ce qui influence la temporalité des pratiques et les espèces associées à ces cultures (Gunton et al., 2011). Par ailleurs, les réglementations gouvernementales telles que les restrictions sur l'utilisation des pesticides, varient d'une culture à l'autre, ce qui peut entraîner des tendances temporelles variables sur le long terme (Mihaela, 2019). Par exemple, ces dernières années ont été marquées par le développement de l'enherbement dans les vignes, souvent dans l'objectif de limiter les opérations de désherbage, de prévenir l'érosion des sols et d'en restaurer la fertilité, mais aussi pour répondre aux récentes interdictions d'herbicides dans les vignobles (Metay et al., 2022). Enfin, une combinaison de facteurs historiques, socio-économiques, culturels et environnementaux sont à l'origine d'évolutions agricoles propres à chaque région. Par exemple, l'abandon du labour dans les parcelles agricoles peut être lié à l'existence d'un risque d'érosion ou d'un sol pierreux (Le Roux et al., 2008).

Tout comme pour la dimension spatiale, il est possible de distinguer différentes échelles temporelles. En effet, l'importance relative des filtres écologiques peut varier selon les saisons, les années, voire même sur plusieurs décennies. Par exemple, la saisonnalité peut expliquer jusqu'à 28% de la variation fonctionnelle des communautés d'adventices en vigne, avec des espèces stress-tolérantes et conservatrices qui dominent en été en raison de conditions météorologiques plus stressantes et d'un nombre moins important de désherbages chimiques (Bopp et al., 2022). Sur une échelle de moins de 5 ans, le désherbage chimique favorise l'apparition de communautés adventices à stratégie conservatrice, tandis que la diversification des pratiques de gestion en vigne sur les 40 dernières années a conduit à l'émergence de communautés 20% moins compétitives (Bopp, 2023).



1



Enherbement



Désherbage chimique

Source: IGN, <https://remonterletemps.ign.fr/>

2



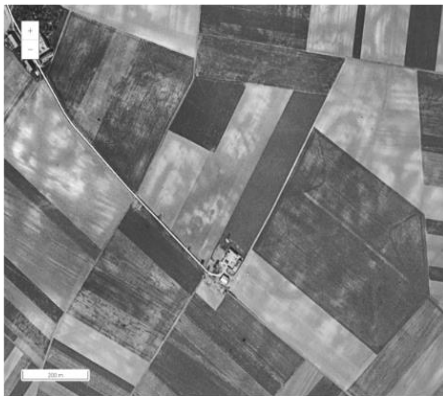
1950 - 1965



Aujourd'hui

Source: IGN, <https://remonterletemps.ign.fr/>

3



1950 - 1965



Aujourd'hui

Fig. 10. Illustration des variations temporelles des facteurs environnementaux qui peuvent affecter les communautés des bords de champs. Alors que le changement climatique présente une tendance linéaire claire dans le temps, caractérisée par une augmentation des températures, une diminution des précipitations et une intensification des événements climatiques extrêmes (Denhartigh, 2014), les tendances d'évolution paysagère et agricole en France sont plus incertaines. Les niveaux d'intensification des systèmes de culture peuvent varier d'une saison à l'autre ou au cours d'une décennie. ¹ Nous illustrons ce phénomène par des photos d'une même parcelle viticole avant et après désherbage chimique. Concernant les évolutions paysagères, il existe des disparités régionales marquées (Rieucou, 1962). ² Ces photos ont été prises à Entre-Vignes (Hérault) et témoignent d'une diversification croissante du paysage depuis les années 50. On peut notamment y voir la présence accrue de haies forestières et d'arbres (à noter que la surface forestière a augmenté de 35% en France depuis 1950, Le Roux et al., 2008), une plus grande diversité de cultures (pas seulement la vigne) ainsi que davantage d'habitations. La parcelle entourée en rouge a été échantillonnée dans le cadre de cette thèse. ³ Ces photos ont été prises à Gironville (Seine-et-Marne) et illustrent une simplification notable du paysage depuis 1950, avec un remembrement agricole (regroupement des parcelles pour minimiser les temps de manœuvre des machines agricoles; 15 millions d'hectares ont été remembrés en France depuis 1945, Le Roux et al., 2008).

4 L'approche multi-espèces : étude de cas des coléoptères

4.1. *Les coléoptères : de précieux bioindicateurs et acteurs clés des services écosystémiques*

Jusqu'à présent, nous avons introduit le concept d'agrobiodiversité et ses déterminants à travers le prisme des plantes, mais il est important de considérer d'autres groupes taxonomiques, comme les insectes. La perte d'habitats, notamment par la conversion à l'agriculture intensive, est la principale cause du déclin mondial des insectes, suivie des pollutions, principalement les pesticides et les fertilisants (**Fig. 11**, Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Une compréhension plus approfondie des causes de ce déclin est essentielle pour

enrayer le phénomène. Dans le cadre de cette thèse, nous avons choisi d'étudier le groupe des coléoptères (Coleoptera), car ils représentent l'ordre d'insectes le plus diversifié, avec environ 400 000 espèces dans le monde, soit 40% des insectes (Andrade et al., 2021). Les coléoptères se distinguent par une remarquable diversité de traits biologiques, qu'ils soient liés à la morphologie, à la physiologie, à la phénologie ou au comportement, ainsi que par une grande diversité écologique. Pour illustrer cette diversité, nous pouvons citer quelques exemples concrets tels que leur mode de vie diurne ou nocturne, leur capacité à se déplacer sur le sol ou dans les airs, leur cycle de vie pouvant durer d'une à plusieurs années, et la présence de leurs larves dans le sol ou sur la végétation (Kromp, 1999). De plus, ils ont une large gamme de régimes trophiques allant des prédateurs aux phytophages, xylophages, saproxylophages, floricoles, granivores, mycophages, saprophages, coprophages, nécrophages et parasitoïdes (Fig. 12, Richard & Maquart, 2019). Cette diversité remarquable englobe l'ensemble des régimes trophiques existants chez les insectes, offrant une opportunité intéressante pour mieux comprendre les impacts agricoles sur ces derniers (Rainio & Niemelä, 2003; Corcos et al., 2021).

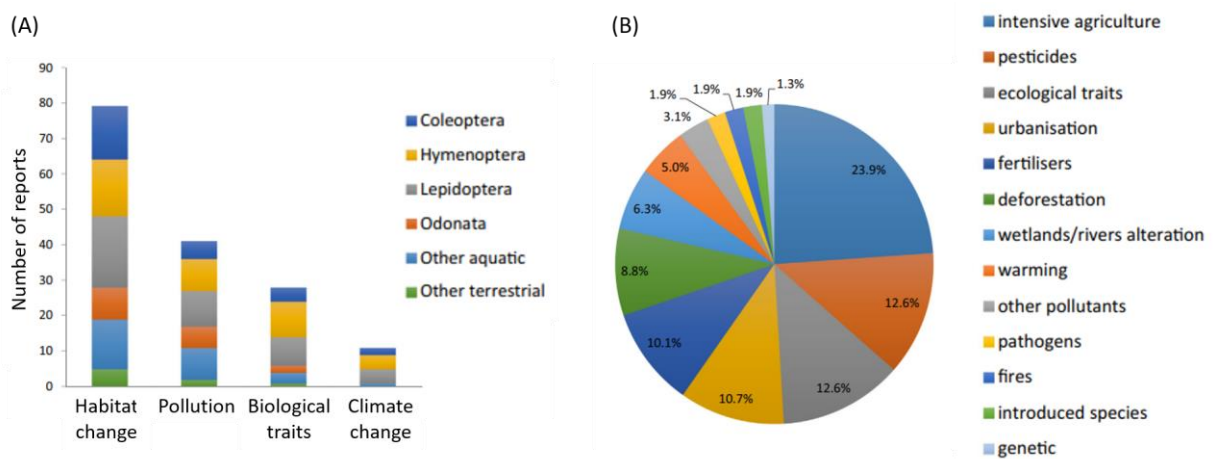


Fig. 11. Les principaux facteurs de déclin des insectes d'après la littérature (A) en fonction de leur groupe taxonomique et (B) pour l'ensemble des insectes. L'ensemble des facteurs agricoles réunis (agriculture intensive, pesticides, fertilisants) sont identifiés comme étant à l'origine du déclin des insectes dans 46,6% des études. Graphiques issus de Sánchez-Bayo & Wyckhuys (2019).

Les coléoptères ont aussi été identifiés comme un groupe d'insectes intéressant pour la bioindication des perturbations environnementales et anthropiques, telles que les changements d'usage des terres, les pratiques agricoles, la pollution aux métaux lourds et aux pesticides (Avgin & Luff, 2010; Ghannem et al., 2018; Kromp, 1999). Les bousiers (Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae), les carabiques (Carabidae) et les coccinelles (Coccinellidae) sont des groupes ayant subi des déclin considérables, principalement en raison de la perte d'habitats et de l'intensification agricole (**Fig. 11**, Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). Les taux de déclin annuels des coléoptères sont aussi importants que ceux des lépidoptères et même supérieurs à ceux des hyménoptères (Dirzo et al., 2014). Les coléoptères sont plus souvent ciblés par des programmes de conservation (New, 2006), car ils soutiennent de nombreux services écosystémiques tels que la régulation des populations d'insectes, la décomposition de la matière organique, la dispersion des graines, la pollinisation, l'amélioration de la qualité des sols et la fourniture de nourriture pour les espèces qui les consomment, notamment les oiseaux (Kuiper, 2015; Kulkarni et al., 2015; Nichols et al., 2008; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019). La famille des Carabidae est la plus étudiée de toutes, car elle comprend majoritairement des espèces polyphages et prédatrices qui assurent un service de contrôle des ravageurs pour l'agriculture.

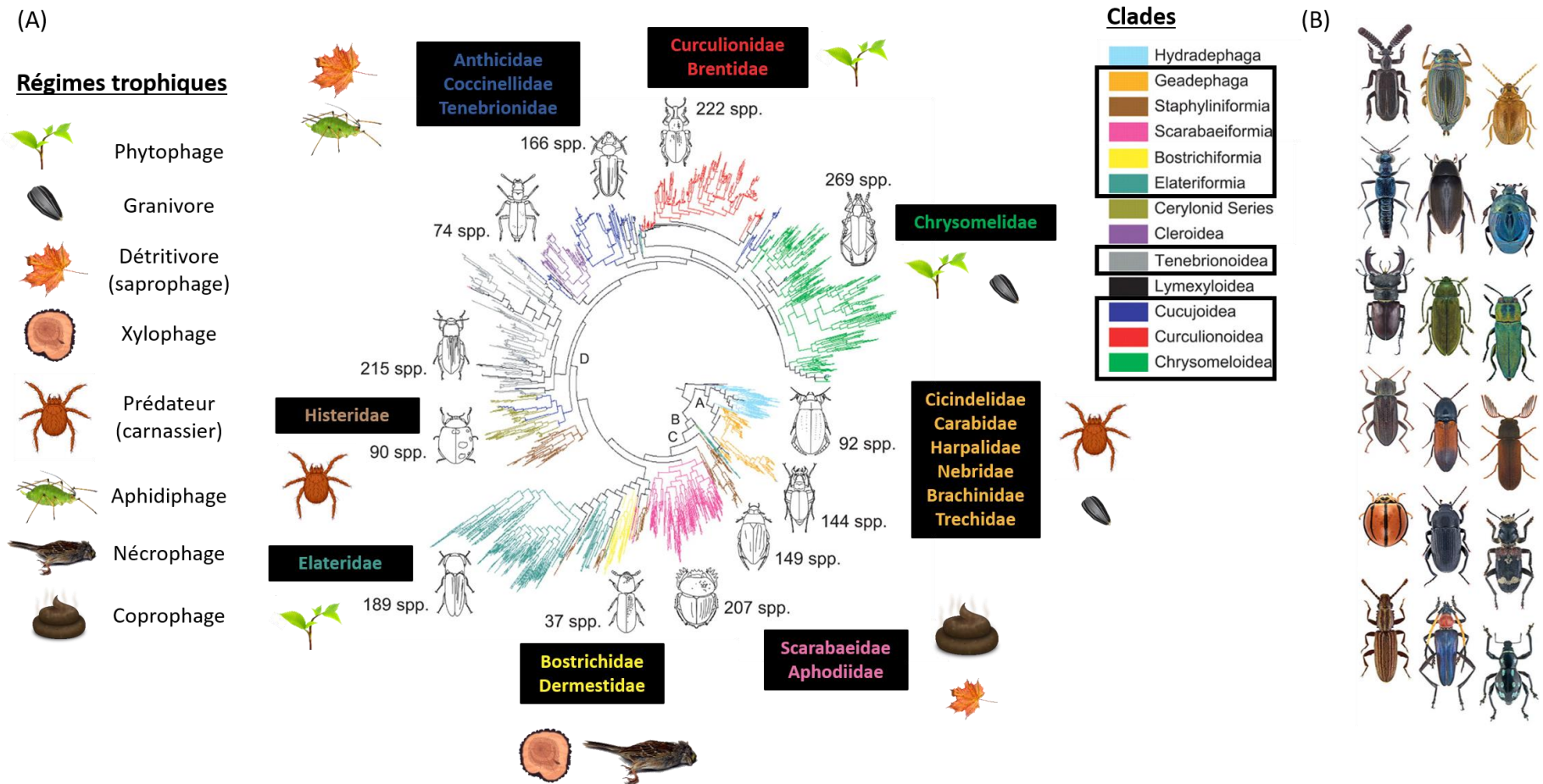


Fig. 12. (A) Arbre phylogénétique issu de Hunt et al. (2007), illustrant la diversité des principaux clades de coléoptères. Les clades échantillonnés dans le cadre de cette thèse sont encadrés en noir. Les familles représentées par plus d'un spécimen ont été remplacées sur cet arbre phylogénétique, accompagnées du régime trophique des espèces capturées. (B) Photos issues de Toussaint et al. (2017), illustrant la grande diversité morphologique au sein des coléoptères.

4.2. *Interactions biotiques et lien avec les pratiques*

Les interactions biotiques impliquant des coléoptères sont relativement bien connues. Les coléoptères sont impliqués dans des réseaux d'interaction complexes avec les plantes (en tant que ressource ou habitat), ainsi qu'avec d'autres invertébrés en tant que proies (tels que les pucerons, les larves de lépidoptères, les collembolés...). Ces relations sont souvent décrites comme des interactions « bottom-up », car elles sont régies par les niveaux trophiques inférieurs qui structurent les communautés d'herbivores et de prédateurs. Des interactions intra-guildes telles que la compétition et la prédation sont également possibles entre coléoptères (Kromp, 1999). Enfin, les coléoptères peuvent aussi avoir des effets « top-down » sur les groupes trophiques inférieurs. Par exemple, la consommation de graines d'adventices par les carabes granivores peut modifier la structure des communautés végétales (Labruyère, 2016).

Certaines pratiques agricoles, comme le labour et l'épandage de pesticides, ont été reconnues comme ayant un impact néfaste sur la diversité des coléoptères (Kulkarni et al., 2015; Navntoft et al., 2006). Il est important de souligner que ces impacts peuvent être directs, mais aussi indirects, en passant par un effet sur la végétation (Rouabah et al., 2015). Cependant, l'importance relative de ces effets directs et indirects en contexte agricole n'a jamais été quantifiée. On ignore également comment la végétation influe sur les niveaux de compétition et de filtrage, en tant qu'habitat et ressource trophique pour les coléoptères. Chaque pratique agricole affecte différemment la végétation, mais nous ignorons comment cela se traduit dans les communautés de coléoptères, en particulier en ce qui concerne l'importance des différents régimes trophiques.

5 Données de la thèse

La majorité des données utilisées dans cette thèse sont issues du réseau 500-ENI, qui est un réseau de surveillance biologique du territoire à l'échelle de la France, déployé en 2012 par le Ministère de l'Agriculture dans le cadre du plan Ecophyto II. Ce plan a été mis en place suite au Grenelle de l'Environnement, avec pour objectif la réduction de l'utilisation des produits phytopharmaceutiques en zones agricoles et non agricoles. L'objectif principal du réseau 500-ENI est d'assurer un suivi régulier des effets non-intentionnels des pratiques agricoles sur des organismes non-cibles. Quatre groupes taxonomiques font l'objet d'un suivi annuel : les plantes, les coléoptères, les oiseaux et les vers de terre. Le réseau comprend 543 parcelles agricoles, dont 380 cultures annuelles (à base de rotation de blé tendre d'hiver et de maïs), 105 vignobles et 58 cultures en maraîchage centrées sur la production de laitue (**Fig. 13**). Environ 20% des parcelles sont en agriculture biologique et 80% en agriculture conventionnelle. La zone étudiée est la bordure herbacée se trouvant entre l'interface cultivée (dernière rangée de culture) et l'habitat adjacent.

Des données agricoles, environnementales et biologiques sont enregistrées depuis 2013 par les quelques 300 observateurs du réseau dans une base de données mise à jour tous les 6 mois. Le protocole d'acquisition des données est donc standardisé, ce qui permet d'assurer leur cohérence à une échelle nationale. Nous disposons de données temporelles sur la gestion appliquée à la bordure (fauchage, broyage...) et sur les pratiques agricoles de la parcelle adjacente (pesticides, labour, fertilisation, séquence culturale...). D'autres facteurs caractérisent la bordure, comme la largeur et le type d'habitat directement adjacent (haie, fossé, route...). Sur le plan biologique, nous disposons de relevés floristiques annuels et de relevés trisannuels de coléoptères depuis 2013.

Le chapitre 3 de cette thèse intègre également des parcelles viticoles de la région du Montpelliérais (Languedoc, **Fig. 13**) qui ont fait l'objet d'un suivi de plantes et de coléoptères au printemps 2021.

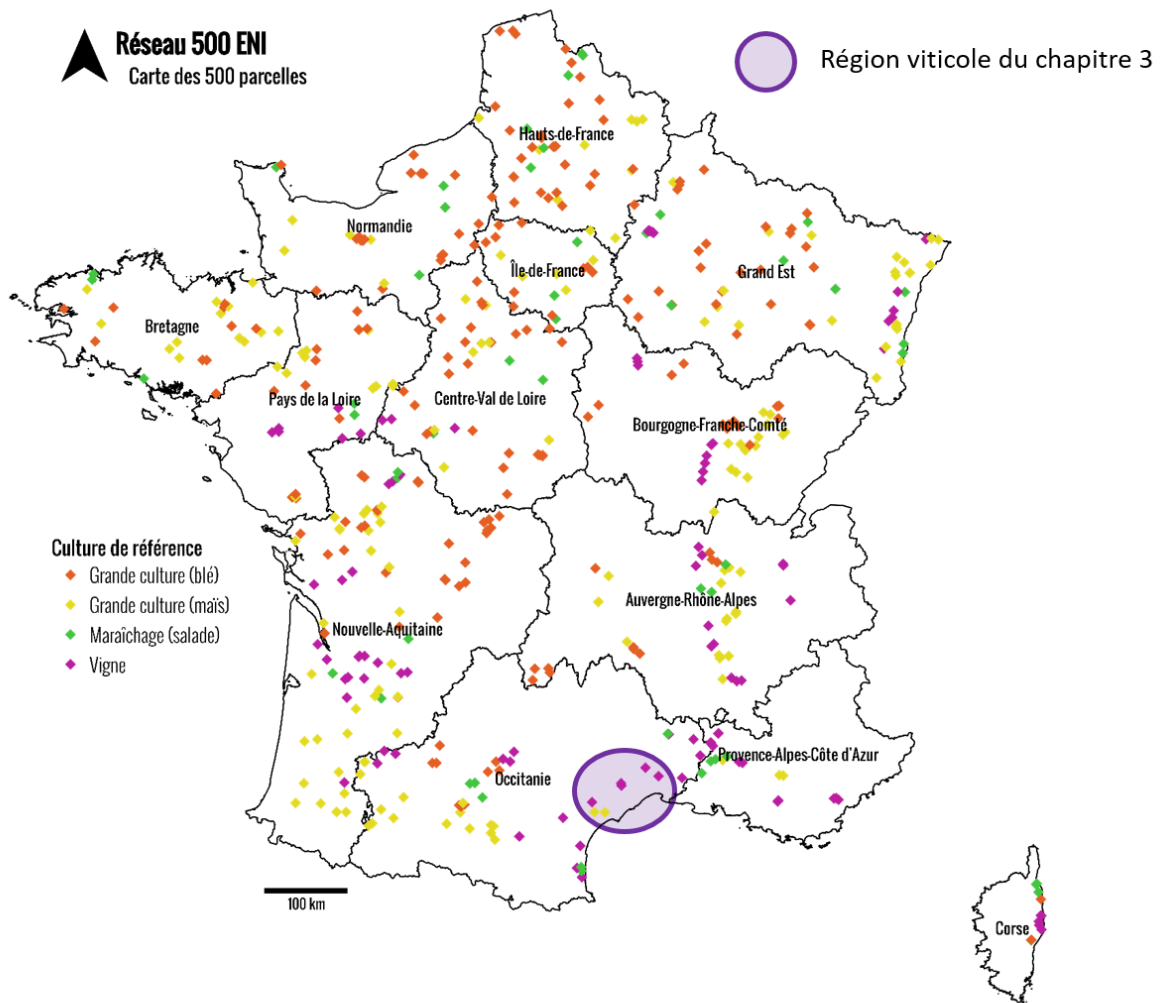


Fig. 13. Parcelles du réseau 500-ENI. Cette carte a été produite par l’animateur national du réseau, Victor Dupuy. Pour plus de détails sur le réseau, vous pouvez vous référer au datapaper de Andrade et al. (2021). La région en violet indique la zone d’échantillonnage utilisée dans le chapitre 3, qui inclut des parcelles additionnelles ne faisant pas partie du réseau 500-ENI.

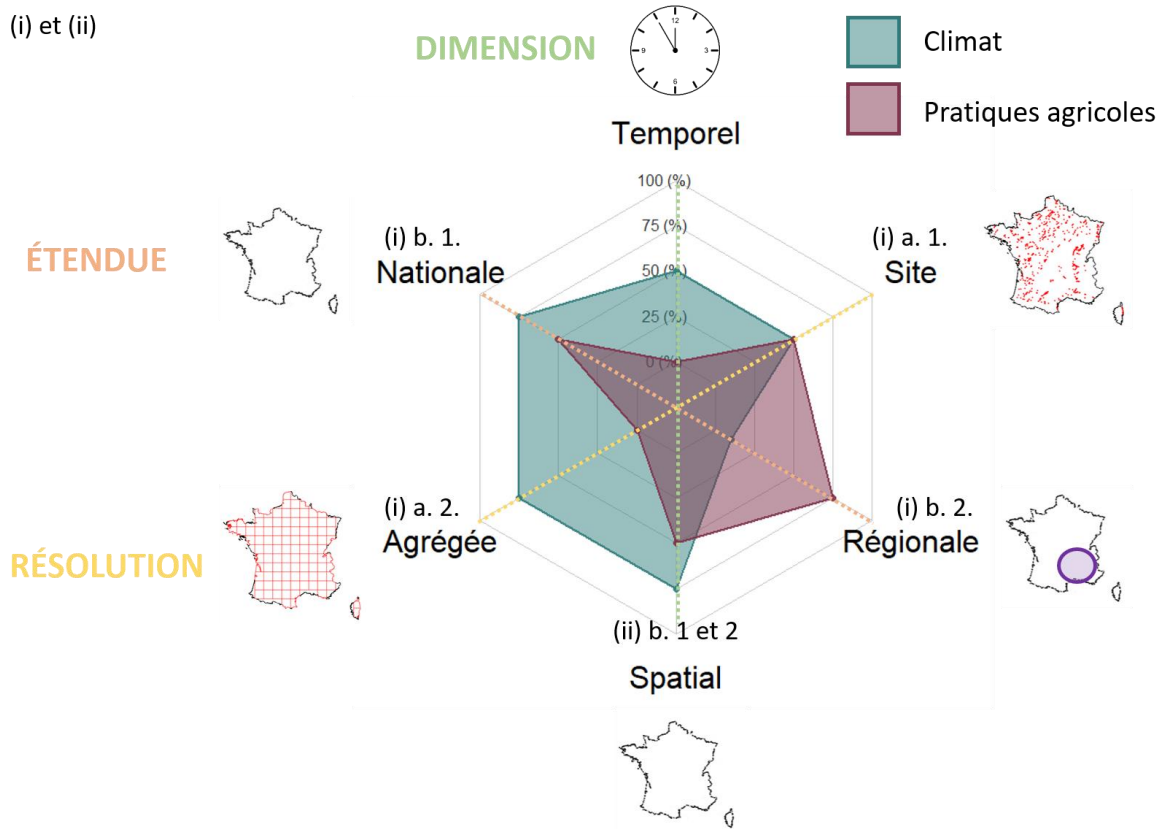
6 Questions de recherche et hypothèses

La thèse comporte trois questions principales :

- (i) Quels sont les effets relatifs des conditions pédoclimatiques, paysagères et des pratiques agricoles sur la diversité et la composition taxonomique des communautés végétales des bords de champs à différentes échelles spatiales (résolution et étendue) ? (Chapitre 1)
- (ii) Quelle est l'importance relative du climat et des pratiques agricoles pour expliquer les variations spatiales et temporelles de la diversité et de la composition fonctionnelle des communautés végétales des bords de champs ? (Chapitre 2)
- (iii) Est-ce que les communautés de coléoptères (diversité et abondances) répondent aux pratiques agricoles de manière directe ou indirecte à travers leur lien avec la flore ? Dans ce dernier cas, l'impact est-il médié par l'habitat fourni par la flore ou par la ressource trophique qu'elle offre ? (Chapitre 3)

Les hypothèses générales sont en **Fig. 14**, mais seront davantage détaillées dans chaque chapitre.

(i) et (ii)



(iii)

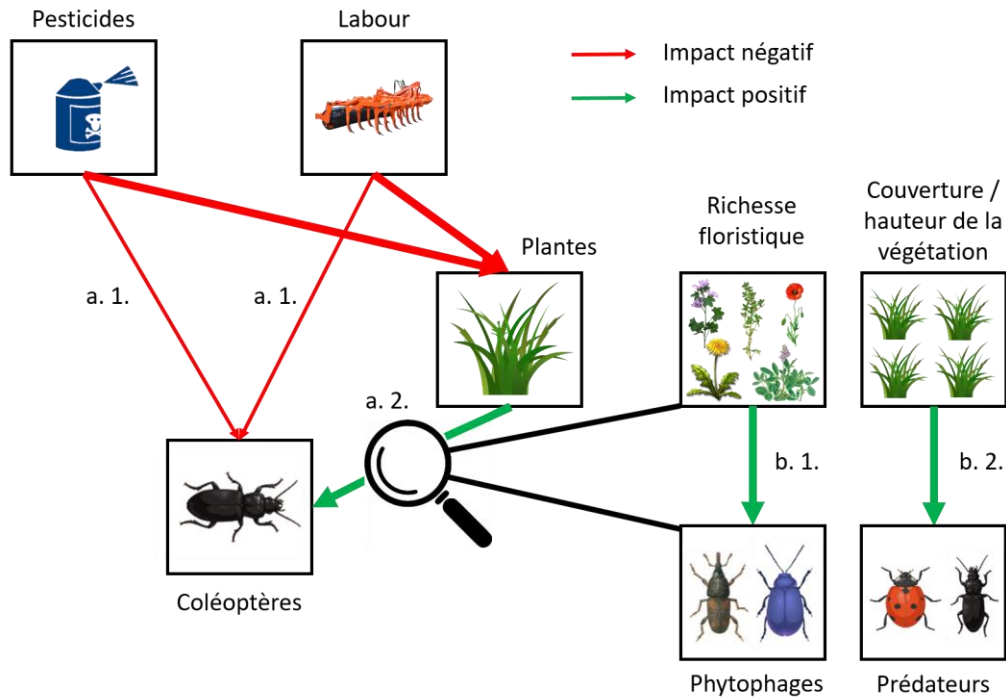


Fig. 14. Schéma conceptuel des différentes hypothèses de la thèse (notées a.1., a.2., etc... se référer aux transitions entre chapitres pour de plus amples détails sur ces hypothèses). (i) et (ii) Hypothèses des questions 1 et 2, représentant l'importance relative attendue du climat et des pratiques agricoles dans la structuration des communautés végétales, en fonction de la

dimension et de l'échelle spatiale étudiées. Les pourcentages de variation expliquée sont arbitraires et sont fournis uniquement pour permettre une comparaison globale entre les axes. (iii) Hypothèses de la question 3. L'épaisseur des flèches indique la force des relations attendues.

CHAPITRE 1 – Spatial scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities



Womboart. Agriculture. <https://dream.ai>

« The major weakness of traditional community ecology, and why it has so conspicuously failed to come up with many patterns, rules and workable contingent theory, is its overwhelming emphasis on localness » (Lawton, 1999)

Ce chapitre s'appuie sur les données agricoles et les relevés floristiques du réseau 500-ENI entre 2013 et 2019, agrégées à l'échelle de 462 parcelles. Les effets des pratiques agricoles sur la biodiversité sont notre principal sujet d'intérêt, mais ils ne peuvent être pleinement compris sans prendre en compte les filtres environnementaux que sont les gradients pédoclimatiques. Des données de climat, de sol et de paysage ont donc été récupérées dans des bases de données externes à partir des coordonnées des sites. **L'objectif de ce chapitre est de tester si les effets relatifs du climat, du sol, du paysage et des pratiques agricoles sur la diversité et la composition taxonomique des communautés de plantes varient en fonction de la résolution et de l'étendue spatiale.** Nous avons posé les hypothèses suivantes:

- a. *Importance relative des filtres pédoclimatiques, paysagers et agricoles en fonction de la résolution spatiale*
 1. A la résolution du site, les pratiques agricoles expliqueront davantage de variation dans la structuration des communautés qu'aux résolutions agrégées.
 2. Aux résolutions agrégées, les conditions pédoclimatiques et paysagères expliqueront davantage de variation dans la structuration des communautés qu'à la résolution du site.

- b. *Importance relative des filtres pédoclimatiques, paysagers et agricoles en fonction de l'étendue spatiale*
 1. A l'étendue nationale, les conditions pédoclimatiques et paysagères expliqueront davantage de variation dans la structuration des communautés qu'à l'étendue régionale.
 2. A l'étendue régionale, les pratiques agricoles expliqueront davantage de variation dans la structuration des communautés qu'à l'étendue nationale.

Nos résultats mettent en évidence que la résolution et l'étendue spatiale n'ont pas la même influence sur la richesse spécifique et la composition. Les pratiques agricoles sont les principaux déterminants de la richesse spécifique, sauf lorsque les données sont agrégées dans des cellules plus larges de 40 à 75 km, où les facteurs climatiques et paysagers deviennent plus importants (**Fig. 15**). Plus précisément, l'utilisation d'herbicides et de fertilisants diminue la richesse à l'échelle du site, tandis que la température moyenne annuelle et la diversité culturelle dans le paysage augmentent la richesse à des résolutions plus larges. En ce qui concerne la composition, le climat est le principal facteur structurant à l'échelle nationale, mais son influence diminue aux résolutions spatiales plus grossières ou lorsqu'on se place à une étendue régionale (**Fig. 15**). Les effets des pratiques agricoles sont alors davantage perceptibles à ces échelles et varient selon la région biogéographique considérée. Nos hypothèses a.1. et a.2. sont donc validées pour la richesse spécifique, mais rejetées pour la composition. A l'inverse, notre hypothèse b.1. est validée pour la composition mais rejetée pour la richesse, tandis que l'hypothèse b.2. est entièrement validée.

Ce chapitre est actuellement en révision depuis mars 2022, dans la revue *Basic and Applied Ecology* : Poinas, I., Fried, G., Henckel, L., & Meynard, C. N. (2023). Spatial scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities. *bioRxiv*.

<https://doi.org/10.1101/2023.03.02.530797>

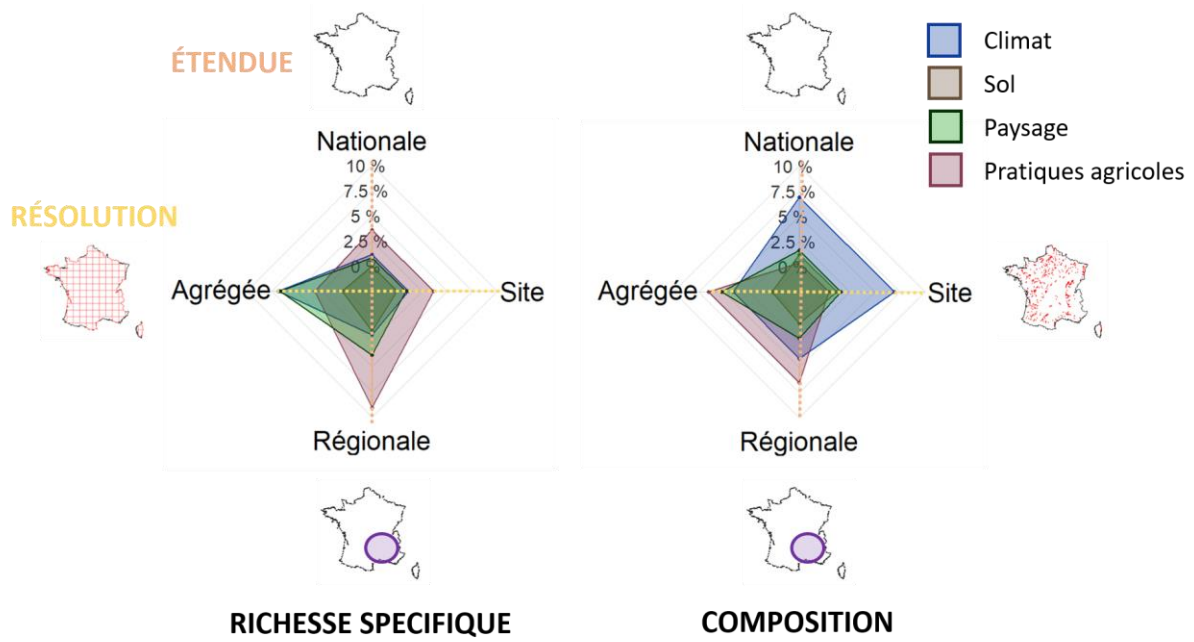


Fig. 15. Résumé graphique du chapitre 1. Les pourcentages explicatifs de chaque type de facteur sont représentés en fonction de la résolution spatiale et de l'étendue, pour la richesse spécifique et la composition.

Agricultural drivers of field margin plant communities are scale dependent

Isis Poinas^{a,b,1}, Guillaume Fried^b, Laura Henckel^c, Christine N Meynard^a

^a CBGP, INRAE, CIRAD, Institut Agro, IRD, Univ Montpellier, Montferrier-sur-Lez, France

^b Anses, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité Entomologie et Plantes invasives, Montferrier-sur-Lez, France

^c INRAE Dijon, UMR Agro-écologie, Dijon, France

Authorship statement: I.P., G.F. and C.M. planned and designed the research; L.H. contributed to data processing; I.P. analyzed the data and wrote the first draft of the manuscript; G.F., L.H. and C.M. contributed substantially to revisions. All authors gave final approval for publication.

Data accessibility statement: Data available via the Data INRAE Repository, at <https://doi.org/10.57745/NMIPCY> (not yet published)

Number of words in abstract: 281

Number of words in main text: 6418

Number of cited references: 48

Number of tables: 4

Number of figures: 3

¹ Corresponding author. Tel: +33 6 86 53 41 80. Corresponding address: 755 avenue du campus Agropolis, CS 30016, 34988 Montferrier-sur-Lez Cedex, France
E-mail address: isis.poinas@inrae.fr.

Abstract

In recent decades, agricultural intensification has led to a strong decline in biodiversity. Field margins act as shelters and dispersal corridors for biodiversity in highly disturbed landscapes, and are critical to the maintenance of ecosystem services. However, they are also impacted by agricultural practices in neighbouring fields. Agricultural impacts are often studied at field to landscape scales, and rarely across biogeographic regions. One of the challenges in large-scale studies is the lack of standardized monitoring schemes including both biodiversity and accurate estimation of agricultural practices. Here, we take advantage of a national monitoring scheme in 462 sites in France, to assess the effects of agricultural practices on field margin flora at different extents and resolutions. We used spatial simultaneous autoregressive and generalized dissimilarity models to assess the response of plant richness and composition to climatic, soil and landscape conditions, and to agricultural (fertilization, herbicides) and margin management drivers. Analyses were repeated at the site-level, 40 and 75 km resolutions, and at regional and national extents. We found that the impact of agricultural practices on species richness was most important at the site-level, whereas climate and crop diversity became more important at the 75 km resolution. Compositional variations responded differently, with climate being more important at the site-level, and fertilization and crop diversity at the coarsest resolution. There was a strong variation in the variance explained by models among regions, but climate effects were weaker within biogeographic units compared to the national level, and different agricultural practices stood out as influential in different regions, suggesting that the regional context is fundamental in determining plant community structure. To efficiently conserve biodiversity, we therefore recommend the implementation of agricultural measures adapted to each region.

Keywords: field margin, arable plants, agroecosystem, spatial scale, resolution, extent, species pool, crop diversity, agricultural practices

Introduction

Since the second half of the 20th century, agricultural intensification has resulted in steady declines in biodiversity across a wide range of taxa and habitats (Emmerson et al., 2016). The mechanization of agriculture and the resulting aggregation of cropped fields has contributed to the loss of semi-natural areas, such as herbaceous field margins, defined here as uncultivated vegetated strips located between the cropland and the adjacent habitat. Despite their modest area in agroecosystems, field margins play an important ecological role as sources of food, habitat and dispersal corridors for endangered species (Storkey et al., 2011), pollinators (Zamorano et al., 2020) and pest predators (Woodcock et al., 2016). Locally, they also buffer pesticide and fertilizer drift into adjacent terrestrial and aquatic habitats (Haddaway et al., 2018). Their importance has been increasingly recognized in recent European agricultural policies, for example through the conditioning of a green payment provided that margin strips are preserved (Matthews, 2013). Field margins also represent ecotones, with a mix of weed and ruderal species, which are well adapted to agricultural disturbances, along with some other species that are more typical of grasslands and forests (Aavik & Liira, 2009). All these characteristics make of field margins a valuable environment to study the unintended impacts of agriculture on biodiversity.

At the field scale, agricultural practices play a key role in shaping the species distribution and diversity of plants in field margins (Marshall & Moonen, 2002). Chemical inputs such as pesticides and fertilizers often drift to adjacent habitats creating unintended disturbances in field margin communities. Practices such as sowing date, fertilization level, herbicide use and management of the margin flora using mowing, herbicides or grazing, vary by crop and production type, selecting species that are adapted to these disturbances (Fried et al., 2018; Bassa et al., 2011). Agricultural practices also impact dispersal dynamics (Tschardt et al., 2005). At the landscape scale, the proportion and diversity of non-crop habitats (Rader et al., 2014) and crop diversity (Sirami et al., 2019) have positive effects on field margin biodiversity. At the regional and national scale, cropping systems are defined by the sequence of crop successions along with the cultural practices associated to each crop (Leenhardt et al., 2010), which are themselves correlated to climate and topography for example. In France, this has been the basis to define stable uniform agricultural units called “agricultural regions” (Richard-Schott, 2009). Long-term practices over these homogeneous regions could potentially

influence the available species pool at larger spatial and temporal scales. It is therefore possible that a given agricultural practice has different local effects on biodiversity depending on the regional species pool (Cornell & Harrison, 2014). Considering local and regional effects at different scales is therefore important to have a better understanding of agricultural practices that could favor biodiversity.

In ecology, spatial scale is usually defined by two attributes: resolution (or grain) and extent, both of them having a strong importance on the processes unveiled. Spatial grain is the size of the unit of analysis. It is often assumed that coarser resolutions allow ignoring local stochasticity to focus on the main patterns structuring communities (Chase, 2014). For example, landscape variables are expected to have the greatest influence when the grain size is closest to the average area of the different habitats. However, using excessively coarse resolutions may lead to uninformative patterns (Viana & Chase, 2019). Spatial extent, on the other hand, is the total area covered by the sampling. It determines the range of variability in some environmental gradients, as well as the potential of inclusion of dispersal processes (Viana & Chase, 2019). Naturally, local filters such as farming practices are easier to detect at small extents and within biogeographic regions, where different study sites are more likely to represent homogeneous conditions for large-scale gradients such as climate (Viana et al., 2016).

Few studies have examined the integration of several spatial scales in agroecosystems. Some have suggested that agricultural effects could prevail at fine spatial grains. For instance, Guerrero et al. (2014) found that weed species richness in Spain decreased linearly with field-level intensification, but remained constant at the landscape level. However, Berquer et al. (2021), focusing at a resolution under 1 km, found the opposite pattern, with field margin communities showing a greater influence of landscape than agricultural practices. Concepción et al. (2012) revealed that extensive farming has a weaker positive impact on weed diversity at the field center and inner field edge when the landscape is less diversified within a 500 m radius. This suggests that landscape-scale simplification or intensification may result in a depletion of the regional species pool, which then becomes primarily composed of species adapted to agricultural disturbances. Regarding spatial extent, although some studies have addressed national (Rader et al., 2014), continental (Billeter et al., 2008) or regional scales (Nascimbene et al., 2012), they have included a small sample size or have lacked standard

survey protocols across plots, often using proxies rather than direct measures of the targeted agricultural practices. Therefore, issues of scale in agroecosystems remain largely under-represented in the literature.

Here we aimed at studying the effects of spatial resolution and extent, for a better understanding of the effects of agricultural practices on plant diversity and composition in field margins. We relied on a standardized national monitoring effort in 462 agricultural field margins covering France between 2013 and 2019, and including monitoring of plant communities as well as agricultural practices. Previous analyses of this dataset at a site-level showed that vegetation composition was primarily structured by landscape and soil, and secondarily by agricultural intensification (Andrade et al., 2021; Fried et al., 2018). Composition was driven by margin management and fertilization, while species richness responded to herbicide use. However, these previous analyses did not explore the role of scale in their results, or whether the relative influence of agricultural practices on margin plant communities were consistent across regions. Building on these first findings, here we investigated the potential influence of spatial extent and resolution of analysis on the drivers of field margin plant communities. Because agricultural practices are site-specific whereas landscape, soil and climatic conditions tend to have a greater range of values within larger grid cells, we hypothesized that the effects of the former would dominate at finer resolutions, while the latter would stand out at coarser resolutions. Regarding spatial extent, we expected soil and climate variables to dominate plant community structure at the national extent and become less important within biogeographic regions, providing a clearer picture of the influence of agricultural practices at the regional extent.

Materials and methods

Vegetation surveys

We used vegetation data from a national monitoring effort, the 500-ENI network, which is funded by the French Ministry of Agriculture (see details in Andrade et al., 2021). Note that raw data access requires a request to the Ministry and is conditional on confidentiality of some information, such as site coordinates; however, all datasets used in the following analyses are available in a repository (see the data accessibility statement). Agricultural field margins

covering continental France, were surveyed yearly since 2013, representing a total of 543 unique sites between 2013 and 2019 (including some site turnover between years, see **Appendix A, Fig. SA.1**). Here we selected a subset of sites that had at least five years of botanical data between 2013 and 2019, resulting in a total of 462 sites for the rest of the analysis. These survey sites were located in field margins representing four main crop types: annual crops (with winter wheat or maize as the main crop production, but including other crops in the rotation), market gardening crops (mainly lettuce) and vineyards. The proportion of sites under organic farming was roughly 20%, but agricultural practices covered a wide range of pesticide application, fertilizers and soil management. Botanical surveys were performed at peak flowering (between the end of April and the beginning of August, depending on the region). At the national scale, this represented 3079 observations (year x site) and 689 plant species. The transect line within each site was located in the middle of the field margin, equidistant from the cropland and the adjacent habitat. Along this transect, plant species were identified in ten 1 m² sub-plots (**Appendix A, Fig. SA.2**). Presence-absence was recorded for each species and observation. Here we used frequency of occurrence averaged across years (0 = was never detected in that site; 1 = was registered for all surveyed years in that site), as an index of relative abundance in the species-by-site matrices.

Explanatory variables

We gathered two sets of explanatory variables: the first set came directly from the 500-ENI network and reflects agricultural practices assessed directly on the sites (see Andrade et al., 2021); the second set was compiled from external open access databases. These include soil, climate and landscape data (see below).

Agricultural practices were reported yearly from interviews of farmers into an online database according to a national standardized acquisition protocol. This data related to fertilization, pesticide use, tillage and boundary management (**Appendix A, Fig. SA.3**). Soil characteristics in the 0-5 cm layer were acquired at a resolution of 250 m from SoilGrids (Hengl et al., 2014). Climatic data by year and season were obtained from the Chelsa database for the period 1979-2013, at a resolution of 1 km (Karger et al., 2017). By using this dataset, we assumed that climate did not change dramatically between this period and our sampling period, or that any

change that did occur conserved a similar spatial structure of climatic variability across sites. We also extracted landscape descriptors from OSO land cover maps at a 10 m resolution for 2016 (Inglada et al., 2017). We considered percent cover of eight landscape classes (**Appendix A, Fig. SA.3**) within buffers of 1 km radius, and used the Shannon diversity index (SHDI) (Turner & Gardner, 2015) to characterize compositional landscape heterogeneity. A Shannon's diversity index was also estimated for crop landscape diversity within a buffer of 1 km, considering 17 types of crops (**Appendix A, Fig. SA.3**) retrieved from the external databases OSO (Inglada et al., 2017), TOPO (IGN, 2019) and the Graphical Parcel Register (IGN & ASP, 2019).

Our dataset contained missing values for agricultural drivers that were occasionally left empty by the local observers. We used a multivariate imputation method based on a random forest algorithm (package mice of R v.4.0.0, Buuren & Groothuis-Oudshoorn, 2011) to complete these data (see **Appendix B** for details).

For compositional analyses, all explanatory variables were standardized to have equal mean and standard deviation. We limited the number of explanatory variables to seven (**Table 1**) so that we could include the same ones at different resolutions (see section on data analysis below). We aimed at representing the essential variables in different categories (climate, soil, landscape and practices) ensuring that they were not highly correlated (Pearson correlation coefficient < 0.6). We retained mean annual temperature and soil pH, since they are known to be tightly related to floristic composition and richness in agroecosystems (Fried et al., 2008). Landscape and crop diversity were selected as indicators of landscape heterogeneity (Rader et al., 2014; Sirami et al., 2019). Finally, we included the herbicide treatment frequency index, the nitrogen dose applied in fertilizers (within adjacent agricultural fields) and the number of margin management events (**Table 1**). These variables have consistently been reported to have a significant effect on field margin communities (Aavik & Liira, 2009; Bassa et al., 2011; Fried et al., 2018).

Table 1. Description of explanatory factors used in analyses, with their abbreviations and scale of computation. The variables computed by observation and then averaged by sites are underlined.

Factors	Abbreviations	Units	Type of factor	Data source	Scale of computation
Mean annual temperature	TEMP	°C x 10	Climate	Chelsa Climate	1 km
Soil pH (water)	PH	pH x 10	Soil	SoilGrids	250 m
Shannon's habitat diversity index	SHDI		Landscape	OSO	1 km
<u>Shannon's crop diversity index</u>	SHDI_C		Landscape	RPG	1 km
<u>Dose of nitrogen (fertilization and amendments)</u>	N_DOSE	kg/ha	Agricultural practices	500-ENI	Site
<u>Treatment Frequency Index of herbicides</u>	HERB		Agricultural practices	500-ENI	Site
<u>Number of management events</u>	MAN		Margin management	500-ENI	Site
Spatial structure	SPAT	m (Lambert 93)	Spatial	500-ENI	Site

Data analysis

We used two statistical methods: spatial simultaneous autoregressive models (SAR) with species richness as response variable, and generalized dissimilarity models (GDM) to study species composition while dealing with nonlinear relationships between environmental distance and species turnover (Ferrier et al., 2007). These two types of analyses were applied at the national extent using different resolutions, and then at regional and national extents using the site-level resolution.

SAR models were implemented with the package *spdep* (function *errorsarlm*) using a correlated spatial error term, which is a function of distance between sites up to a threshold distance, which corresponds to the distance at which autocorrelation becomes non-significant (**Appendix C**) (Cressie, 2015). We can thus model linear relationships that take into account spatial autocorrelation in the data, i.e. the tendency of nearby points to have more similar values than expected by chance. Hereafter, the term "spatial structuring" will be used

interchangeably with "spatial autocorrelation", which can result from an effect of the environment or from an internal process linked to community assembly, such as dispersal limitations (Borcard et al., 2018). Species richness was transformed with a square root to comply with normality. We assessed the residual autocorrelation of each model with a Moran's I test (Thioulouse et al., 2018). We also computed partial regressions using the Nagelkerke pseudo- R^2 (partial determination coefficient) to quantify the relative importance of each predictor (Lichstein et al., 2002; **Appendix C**).

The use of GDMs (R package *gdm*, function *gdm*) to explain variability in species composition is appropriate when species turnover responds non-linearly to environmental factors (Ferrier et al., 2007). The Bray-Curtis dissimilarity among all pairs of sites was modeled as a function of environmental distance (computed for each factor) and geographical distance, which accounts for spatial structure. The environmental table was permuted 500 times to assess variable significance, as recommended for analyses with distance matrices (Ferrier et al., 2007). We then evaluated the importance of each variable in the model with the same procedure as above (partial regressions based on the explained deviance; Maestri et al., 2017).

The different analyses were reiterated at different spatial scales. The first approach was to increase the study resolution by aggregating data into grid cells. We present here results from three resolutions: site-level, 40 km, and 75 km, (**Fig. 1A**, but see **Appendix D & E** for other resolutions). To mitigate the influence of outliers at aggregated scales, we excluded grid cells that contained all sites within less than 5 km from each other in the same grid cell. We also removed grid cells with only one site, as well as cells along land-sea borders with more than 50% of their surface in the water. We also shifted grid placement in three different iterations, to make sure results were robust to the grid placement (**Appendix D**). Overall, this led to some variations in the number of sites and grid cells across analyses, which were investigated by resampling (**Table 2, Appendix D**). Whenever possible, explanatory data were directly extracted at the scale of interest (climate, soil and landscape). All other factors were averaged by grid cell from site-level data, including the frequency of occurrence by site. Species richness in each grid cell was obtained by aggregating site-level species lists to recalculate richness at the aggregated scale. In all spatial analyses involving aggregated datasets, we used the coordinates of the grid cell centroids.

Lastly, we carried out the same analysis using site-level data at two different extents: national and regional. For this purpose, sites were grouped within ten biogeographical regions standing for the wide pedo-climatic and floristic gradients in France (**Fig. 1B**, based on the VégétalLocal map; Office français de la biodiversité, 2021). Only six regions had a sufficient number of sampling sites to be considered in our analyses (>40 sites): Northern Parisian Basin, Southern Parisian Basin, Armorican Massif, Mediterranean Zone, North-Eastern France and South-Western France.

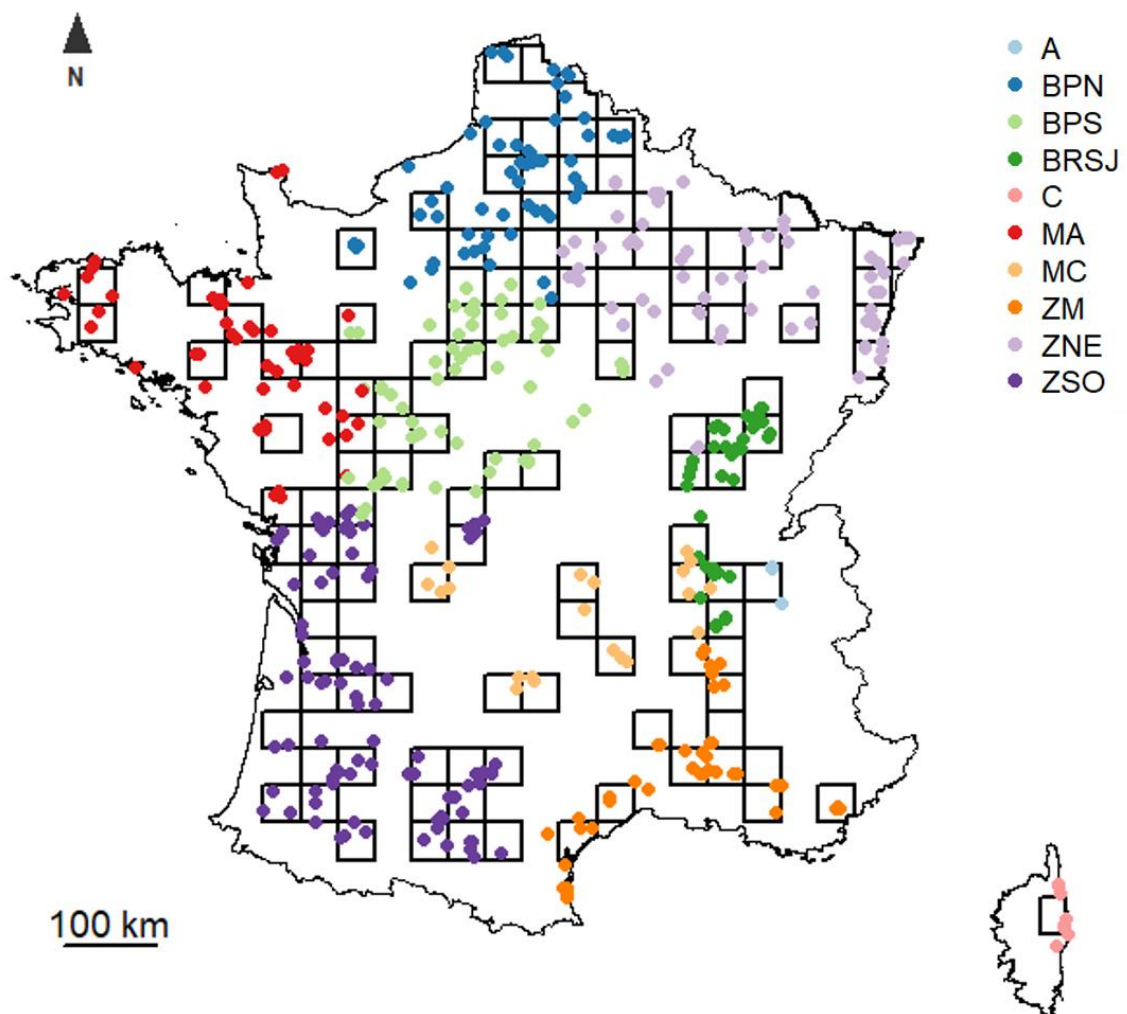


Fig. 1. Distribution map of the field margins surveyed in France distributed in a grid of 40 km and colored according to their biogeographic region. Only cells selected for analyses are presented. A = « Alps », BPN = « Northern Parisian Basin », BPS = « Southern Parisian Basin »,

BRSJ = « Rhone-Saone-Jura Basin », C = « Corsica », MA = « Armorican Massif », MC = « Massif Central », ZM = « Mediterranean Zone », ZNE = « North-Eastern France » and ZSO = « South-Western France ». Note that the regions C, A, MC and BRSJ have been removed from analyses because of their small number of sites.

Table 2. Sample size for each resolution. Grid positions in the aggregated resolutions were shifted to obtain three different positions of the grid system. Means and standard deviations below reflect variations across these grids within each resolution.

Spatial resolution	Site-level	40 km	75 km
Mean number of sites	462	387 ± 9	428 ± 1
Mean number of cells		105 ± 3	71 ± 2
Mean number of sites by cell		3.3 ± 0.1	5.8 ± 0.1

Results

Effects of spatial resolution

At the site-level resolution, the predictors explained 27.8% of the variance in species richness. Herbicides and nitrogen dose were the main drivers and explained respectively 1.5 (p = 0.002) and 1.3% (p = 0.004) of the total variance in species richness, both having a negative effect on richness (**Table 3A**). There was a positive correlation of margin management with species richness that was mainly apparent at the site-resolution (p = 0.018). With respect to plant community composition, the GDM explained 29.5% of deviance (**Table 3B**), the main drivers being mean annual temperature (6.9%, p < 0.001) and soil pH (1.2%, p < 0.001).

With increasing spatial resolution, the importance of climate and landscape (i.e. crop diversity) for species richness increased, while agricultural effects remained constant and small (**Fig. 2A-C**). Temperature had a positive correlation with richness (p = 0.004), while soil pH had no significant effect. Crop diversity was the predominant landscape factor at all aggregated scales, showing a consistent positive correlation with richness, but only significant at the coarsest resolution (75 km, p = 0.017, **Table 3A**). On the contrary, landscape diversity did not seem to have any effect (**Table 3A**). Both herbicides and nitrogen dose reduced the number of species at the site-level, but these effects were not significant at coarser resolutions (**Table 3A**). The proportion of richness that can be explained by spatial autocorrelation was higher at

the site-resolution (11.4%, $p < 0.001$) compared to coarser resolutions where it was non-significant (**Fig. 2A-C**).

With regard to composition, the R^2 of the models increased at coarser spatial grains (**Appendix E, Fig. SE.1**). Climate and landscape (mainly through crop diversity) together contributed to overall differences in species composition among sites, much more strongly than farming practices and soil at all scales (**Fig. 2D-F**). Climate had less effect on composition at coarser resolutions while the effect of landscape increased. Fertilization was more strongly related to species composition at the coarsest resolution (75 km, 4.3%, $p = 0.010$) than at the finest, for which it was not significant (**Fig. 2D-F, Table 3B**). Herbicides did not have any effect on species composition. Also, spatial autocorrelation was relatively important at all aggregated scales (**Fig. 2E-F**).

Table 3. Significance of each predictor (in row) for each spatial resolution (in column, in km). For species richness in A), the direction of the relationship is indicated by +/- . The number of +/-/* indicates the number of times the predictor was significant over the three grid shifts. We only report significant relationships with p-values in brackets.

A) Species richness

	0	40	75
Temperature	+ (0.004)	+ (0.010)	++ (< 0.001; 0.022)
Ph			
Landscape diversity			
Crop diversity			+++ (0.013; 0.007; 0.030)
Herbicides	- (0.002)	- (0.031)	
Nitrogen dose	- (0.004)		- (0.044)
Margin management	+ (0.018)	+ (0.019)	
Spatial structure	(< 0.001)		

B) Composition

	0	40	75
Temperature	(< 0.001)	*** (< 0.001; < 0.001; < 0.001)	*** (0.020; < 0.001; 0.040)
Ph	(< 0.001)		
Landscape diversity	(< 0.001)		
Crop diversity	(< 0.001)	** (< 0.001; < 0.001)	*** (< 0.001; 0.040; 0.020)
Herbicides			
Nitrogen dose		** (< 0.001; < 0.001)	** (0.020; < 0.001)
Margin management		* (< 0.001)	
Spatial structure	(< 0.001)	*** (< 0.001; < 0.001; < 0.001)	*** (< 0.001; < 0.001)

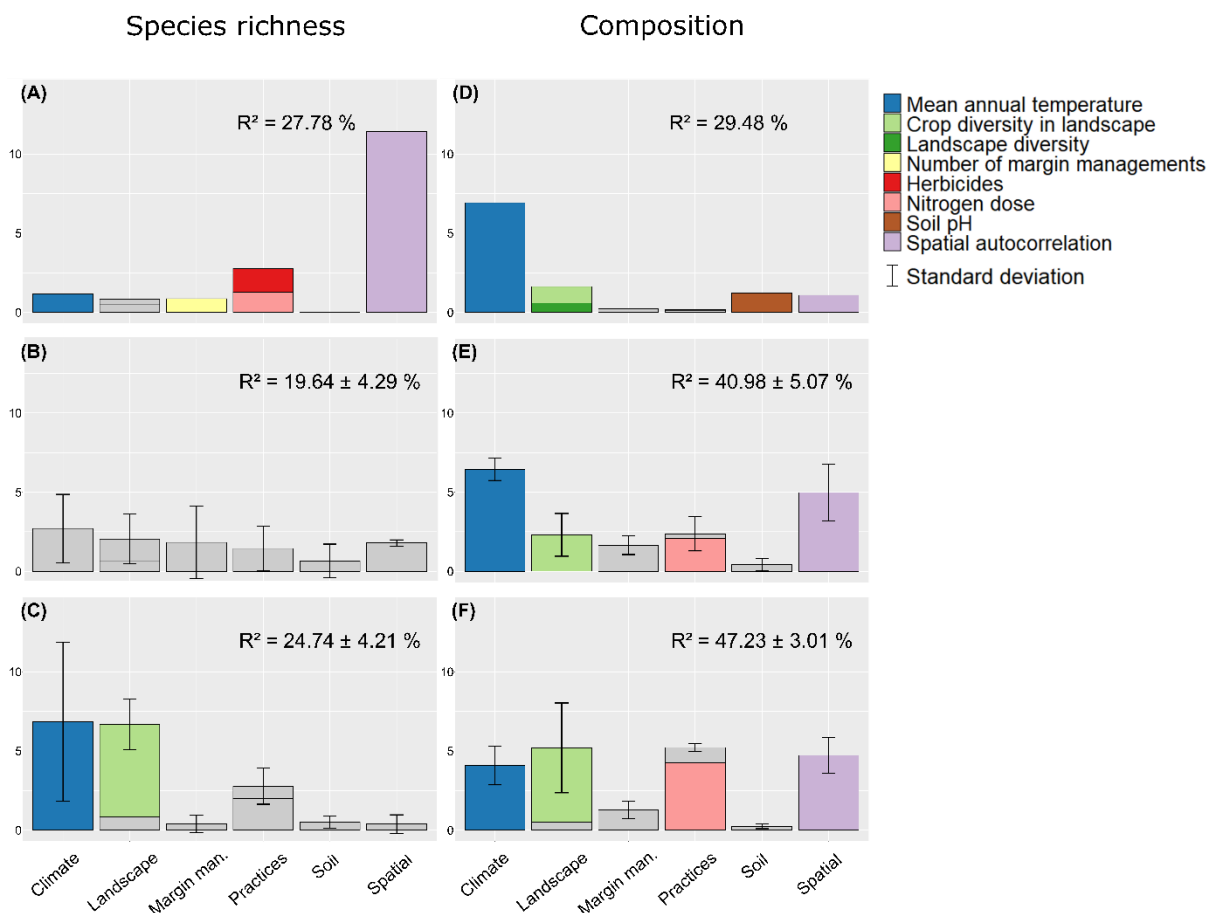


Fig. 2. Percentage of explained variance of species richness and composition by each factor for each spatial resolution. Factors significant in less that one grid are in grey. (A, D) 0 km; (B, E) 40 km; (C, F) 75 km. Standard deviations are computed from the three resamplings of grids. Percentages of explained variance are reported in **Appendix E, Table SE.1**.

Effects of spatial extent

We compared the outcomes between national and regional extents across different regions. At the regional extents, the influence of environmental filters on species richness and composition varied greatly among regions (**Fig. 3**). For example, the high R^2 of the model for the Mediterranean zone (approximately 38.8%) contrasted with the lower one for the Armorican Massif (15.1%).

Some landscape and agricultural effects emerged at a regional extent as more significant than at the national extent. For example, landscape diversity was negatively correlated with richness (6.5%, $p = 0.016$) in the northern Parisian Basin, a relationship that was not visible at

the national extent with all regions analyzed together (**Table 4A**). Agricultural effects on richness were often more predominant at the regional extent (**Fig. 3A**). This scale allowed for a clearer identification of the effects of nitrogen fertilization, herbicides, and margin management. The direction of the relationships between richness and predictors remained consistent with analyses at the national level, except for south-western France, which depicted a negative relationship of species richness with temperature, ($p = 0.003$, **Table 4A**).

With respect to composition, climatic conditions appeared to have higher explanatory values at a national rather than regional extent (**Fig. 3B**). As with richness, new and contrasting effects of landscape and practices were highlighted within regions, such as the effect of landscape diversity on composition in the Mediterranean zone (2.2%, $p = 0.020$), and the effects of the number of margin management events in the Mediterranean zone (5.6%, $p < 0.001$) and Armorican Massif (6.9%, $p < 0.001$) (**Fig. 3B, Table 4B**).

Table 4. Significance of each predictor (in row) for each biogeographic region and for national extent (in column, see **Fig. 1** for abbreviations of region names). For species richness in A), the direction of the relationship is indicated by +/- . We only report significant relationships with p-values in brackets.

A) Species richness

	BPN	BPS	MA	ZM	ZNE	ZSO	France
Temperature						- (0.003)	+ (0.004)
Ph						- (0.048)	
Landscape diversity	- (0.016)						
Crop diversity				+ (0.021)			
Herbicides	- (0.034)						- (0.002)
Nitrogen dose				- (0.001)			- (0.004)
Margin management	+ (0.023)			+ (0.017)		+ (0.013)	+ (0.018)
Spatial structure					(0.003)	(0.002)	(< 0.001)

B) Composition

	BPN	BPS	MA	ZM	ZNE	ZSO	France
Temperature				(< 0.001)			(< 0.001)
Ph							(< 0.001)
Landscape diversity	0.040			0.020			(< 0.001)
Crop diversity							(< 0.001)
Herbicides							
Nitrogen dose							
Margin management			(< 0.001)	(< 0.001)			
Spatial structure	(< 0.001)		(< 0.001)	(< 0.001)	(0.040)	(< 0.001)	(< 0.001)

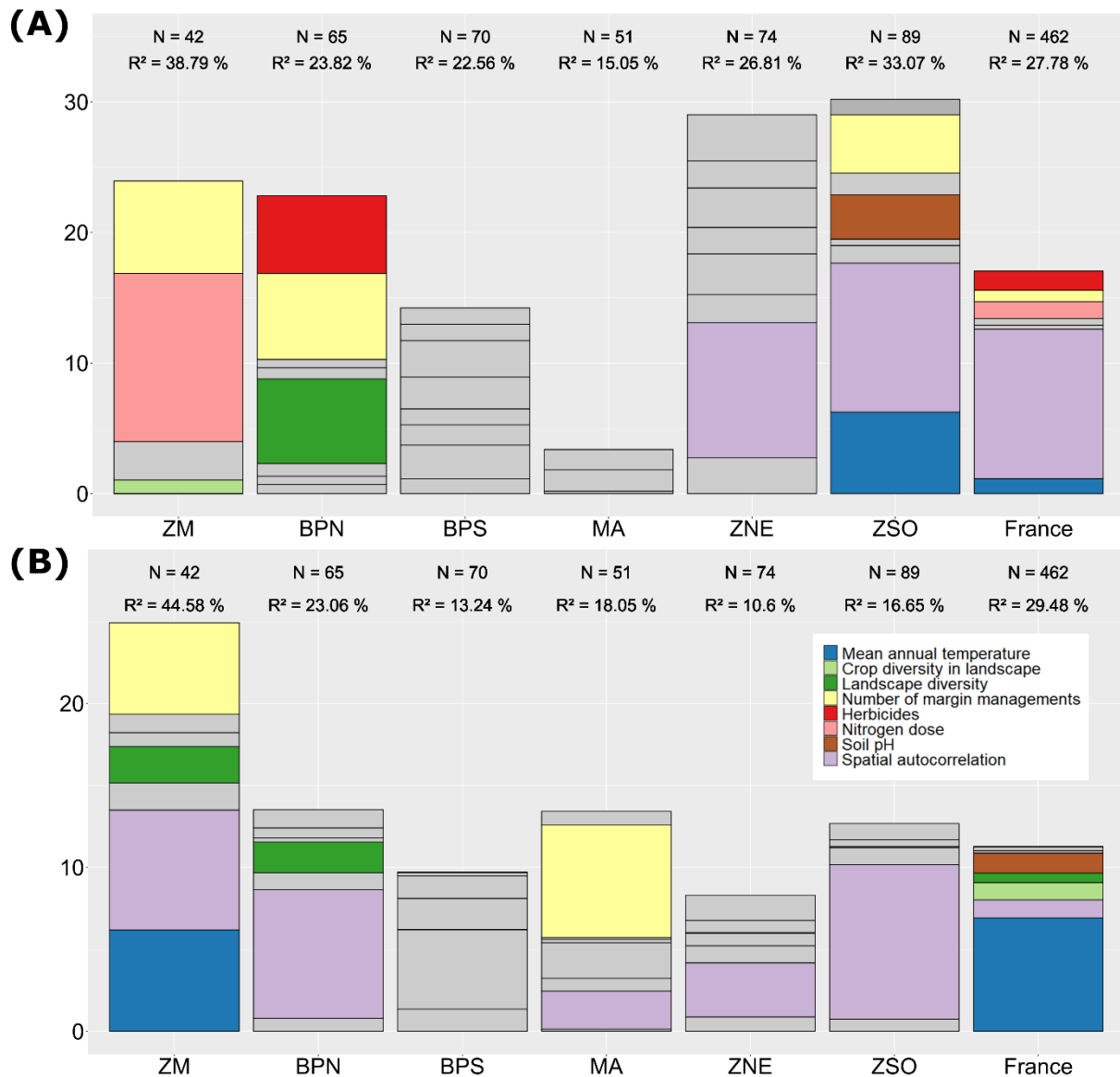


Fig. 3. Percentage of explained variance at the site-scale resolution for (A) richness and (B) composition for each biogeographic region and national extent. Non-significant factors are in grey. Regions are ordered by area from left to right. Percentages of explained variance are reported in **Appendix E, Table SE.2**.

Discussion

Our results reveal the importance of scale, both resolution and extent, in understanding the non-intended effects of agricultural practices on field margin vegetation. In line with our expectations, the effects of agricultural practices on field margin flora were more prominent within biogeographic regions than when analyzed at the national extent. Herbicides and

fertilization were important to explain species richness at the site-level, whereas fertilization stood out in explaining species composition at coarse resolutions. Conversely, climate and landscape variables always dominated when data were aggregated, and when analyzed at the national extent. Climate also explained a large percentage of variation in species composition, but not in species richness, at the site-level.

Influence of spatial resolution

Interestingly, richness and composition did not respond to the same environmental variables. Richness was mostly impacted by local agricultural intensification, such as high herbicide use and nitrogen fertilization, while composition was influenced by large-scale landscape and agricultural effects, such as landscape crop diversity and high regional fertilization. This is consistent with some studies reporting that the effects of local agricultural practices on field margin plant communities are at least as important as landscape effects (Bassa et al., 2011; Gabriel et al., 2006; but see Martin et al., 2020). Negative impacts of herbicides and nitrogen on field margin richness have already been reported (Aavik & Liira, 2009; Fried et al., 2018), with nitrogen fertilization affecting both richness and composition, and herbicides only impacting richness (Fried et al., 2018). Our results revealed a large-scale effect of nitrogen use on composition, which contrasts with previous studies showing its effect on richness (Billetter et al., 2008; Kleijn et al., 2009). Storkey et al. (2011) demonstrated that large-scale eutrophication is a major explanatory factor of the threat status of arable species in Europe and even more than herbicide use, although the two factors are difficult to disentangle.

Regarding landscape variables, crop diversity was the most important predictor of richness and composition at large scales. While the response of plant species richness to Shannon crop diversity is inconsistent among studies (Martin et al., 2020; Sirami et al., 2019), we found here a consistently positive effect regardless of the scale. This can be viewed as landscape complementation for species that are specialists of a single crop (Storkey et al., 2011). Another explanation would be that crop diversity is negatively related to field size (Martin et al., 2020), and this latter might have an additional effect on richness (Fahrig et al., 2015). Furthermore, crop diversity may reflect the varied environmental conditions within a grid cell, and it is possible that species richness exhibits a stronger response to this environmental diversity. In

contrast, habitat diversity did not show any effect on richness, but only on composition at the site level. Although a diverse landscape does not necessarily support more species, it may favor functionally more diverse communities, supporting the idea that species richness alone cannot capture all aspects of biodiversity (Aavik et al., 2008; Fried et al., 2018). The effect of crop diversity on composition increased with resolution, while this was not the case for landscape diversity, likely because landscapes became more homogeneous in terms of habitat diversity, while they still remained different in terms of crops (**Appendix F, Fig. SF.1**).

Influence of spatial extent

More interestingly, our results pointed to strong regional specificities, underlining complex interactions between local and regional scales. For example, the influence of landscape diversity on richness was very high in the northern Parisian Basin, a region mainly composed of large cereal open-fields (**Appendix F, Fig. SF.2-3**). The direction of this effect was unexpected, since landscape diversity decreased the number of species in field margins. Given the high level of local intensification in this region, the species from natural habitats are likely too vulnerable to establish locally. Because diverse landscapes have fewer croplands and more natural habitats, species adapted to agricultural disturbances could be less prevalent in the landscape' species pool, ultimately leading to a loss of species in highly disturbed sites. This apparently counter-intuitive finding could thus be explained by interactions between the regional pool and local conditions (Cornell & Harrison, 2014; Myers & Harms, 2009). Likewise, the detrimental effect of nitrogen fertilization on richness was only significant in the Mediterranean Zone. In this region, soils had low nitrogen content (**Appendix F, Fig. SF.3**), and the species pool is mostly composed of stress-tolerant species adapted to nutrient-poor soil conditions. Due to its regional composition, Mediterranean flora would thus be more sensitive to soil enrichment. This supports the results of Kleijn et al. (2009) who concluded that the impact of nitrogen is greater in less intensive regions. Clarifying regional specificities should thus be a strong priority for future agroecological studies, as it paves the way for proposing concrete agricultural management practices that minimize impacts on biodiversity while considering regional characteristics.

Implications for management in agricultural context

Our results have practical implications for crop management. Crop diversity stands out with a major positive impact on plant diversity in field margins. The importance of crop diversity has just begun to be recognized in public policies (Galán-Martín et al., 2015), and our results suggest that this effect will extend to a large scale. Promoting a wide range of crops at the landscape level could therefore slow the decline of some highly specialized arable plant species, particularly in landscapes with large semi-natural cover (Sirami et al., 2019). Fertilization significantly altered floristic assemblages and is also more impactful at a large scale, which is of major interest for national agricultural policies.

Beyond large-scale agricultural impacts, the effects of local agricultural practices are also regionally dependent. The region in which regulatory or management measures are implemented can determine their cost-benefit (Kleijn et al., 2009). For instance, a drastic reduction of fertilizers in highly intensive regions mainly composed of nitrophilous species, such as the Parisian Basin here, will have little impact on plant communities of field margins if this action is not coupled with landscape restoration. In contrast, implementing stricter fertilization control in the Mediterranean zone, where plants are adapted to poor soils, would have a much higher impact on the native flora of this region. Regions that still have a diverse pool of species (such as the Mediterranean one) are thus more susceptible to respond to less costly mitigation measures and are of higher conservation concern (Stevens et al., 2010). We therefore encourage agricultural stakeholders and scientists involved in monitoring programs to further evaluate the changes in field margin flora and its protection measures across different spatial scales, and implement regulatory measures that incorporate landscape-level management planning adapted to each biogeographic and agricultural region.

Acknowledgements

The 500-ENI network is supported by the French Ministry of Agriculture under the Ecophyto framework with funding from the French Biodiversity Agency (Office Français de la Biodiversité). We would like to thank everyone that has collected data in the field, the farmers who provided information on their practices, and everyone involved in the coordination of the 500-ENI data network.

Funding: This work was supported by an INRAE-ANSES thesis fellowship and the Ecophyto II+ project: GTP 500 ENI (OFB-21-1642).

Appendix A-F. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at XXXXX.

References

- 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? *Applied Vegetation Science*, *11*(3), 375–386. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18486>
- Aavik, T., & Liira, J. (2009). Agrotolerant and high nature-value species—Plant biodiversity indicator groups in agroecosystems. *Ecological Indicators*, *9*(5), 892–901. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.10.006>
- Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Bar-Hen, A., Chadoeuf, J., Cyllly, D., Cluzeau, D., Fried, G., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J., & Monestiez, P. (2021). A real-world implementation of a nationwide, long-term monitoring program to assess the impact of agrochemicals and agricultural practices on biodiversity. *Ecology and Evolution*, *11*(9), 3771–3793. <https://doi.org/10.1002/ece3.6459>
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *141*(3–4), 455–460. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.04.012>
- Berquer, A., Martin, O., & Gaba, S. (2021). Landscape Is the Main Driver of Weed Assemblages in Field Margins but Is Outperformed by Crop Competition in Field Cores. *Plants*, *10*(10), 2131. <https://doi.org/10.3390/plants10102131>
- Billeter, R., Liira, J., Bailey, D., Bugter, R., Arens, P., Augenstein, I., Aviron, S., Baudry, J., Bukacek, R., Burel, F., Cerny, M., Blust, G. D., Cock, R. D., Diekötter, T., Dietz, H., Dirksen, J., Dormann, C., Durka, W., Frenzel, M., ... Speelmans..., M. (2008). Indicators for Biodiversity in Agricultural Landscapes: A Pan-European Study. *Journal of Applied Ecology*, *45*(1), 141–150. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01393.x>
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). *Numerical Ecology with R*. Springer.
- Buuren, S. van, & Groothuis-Oudshoorn, K. (2011). mice: Multivariate Imputation by Chained Equations in R. *Journal of Statistical Software*, *45*(1), 1–67. <https://doi.org/10.18637/jss.v045.i03>
- Chase, J. M. (2014). Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, *25*(2), 319–322. <https://doi.org/10.1111/jvs.12159>

- Concepción, E. D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, E. J. P., Tschardtke, T., & Verhulst, J. (2012). Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management: Landscape constrains the effectiveness of local management. *Journal of Applied Ecology*, *49*(3), 695–705. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02131.x>
- Cornell, H. V., & Harrison, S. P. (2014). What Are Species Pools and When Are They Important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*(1), 45–67. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091759>
- Cressie, N. (2015). *Statistics for Spatial Data*. John Wiley & Sons.
- Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tschardtke, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J. (2016). How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 55, pp. 43–97). Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250416300204>
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K. F., Mitchell, S., & Tischendorf, L. (2015). Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *200*, 219–234. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.11.018>
- Ferrier, S., Manion, G., Elith, J., & Richardson, K. (2007). Using generalized dissimilarity modelling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions*, *13*(3), 252–264. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00341.x>
- Fried, G., Norton, L. R., & Reboud, X. (2008). Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *128*(1–2), 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021>
- Gabriel, D., Roschewitz, I., Tschardtke, T., & Thies, C. (2006). Beta diversity at different spatial scales: Plant communities in organic and conventional agriculture. *Ecological*

- Applications*, 16(5), 2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
- Galán-Martín, Á., Pozo, C., Guillén-Gosálbez, G., Antón Vallejo, A., & Jiménez Esteller, L. (2015). Multi-stage linear programming model for optimizing cropping plan decisions under the new Common Agricultural Policy. *Land Use Policy*, 48, 515–524. <https://doi.org/10.1016/j.landusepol.2015.06.022>
- Guerrero, I., Carmona, C. P., Morales, M. B., Oñate, J. J., & Peco, B. (2014). Non-linear responses of functional diversity and redundancy to agricultural intensification at the field scale in Mediterranean arable plant communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 195, 36–43. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.05.021>
- Haddaway, N. R., Brown, C., Eales, J., Eggers, S., Josefsson, J., Kronvang, B., Randall, N. P., & Uusi-Kämppe, J. (2018). The multifunctional roles of vegetated strips around and within agricultural fields. *Environmental Evidence*, 7(1), 14. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0126-2>
- Hengl, T., Jesus, J. M. de, MacMillan, R. A., Batjes, N. H., Heuvelink, G. B. M., Ribeiro, E., Samuel-Rosa, A., Kempen, B., Leenaars, J. G. B., Walsh, M. G., & Gonzalez, M. R. (2014). SoilGrids1km—Global Soil Information Based on Automated Mapping. *PLOS ONE*, 9(8), e105992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105992>
- IGN. (2019). *BD TOPO*. <https://geoservices.ign.fr/bdtopo>
- IGN, & ASP. (2019). *Registre Parcellaire Graphique*. <https://geoservices.ign.fr/rpg>
- Inglada, J., Vincent, A., Arias, M., Tardy, B., Morin, D., & Rodes, I. (2017). Operational High Resolution Land Cover Map Production at the Country Scale Using Satellite Image Time Series. *Remote Sensing*, 9(1), 95. <https://doi.org/10.3390/rs9010095>
- Karger, D. N., Conrad, O., Böhner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E. d, Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., Kovács, A., Marshall, E. j. p, Tschardtke, T., & Verhulst, J. (2009). On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1658), 903–909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1509>

- Leenhardt, D., Angevin, F., Biarnès, A., Colbach, N., & Mignolet, C. (2010). Describing and locating cropping systems on a regional scale. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *30*(1), 131–138. <https://doi.org/10.1051/agro/2009002>
- Lichstein, J. W., Simons, T. R., Shriver, S. A., & Franzreb, K. E. (2002). Spatial autocorrelation and autoregressive models in ecology. *Ecological Monographs*, *72*(3), 19. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0445:SAAAMI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0445:SAAAMI]2.0.CO;2)
- Maestri, R., Shenbrot, G. I., & Krasnov, B. R. (2017). Parasite beta diversity, host beta diversity and environment: Application of two approaches to reveal patterns of flea species turnover in Mongolia. *Journal of Biogeography*, *44*(8), 1880–1890. <https://doi.org/10.1111/jbi.13025>
- Marshall, E. J. P., & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *89*(1–2), 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martin, A. E., Collins, S. J., Crowe, S., Girard, J., Naujokaitis-Lewis, I., Smith, A. C., Lindsay, K., Mitchell, S., & Fahrig, L. (2020). Effects of farmland heterogeneity on biodiversity are similar to—Or even larger than—The effects of farming practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *288*, 106698. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106698>
- Matthews, A. (2013). Greening agricultural payments in the EU’s Common Agricultural Policy. *Bio-Based and Applied Economics*, *2*(1), 1–27.
- Myers, J. A., & Harms, K. E. (2009). Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: A meta-analysis. *Ecology Letters*, *12*(11), 1250–1260. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01373.x>
- Nascimbene, J., Marini, L., & Paoletti, M. G. (2012). Organic Farming Benefits Local Plant Diversity in Vineyard Farms Located in Intensive Agricultural Landscapes. *Environmental Management*, *49*(5), 1054–1060. <https://doi.org/10.1007/s00267-012-9834-5>
- Office français de la biodiversité. (2021). *Carte des régions d’origine—Référentiel technique de la marque Végétal local—Version 2021*. www.vegetal-local.fr
- Rader, R., Birkhofer, K., Schmucki, R., Smith, H. G., Stjernman, M., & Lindborg, R. (2014). Organic farming and heterogeneous landscapes positively affect different measures of plant diversity. *Journal of Applied Ecology*, *51*(6), 1544–1553. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12344>

- Richard-Schott, F. (2009). Le Recensement Général de l'Agriculture de 1955, une référence pour les géographes ? *Géocarrefour*, 2009(4), Article Vol. 84/4. <https://doi.org/10.4000/geocarrefour.7567>
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguët, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhäusser, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., ... Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(33), 16442–16447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>
- Stevens, C. J., Duprè, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D. J. G., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Corcket, E., Mountford, J. O., Vandvik, V., Aarrestad, P. A., Müller, S., & Dise, N. B. (2010). Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution*, 158(9), 2940–2945. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2010.06.006>
- Storkey, J., Meyer, S., Still, K. S., & Leuschner, C. (2011). The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1732), 1421–1429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1686>
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A.-B., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). Analysing Spatial Structures. In J. Thioulouse, S. Dray, A.-B. Dufour, A. Siberchicot, T. Jombart, & S. Pavoine (Eds.), *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4* (pp. 239–260). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-8850-1_12
- Tscharntke, T., Klein, A., Krüess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity—Ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8(8), 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Turner, M. G., & Gardner, R. H. (2015). Landscape Metrics. In M. G. Turner & R. H. Gardner (Eds.), *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process* (pp. 97–142). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-2794-4_4
- Viana, D. S., & Chase, J. M. (2019). Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. *Ecology*, 100(2), e02576. <https://doi.org/10.1002/ecy.2576>

- Viana, D. S., Figuerola, J., Schwenk, K., Manca, M., Hobæk, A., Mjelde, M., Preston, C. D., Gornall, R. J., Croft, J. M., King, R. A., Green, A. J., & Santamaría, L. (2016). Assembly mechanisms determining high species turnover in aquatic communities over regional and continental scales. *Ecography*, *39*(3), 281–288. <https://doi.org/10.1111/ecog.01231>
- Woodcock, B. A., Bullock, J. M., McCracken, M., Chapman, R. E., Ball, S. L., Edwards, M. E., Nowakowski, M., & Pywell, R. F. (2016). Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *231*, 15–23. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.023>
- Zamorano, J., Bartomeus, I., Grez, A. A., & Garibaldi, L. A. (2020). Field margin floral enhancements increase pollinator diversity at the field edge but show no consistent spillover into the crop field: A meta-analysis. *Insect Conservation and Diversity*, *13*(6), 519–531. <https://doi.org/10.1111/icad.12454>

CHAPITRE 2 – Functional trade-offs: exploring the effects of climate change and agricultural practices as drivers of field margin plant communities



Womboart. Climate change and agricultural practices. <https://dream.ai>

« It has long been thought that there is a pattern to be found in this remarkable evolutionary radiation – that some trait constellations are viable and successful whereas others are not » (Díaz et al., 2016)

Ce chapitre utilise les données agricoles et les relevés floristiques de 555 bordures de champs du réseau 500-ENI entre 2013 et 2021. Nous avons récupéré des données météorologiques temporelles produites par Météo France, à partir des coordonnées des sites. Nous avons aussi récupéré des traits fonctionnels de plantes au niveau spécifique, pour calculer des moyennes et variances pondérées par communauté, afin d'étudier les changements de composition fonctionnelle. **L'objectif de ce chapitre est d'examiner les tendances temporelles du climat et des pratiques agricoles au cours des 9 dernières années en France, et d'évaluer l'importance relative de ces deux facteurs pour expliquer les variations spatiales et temporelles de la structure fonctionnelle des communautés végétales de bords de champs.** Nous avons posé les hypothèses suivantes:

a. Variations spatio-temporelles du climat et des pratiques agricoles

1. A l'échelle nationale et sur une décennie, le climat et les pratiques présenteront des variations spatiales importantes, mais seul le climat montrera une évolution cohérente et directionnelle au cours du temps.

b. Variations spatio-temporelles de la diversité et de la composition fonctionnelle des communautés en réponse au climat et aux pratiques

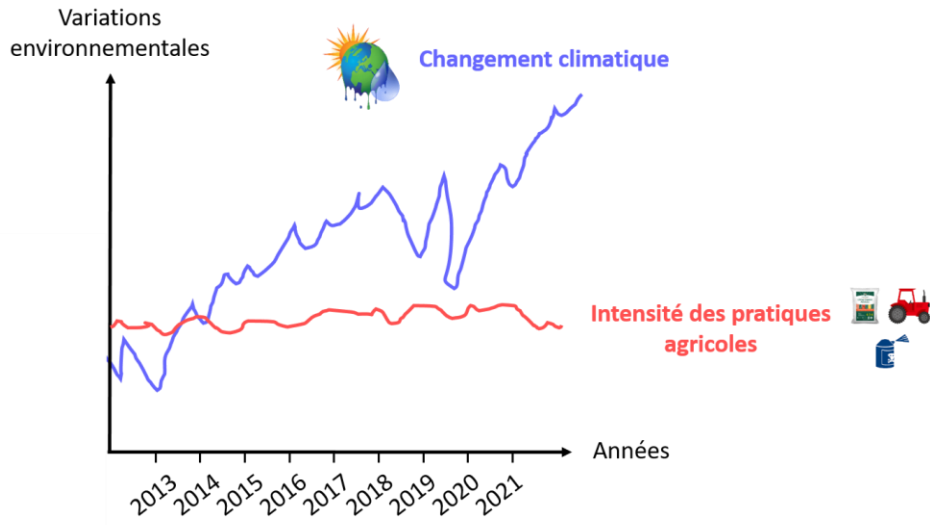
1. Il existe des traits de réponse au climat et ces traits seront impactés de manière similaire par les variations climatiques, qu'elles soient spatiales ou temporelles.
2. Il existe des traits de réponse aux pratiques agricoles, mais ces traits ne seront impactés que par les variations spatiales des pratiques, car ces dernières n'ont pas changé de façon directionnelle au cours du temps pour être à l'origine des trajectoires des communautés.

Dans ce chapitre, nous avons mis en évidence que les tendances temporelles d'évolution du climat sont bien plus prononcées que celles des pratiques agricoles (**Fig. 16.A**, hypothèse a.1. confirmée). Nous avons également constaté que les communautés végétales sont fortement structurées par le climat, à la fois spatialement et temporellement, tandis que l'influence des pratiques agricoles est nettement moins marquée (**Fig. 16.B**). Pour ces dernières, leur influence est légèrement plus importante sur la structuration spatiale que sur la structuration temporelle des communautés. Sur ce point, les hypothèses b.1. et b.2. sont donc validées. En revanche et contrairement à nos attendus, il n'y a pas de traits fonctionnels qui répondent exclusivement aux facteurs climatiques ou agricoles (**Fig. 16.C**). Le changement climatique est le premier facteur expliquant la trajectoire fonctionnelle des communautés et affecte l'ensemble des traits fonctionnels. Les espèces sélectionnées sont davantage tolérantes au stress et moins rudérales, suggérant que les communautés végétales futures des bords de champs seront moins bien adaptées aux pratiques agricoles.

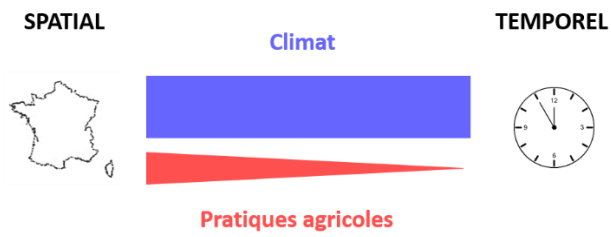
Ce chapitre est actuellement en révision depuis mars 2023, dans *PCI Ecology* : Poinas, I., Meynard, C. N., & Fried, G. (2023). Functional trade-offs: exploring the effects of climate change and agricultural practices as drivers of field margin plant communities. *bioRxiv*.

<https://doi.org/10.1101/2023.03.03.530956>

(A)



(B)



(C)

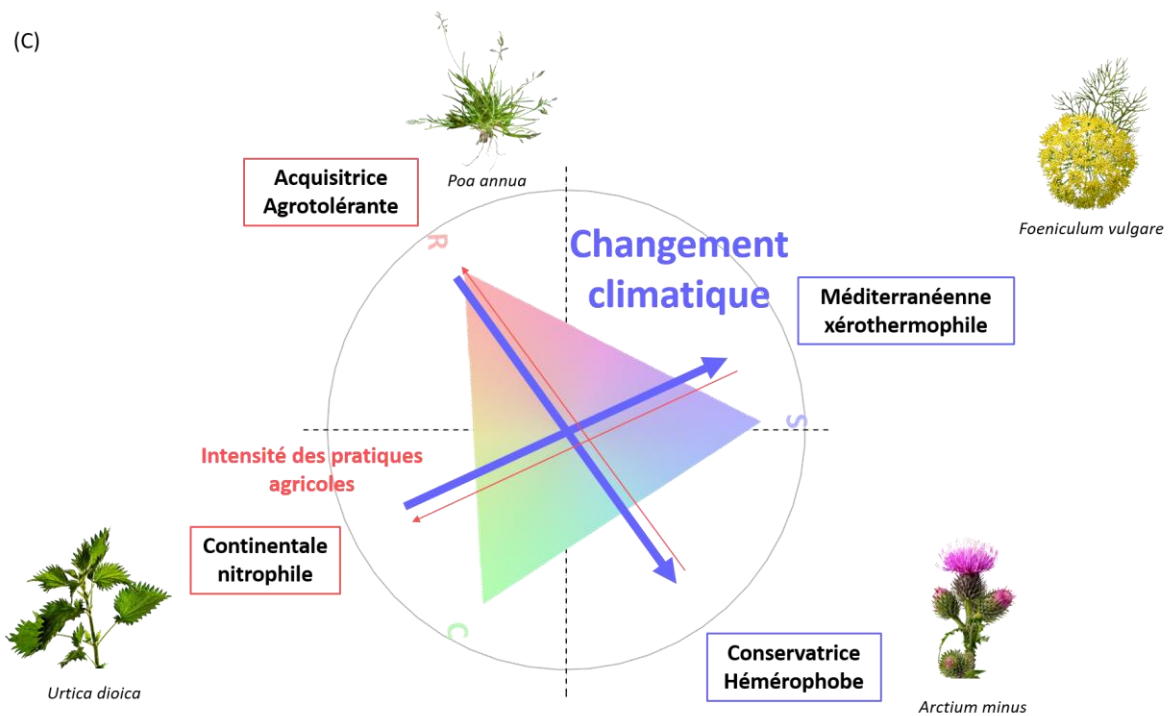


Fig. 16. Résumé graphique du chapitre 2. (A) Tendances temporelles climatiques et agricoles. (B) Importance relative du climat et des pratiques agricoles pour expliquer les variations spatiales et temporelles des communautés. (C) Représentation des 2 axes de variation fonctionnelle des communautés. Les espèces méditerranéennes et/ou xérothermophiles, ainsi que les espèces conservatrices hémérotopes tendent à augmenter au cours du temps sous l'effet du changement climatique, tandis que l'intensité des pratiques agricoles favorise les espèces aux stratégies opposées. Nous avons replacé le triangle CSR de Grime dans ce volume fonctionnel. Nous présentons ici quelques exemples d'espèces aux stratégies écologiques distinctes: le pâturin annuel (acquisitrice agrotolérante), le fenouil commun (méditerranéenne xérothermophile), la grande ortie (continentale nitrophile) et la petite bardane (conservatrice hémérotope).

Functional trade-offs: exploring the effects of climate change and agricultural practices as drivers of field margin plant communities

Isis Poinas^{1,2*}, Christine N Meynard¹, Guillaume Fried²

¹ CBGP, INRAE, CIRAD, Institut Agro, IRD, Univ Montpellier, Montpellier, France

² Anses, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité Entomologie et Botanique, 755 avenue du campus Agropolis, CS30016, 34988 Montferrier-sur-Lez Cedex, France

* Corresponding author: Isis Poinas (isispoinas@gmail.com)

Authorship statement: I.P., G.F. and C.N.M. planned and designed the research; I.P. analyzed the data and wrote the first draft of the manuscript; G.F. and C.N.M. contributed substantially to revisions. All authors gave final approval for publication.

Data accessibility statement: Data available via the Data INRAE Repository, at <https://doi.org/10.57745/QAMAWM>

Number of words in abstract: 328

Number of words in main text (Introduction to Conclusion): 5281

Number of cited references: 55

Number of tables: 1

Number of figures: 6

Abstract

Over the past decades, agricultural intensification and climate change have led to vegetation shifts in Europe. However, functional trade-offs linking traits responding to climate and farming practices are rarely analyzed, especially on large-scale empirical studies. Here we used a standardized yearly monitoring effort of agricultural field margin flora at the national scale to assess the spatio-temporal response of diversity and functional traits to climatic and agricultural variations. We examined temporal trends in climate (temperature, soil moisture), intensity of agricultural practices (herbicides, fertilization, margin management), plant species richness, and community-weighted means and variances of traits expected to vary both with climate and practices (e.g. seed mass, specific leaf area), across 555 sites in France between 2013 and 2021. We found that temperatures have increased while soil moisture has decreased, reflecting current climate change, whereas the intensity of agricultural practices did not show clear temporal trends over the past decade. Functional changes in plant communities were significant, showing an increase of thermophilic species with a conservative resource acquisition strategy mainly explained by climate change. The impact of agricultural practices was more limited and mainly exerted through field margin management and fertilization that shifted vegetation towards species with a ruderal syndrome. Responses to climate change differed according to crop type (vineyards versus annual crops), region (Mediterranean versus continental), and species life cycle (annual versus perennial). Our findings suggest that species adapted to climate change (including Mediterranean and conservative species) have increased in proportion. Importantly, we identified functional trade-offs indicating that these species are also the most vulnerable to intensive agricultural practices, as they are less adapted to high levels of resources and disturbances. We put these results into the conceptual framework of Grime's CSR triangle and revealed a decline of competitive and ruderal species in favor of stress-tolerant species better adapted to climate change. By choosing less intensive management, we can promote diverse communities with a wide range of CSR strategies, thereby increasing the presence of species adapted to climate change.

Keywords: functional trade-offs, climate change, temporal variation, field margin, plant diversity, agricultural practices, CSR strategies, Mediterranean species, phenology

Introduction

Since the 1950s, agricultural intensification has led to declining biodiversity (Emmerson et al., 2016), while climate change has caused notable changes in a wide range of taxa and habitats (Lovejoy, 2006). However, teasing out the relative importance of these two drivers on community trajectories can be quite challenging (Oliver & Morecroft, 2014). Since agricultural intensification took place in the 1950s in Europe, the main changes linked to agricultural practices (notably in terms of intensity in pesticide use and fertilization) in plant communities have likely already occurred (Lososová et al., 2004). For example, a meta-analysis considering 32 studies across Europe and covering the time period from 1939 to 2011 showed that weed species richness declined up to the 1980s, but has stabilized or even increased since then (Richner et al., 2015). Pesticide reduction plans have had so far little effect in France (Guichard et al., 2017), hindering the detection of temporal changes in biodiversity linked to changes in pesticide use. Conversely, short-term declines in species diversity due to climate change are observable (e.g. Fonty et al., 2009), and recent temperature increases in France may impact plant communities similarly (Baude et al., 2022; Martin et al., 2019). Given this clear trend in climate, contrasted with a lack of recent temporal trend in pesticides, combining spatial and temporal analyses seems necessary to understand the effects of these two drivers on plant communities around agricultural fields.

Changes in plant communities cannot be discerned solely by taxonomic diversity due to the differing traits affected by resource availability and disturbance levels (Garnier & Navas, 2012); therefore, a functional dimension provides an additional perspective to accurately understand these changes. This is particularly important in agroecosystems, where both resource (fertilization) and disturbance (herbicides, field margin management) gradients play crucial roles in shaping communities (Gaba et al., 2014; MacLaren et al., 2020). For instance, weeds with a ruderal strategy are better adapted to agricultural disturbances, such as tillage, herbicides or management by mowing (Grime, 2006; Fried et al., 2022). At the same time, traits responding to agricultural practices can co-vary with other traits that are linked to resource acquisition, competitive ability, or climate. For example, seed mass, which is often used as a proxy for competitive ability, increases along soil fertility, temperature and solar radiation gradients (Fried et al., 2022; Murray et al., 2004). Furthermore, correlations among different traits may represent trade-offs that impact community adaptation (Díaz et al., 2016;

Wright et al., 2004). In this context, Grime (1977) proposed a framework called the CSR triangle, which defines two axes of variation - resource and disturbance - along which three strategies are distributed - competitiveness, stress-tolerance, and ruderality - that are correlated to multiple traits and have proven useful to understand plant community dynamics in agrosystems (Fried et al., 2022). As traits responding to climate and agricultural practices may co-vary (Garnier & Navas, 2012), it can be difficult to identify the main drivers behind community changes.

To understand the complex interactions between climate change and agricultural practices, it is thus essential to examine the temporal dimension of functional inter-specific trait variations. For example, in French wheat fields, small species with low seed mass and long germination and flowering periods increased their frequency between the 1970s and 2000s, potentially due to their ability to escape recurrent disturbances, such as herbicide applications (Fried et al., 2012). Inter-annual variations in specific leaf area, leaf dry matter content and plant height are related to nitrogen supply, while increased precipitations push the foliar economic spectrum towards more acquisitive species (Wheeler et al., 2023). Additionally, mean thermal preference of plant communities, as well as their phenology, can vary over time in response to temperature changes, even over relatively short periods (Bellard et al., 2012; Martin et al., 2019). These temporal variations in functional traits reveal patterns that cannot be assessed solely with a space-for-time approach.

In this study, we aimed at deciphering how spatio-temporal variations of climate (temperature, soil moisture) and agricultural practices (frequency of herbicide use, margin management and nitrogen dose in fertilizers) in France structure species richness, trait composition and ecological strategies of field margin plant communities. We studied the herbaceous field margin, which represents the uncultivated vegetated area located between the cultivated strip and the adjacent habitat. Using a standardized national monitoring effort spanning 9 years (2013-2021) in 555 agricultural field margins covering continental France, our study stands as one of the first to investigate the temporal trends in agricultural practices and climate, and explore the spatial and temporal drivers of species richness and functional traits at such extensive scales. We hypothesized that plant traits sensitive to temperature and soil moisture will co-vary with both spatial climatic gradients and temporal warming trends while agricultural practices would have a greater spatial than temporal influence on plant

communities, as we did not expect clear temporal trends in these practices. We also assumed that the impact of agricultural practices on margin plant communities would likely be limited, as field margins only receive a small amount of nitrogen and herbicides drifting from neighboring plots. Furthermore, we explored the connection between Grime's CSR strategies, climate and farming practices. Considering that these strategies are linked to resource and disturbance levels, we hypothesized that they would respond to climate factors (particularly reduced water resource) and agricultural practices (disturbance and resource provision through fertilization). On top of the national analyses, and because this dataset includes the Mediterranean flora, which has been shown to respond more strongly to some agricultural filters (Poinas et al., 2023), we included analyses separating this region from the rest of France. We also separated vineyards from annual crops, because vineyards include very different management practices and no crop rotation (Metay et al., 2022). Finally, we also analyzed annual plant species separately, as they may respond more rapidly to environmental changes (Martin et al., 2019; Fitter & Fitter, 2002).

Materials and methods

Vegetation surveys

We used vegetation data from the 500-ENI network, which is funded by the French Ministry of Agriculture (see details in Andrade et al., 2021) and monitored 555 agricultural field margins across continental France between 2013 and 2021 (with some site turnover) (**Fig. 1**). These survey sites represented three main crop types (**Appendix A, Fig. SA. 1**): annual crops (with winter wheat or maize as the main crop production in the rotation), market gardening crops (mainly lettuce) and vineyards. The proportion of sites under organic farming was roughly 20%, but agricultural practices covered a wide range of pesticide application, fertilizers and soil management. Within each survey site, plant species were identified in ten 1 m² quadrats along the field margin (**Appendix A, Fig. SA.2**). Presence-absence of each species was recorded for each quadrat, which provided a frequency of occurrence from 0 to 10 in each field margin, used here as an index of relative abundance. Surveys were performed once per year at peak flowering (between the end of April and the beginning of August, depending on the region). At the national scale, this represented 4172 observations (year x site), leading to the identification of 852 taxa. Because observers changed among sites and over time (312 observers in total, each observer following on average 5 distinct sites during 4 years) and did not have the same level of expertise, we constrained our analyses to a subset of 142 focal species (Andrade et al., 2021) which are expected to be known by all the observers (and thus removing 11% of the total abundances).

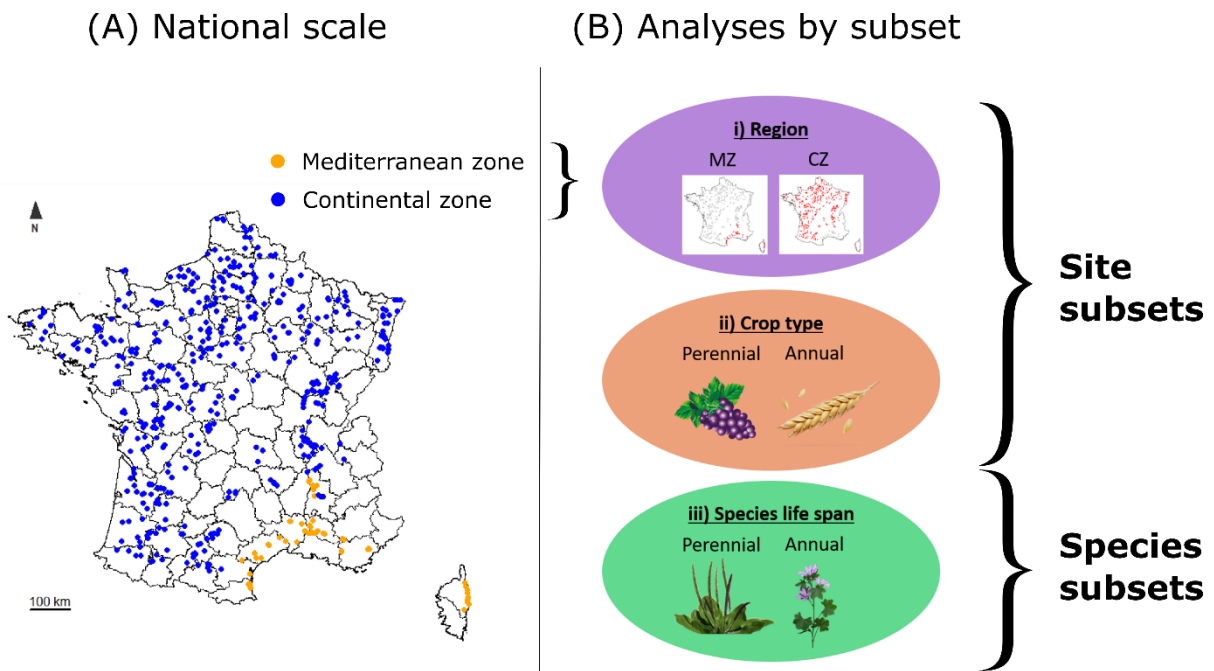







Fig. 1. (A) Distribution map of the 555 field margins monitored at least one year between 2013 and 2021 in France. The black lines represent the limits of French departments. Orange: sites in Mediterranean zone ($n = 57$), blue: sites in Continental zone ($n = 498$). The contours of the Mediterranean zone (MZ) were derived from the Mediterranean zone and Corsica as defined in the VégétalLocal map (Office français de la biodiversité, 2021); the rest of France will be referred to here as Continental zone (CZ). (B) Subsets of data used in additional analyses: i) the regional scale splits the MZ from the CZ; ii) annual crops included rotations based on wheat, maize and market gardening crops ($n = 450$); perennial crops only included vineyards ($n = 105$); iii) annual plants ($n = 61$) opposed to perennials ($n = 79$).




















Climatic and agricultural variables












We gathered two types of explanatory variables: the first came directly from the 500-ENI network and reflects agricultural practices assessed directly on the monitoring sites; the second one included meteorological data from an external database (see below). Here, we chose not to include landscape factors, as a previous study on the same dataset demonstrated that landscape variables account for a negligible proportion of variance at the national scale, in contrast to climate (Poinas et al., 2023).









Agricultural practices were reported yearly from interviews of farmers into a standardized online database. Data collected relate to fertilization, herbicide use and field margin management (mainly mowing of vegetation). Daily meteorological data were extracted from the SAFRAN climate model of Météo France, with a resolution of 8 km (Le Moigne, 2002). Meteorological data were averaged over a one-year window prior to each floristic observation, while agricultural data were summed over the same period (**Table 1**). We selected variables that were weakly correlated (Spearman correlation < 0.65 , **Appendix B**) and have been shown to influence plant communities in previous studies (**Table 1**, see **Appendix C** for the choice of variables).

- 1 **Table 1.** List of explanatory factors (blue), functional traits (green) and response variables (red) with their abbreviations, units and calculation.
- 2 The variables only used in temporal models are underlined, while those only used in spatial ones are in italic. We have illustrated by arrows the
- 3 expected link of each factor and trait to the agricultural resource and disturbance gradient, and to climate change. Horizontal arrows indicate
- 4 contradictory findings in the literature (see **Appendix C** for the references).

Factors	Abbreviations	Units	Index used	Hypothesis of response to the Agricultural gradient: Disturbance (Di) and Resource (R)	Hypothesis of response to the Climatic gradient: Drought (Dr) and Increasing temperature (T)
<u>Temperature</u>	TEMP	°C	Annual mean of daily values		
<u>Soil moisture</u>	MOI	%	Annual mean of daily values		
<u>Dose of nitrogen (fertilization)</u>	N_DOSE	kg/ha	For each application: $Dose = \frac{Quantity \times N \text{ of the formulation}}{100}$ Doses were summed one year before observation		
<u>Number of herbicide treatments</u>	HERB		Treatments were summed one year before observation		
<u>Number of management events</u>	MAN		An event corresponds to the occurrence of vegetation management at a given time, most often by mowing or grinding. Management events were summed one year before observation.		

<u>Date of observation</u>	DATE	Julian days		
				
<i>Number of observers</i>	OBS			
<i>Specific leaf area</i>	SLA	m ² kg ⁻¹		
				
<i>Maximum plant height</i>	HEIGHT	m		
				
<i>Seed mass</i>	SM	g		
				
<i>Flowering onset</i>	FLOW_ON	Months		
				

Flowering duration	FLOW_DUR	Months			 
Ellenberg indicator for light, temperature, continentality, moisture, pH and nutrients	EIV_L, EIV_T, EIV_K, EIV_F, EIV_R, EIV_N	High values of Ellenberg-L reflect heliophilous species (preference for light), Ellenberg-T, thermophilous species (preference for high temperatures), Ellenberg-K, continental species (opposed to oceanic and Mediterranean species), Ellenberg-F, hygrophilous species (preference for moisture), Ellenberg-R, calcareous species (preference for calcareous soils), Ellenberg-N, nitrophilous species (preference for fertile soils) (Ellenberg, 1974)	EIV_N:		EIV_F:  EIV_T:  
Species richness	S	Number of species		 	 
Functional composition	See abbreviations above for each trait preceded by "CWM_"	Community weighted means (CWM) : community trait values weighted by species abundance (Lavorel et al., 2008)			

Functional divergence	See abbreviations above for each trait preceded by "CWV_"		Community weighted variances (CWV) : community trait variability around the average value (Sonnier et al., 2010)		
PCA traits - axis 1	PCA_1		Scores of sites or observations on the 1 st axis of the PCA including CWM of all traits		
PCA traits - axis 2	PCA_2		Scores of sites or observations on the 2 nd axis of the PCA including CWM of all traits		
Scores of competitive, stress-tolerant and ruderal strategies	CWM_C, CWM_S, CWM_R	%	Community weighted means (CWM): community strategy values weighted by species abundance (Lavorel et al., 2008). Species scores for each strategy are computed from the leaf area, leaf dry matter content and specific leaf area (see the algorithm of Pierce et al., 2017).	CWM_C:   CWM_S:   CWM_R:  	CWM_C:  CWM_S: 

Plant functional traits

We extracted from external databases five functional traits and six species-level indices of ecological requirements, assumed to respond to agricultural or climatic factors (**Table 1, Appendix B-C**). Functional traits were missing for four species, two of which could be imputed from an average over other species of the same genus. The remaining two species were removed from the analysis (representing 0.01% of the total abundances among the 142 species considered). In the following analyses, maximal height and seed mass were log-transformed to ensure normality and reduce the influence of extreme values.

To characterize plant communities, we calculated species richness, community-weighted means (CWM) and community-weighted variances (CWV) of traits for sites and observations with at least three species (59 out of 4172 observations were excluded). The computation was performed using the R v.4.0.0 package `FD`, function `dbFD` for CWM, with the following formulas:

$$CWM = \sum_{i=0}^n p_i \times trait_i \quad (\text{Eq. 1})$$

$$CWV = \sum_{i=0}^n p_i \times (trait_i - CWM)^2 \quad (\text{Eq. 2})$$

Where p_i is the relative abundance, $trait_i$ is the value of trait for species i , and n is the total number of species. To correct for correlation between CWV and species richness, we used a null model approach, shuffling the abundances in the species matrix for species of the species pool, while keeping the species x trait matrix unchanged (Bopp et al., 2022). This procedure keeps trait correlations, species richness and total abundance in a site unchanged, while dissociating abundances from trait values (Bernard-Verdier et al., 2012).

For CWV by site, the species pool was defined by the biogeographic region, allowing us to examine spatial variations. For CWV by observation, the species pool was defined by the site itself, allowing us to investigate temporal variations. To determine the biogeographic regions of each site, we used the VégétalLocal map (Office français de la biodiversité, 2021). To quantify the difference between observed and null CWV, we computed effect sizes (**Appendix D**). A positive effect size denotes a divergence in trait values within the community (convergence for negative effect size). These effect sizes (and not the raw CWV) were used in our analyses and referred to as CWV in the subsequent sections. We performed a normed PCA on the CWM of traits (by site for spatial analyses, by observation for temporal analyses) to

classify each community based on its average trait combination or ecological strategy, which is reflected by its position on the first two axes.

Plant functional strategies

We extracted the CSR scores for 119 out of 142 focal species from Pierce et al. (2017). CWM of CSR scores were computed by observation and by site and were added to the PCA on the CWM of traits as supplementary variables. The CWM of CSR scores computed by observation were plotted on a CSR triangle to illustrate temporal trends in strategies.

Spatial analyses of plant communities

The general framework of analyses is presented in **Fig. 2**. To analyze the effects of spatial variations in climate and agricultural practices while ignoring temporal patterns, explanatory factors and species abundances were averaged across years within sites having at least five years of data, leaving a total of 349 sites. Spatial simultaneous autoregressive models (SAR; package `SPDEP`, function `errorsarlm`; Cressie, 2015) were implemented to model linear relationships that take into account spatial autocorrelation in the data, i.e. the tendency of nearby points to have more similar values than expected by chance. We examined the relationship between each response variable (species richness, functional composition, divergence and strategies) and the explanatory factors (temperature, soil moisture, nitrogen dose, herbicides and margin management). The Nagelkerke pseudo- R^2 (which can be interpreted similarly to a conventional R^2) was used to assess the model's explanatory power, and we controlled for the observer bias by adding the number of successive observers in a site as a fixed effect. For all analyses, we chose a p-value threshold of 0.01 to focus on the effects for which our confidence level was highest.

Temporal analyses of plant communities

In a second stage, we wanted to assess the extent to which spatial patterns on climate and agricultural practices were also reflected on temporal trends. We checked first if there was a

temporal trend on the raw variables, and then we used climate and agricultural practices as predictors for the different response variables. In all cases, we used generalized additive mixed models (GAMM) to account for repeated measures at a site, with a Gaussian distribution in most cases (but see **Appendix E, Table SE.2**), and site identity as a random effect. Observer bias was accounted for by including the observer identity as a random term nested within sites. For each response variable (species richness, functional composition, divergence and CSR strategies) and explanatory factor (temperature, soil moisture, nitrogen dose, herbicides and margin management), we built a first model with the year as a linear fixed effect. Then, a second model was built for each response variable, where climate, agricultural practices and observation date were linear explanatory factors. A first-order temporal autocorrelation structure within sites was included (Box et al., 2015). We removed observations with missing values in climatic and agricultural factors (1805 out of 4172 observations), and a few observations that distorted trait distributions (**Appendix E**), resulting in varying observation numbers across models (see **Fig. 5**). We repeated this analysis on subsets of data, including Mediterranean (MZ) vs Continental (CZ) zones, margins adjacent to annual crops vs vineyards, and annual vs perennial plant species (**Fig. 1**).

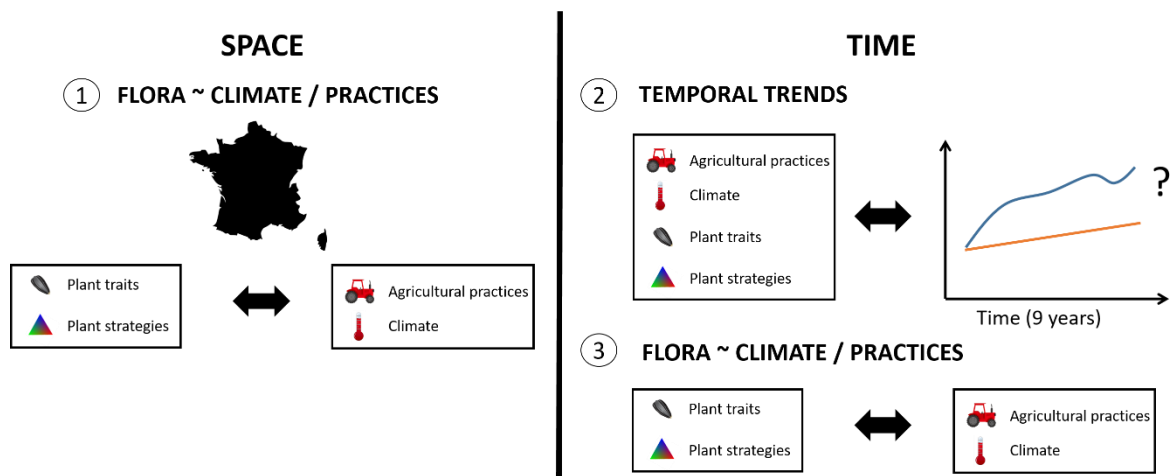


Fig. 2. General framework of our analyses involved three main steps. (1) Firstly, we ignored temporal trends and examined the spatial response of plant communities, primarily in terms of functional traits and strategies, to climatic and agricultural factors. (2) Secondly, we investigated the presence of any temporal trends in these factors (both communities and environment), as this provides crucial insights for the subsequent analysis. Indeed, given that

we expected minimal temporal trends in agricultural practices, we did not expect significant temporal changes in flora in response to practices. (3) Finally, we explored how plant communities have responded to the temporal changes in climate and agricultural practices.

Results

Temporal trends in climate, agricultural practices and plant communities

Temperatures have significantly increased by an average of 1.2°C over a decade (0.7°C in the Mediterranean Zone), while soil moisture has steadily declined (-14.1% by decade) (**Fig. 3**, and **Appendix F**). These trends differed between the Mediterranean Zone (MZ) and the Continental Zone (CZ), with the MZ experiencing a slower decline in soil moisture due to a high cumulative precipitation in 2019 (**Fig. 3**). Regarding agricultural practices, herbicides slightly decreased over time in vineyards (-0.9 application by decade; **Fig. 3**), with an even weaker trend in annual crops (-0.2 application by decade). Fertilization showed no significant temporal trend, except in vineyards where the cumulative dose of nitrogen has recently slightly increased (**Fig. 3**). The number of margin management events has decreased and particularly in the MZ (-0.5 by decade). Floristic surveys were conducted increasingly earlier in the season in the CZ (10.4 days earlier by decade) (**Appendix F**). Overall, there was a clear warming and drying trend in climate, but agricultural trends remained more uncertain.

Plant species richness has slightly increased over time at the national scale (+0.1 species by decade), even more in the MZ (+0.4 species by decade) and vineyards (+0.3 species by decade) and only for annual species (**Appendix H**). In France, we saw an increase in the CWM of maximum height (+5.8 cm by decade), seed mass (+0.2 g by decade), flowering onset (+3.1 days by decade) and a decrease in flowering duration (-7.8 days by decade) (**Appendix F**). The requirements for light, temperature and pH have increased, while those for moisture and nitrogen have declined. CWV (i.e. computed by comparison with expected CWV in a community of equal richness) have decreased for most of traits (convergence), and particularly for phenological traits such as flowering onset and flowering duration (-3.6 and -2.6 days by decade respectively), while they have increased for the requirements for temperature, pH and continentality (divergence).

Changes in functional traits were more pronounced in the MZ, particularly for the flowering onset (+8.8 days by decade) and duration (-18.9 days by decade; **Appendix F**). Conversely, changes in Ellenberg values (environmental requirements) were only significant in the CZ and in annual crops. One exception was the temperature (Ellenberg-T) and moisture (Ellenberg-F) requirements, which have significantly changed in both the MZ and CZ. Interestingly, functional traits (and not environmental requirements) showed a temporal trend mainly for annual species (**Appendix F**).

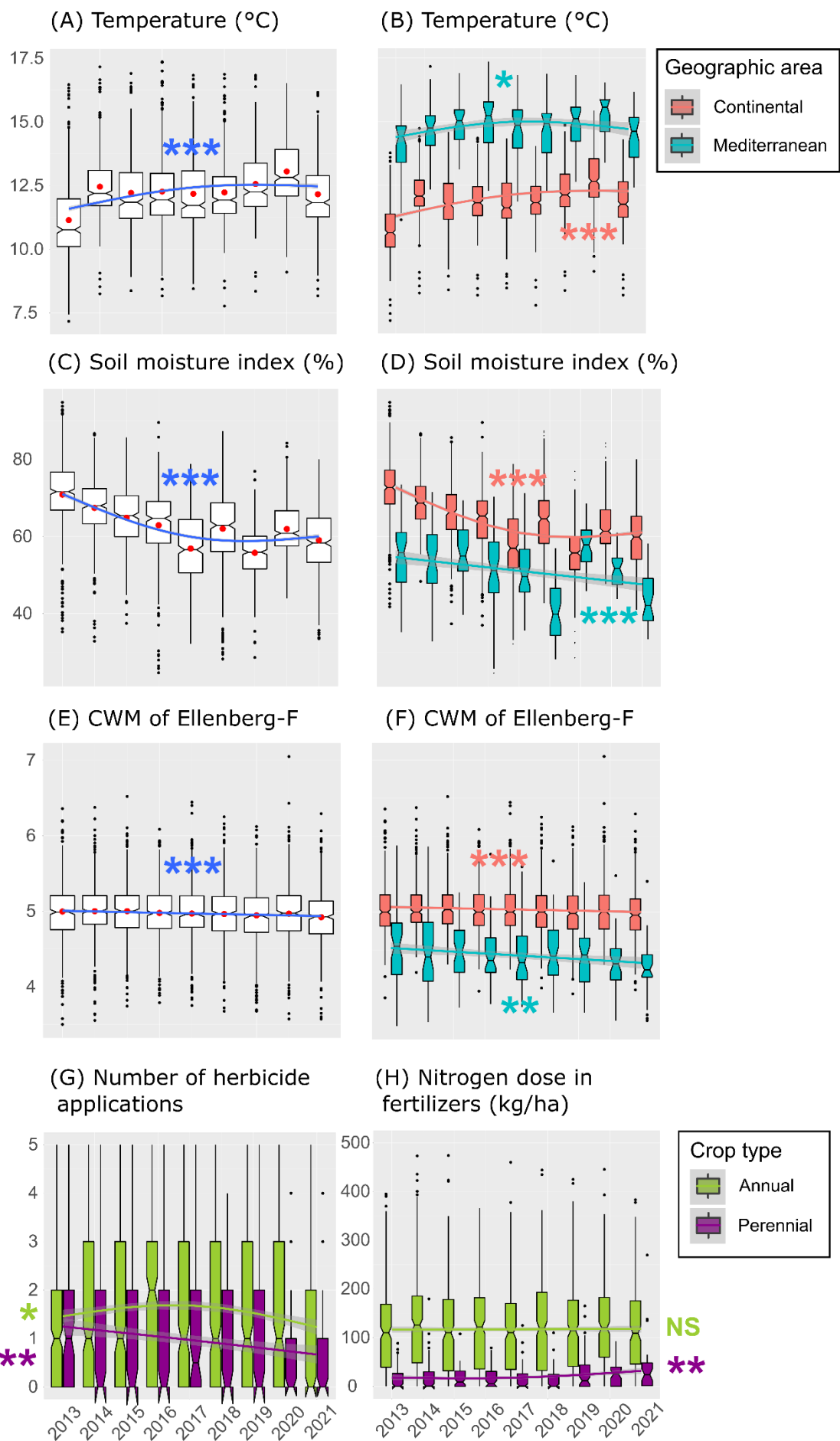


Fig. 3. Temporal changes in temperature, soil moisture, CWM of Ellenberg-F (moisture requirement), number of herbicide and nitrogen dose in fertilizers. Red dots represent mean values. The curves are from a GAM, with a smooth term on the year restricted to three effective degrees of freedom. (A, C, E) National trend. (B, D, F) Trend by geographic area: CZ and MZ. (G, H) Trend by crop type: annual (wheat, maize, lettuce) and perennial (vineyard). Significance of smooth terms is referred as following: NS $p \geq 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Spatial analyses of plant communities

The first PCA axis (named thereafter stress-tolerance axis, see **Appendix G, Fig. SG.1** for the correlation of each strategy with each axis) explained 36.4% of the variation and revealed a gradient from continental hygrophilous, ruderal and competitive communities associated with resource-rich environments, to Mediterranean xero-thermophilous stress-tolerant communities adapted to resource-poor and arid environments (**Fig. 4, Appendix G, Fig. SG.2**). Communities with continental species were more nitrophilous, had a higher SLA and flowering duration, while Mediterranean communities had a higher seed mass. The second PCA axis (named thereafter ruderal axis) explained 19.7% of the variation and contrasted stress-tolerant/conservative communities adapted to low disturbance (high stature, late and short flowering) with ruderal/acquisitive communities adapted to high disturbance (short stature, early and long flowering).

Spatial models revealed that climate had a predominant impact on functional composition and particularly on Ellenberg values, opposing in a consistent way Mediterranean communities to nitrophilous continental ones along the stress-tolerance axis (**Fig. 5**). Temperature increased the CWM and CWV of seed mass (divergence) and decreased the CWM and CWV of SLA (convergence). High temperatures lead to more divergence in all environmental requirements (compared to a community of equal richness), except for the requirement for light (Ellenberg-L). Conversely, soil moisture brought convergence in the requirement for temperature and continentality (Ellenberg-T and K). Field margin management favored ruderal communities with higher SLA and/or lower seed mass (PCA Axis 1), shorter stature (-7.1 cm by management event) and longer flowering duration (+3.7 days

by management event; PCA Axis 2). Herbicide applications had no significant effect, while the average annual nitrogen dose in fertilizers slightly decreased the species richness (-3.2×10^{-2} species by kg/ha) and pH requirement, and increased the nitrogen requirement, SLA and divergence in flowering duration (**Fig. 5**). The number of observers surveying a site over the 9-year period was positively correlated with species richness (average increase of 1.7 species by observer) and with the CWM and CWV of flowering duration (divergence).

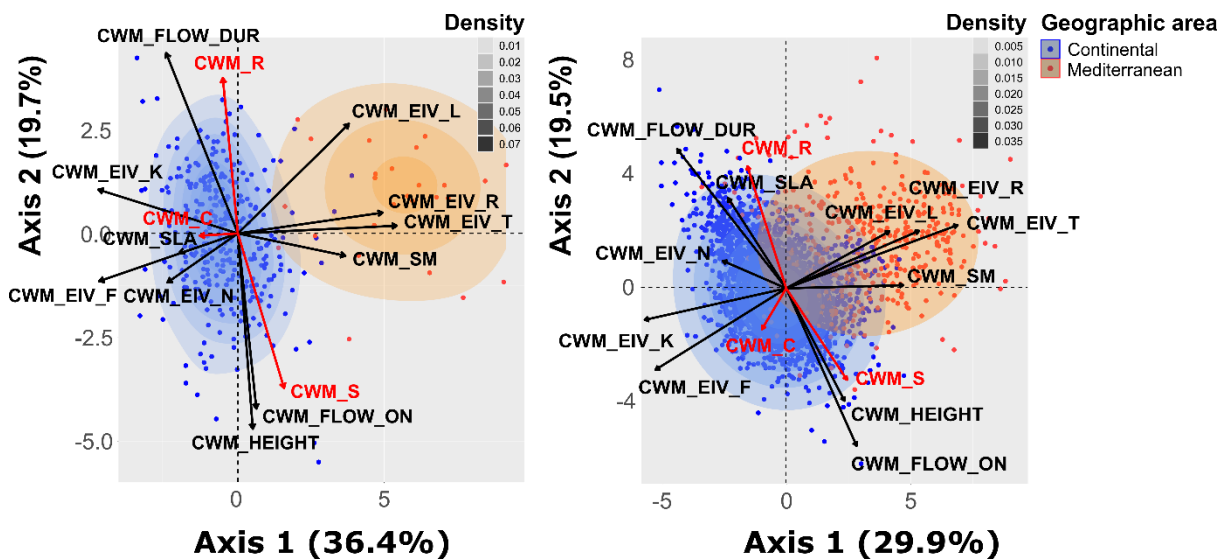


Fig. 4. Normed PCA on CWM (first two axes). (A) Scores of CWM of functional traits computed by site. (B) Scores of CWM of functional traits computed by observation. The color of the dots indicates the region to which they belong and the density curve highlights the concentration of data points in a given area. The correlations of traits to the PCA axes are in **Appendix G, Fig. SG.1** and the PCA for annual and perennial species in **Fig. SG. 3**. The CWM of strategies (in red) were added as supplementary variables. Abbreviations for CWM: CWM_SLA, specific leaf area; CWM_HEIGHT, maximum plant height; CWM_SM, seed mass; CWM_FLOW_ON, flowering onset; CWM_FLOW_DUR, flowering duration; CWM_EIV_L/T/K/F/R/N, requirement for light/temperature/continentality/moisture/pH/nitrogen; CWM_C, competitive strategy; CWM_S, stress-tolerant strategy; CWM_R, ruderal strategy.

Temporal analyses of plant communities

PCA on CWM by observation closely mirrored PCA on CWM by site (**Fig. 4**). The first two axes represented the same ecological strategies, explaining 29.9% and 19.5% of the variation, respectively. However, one difference was that SLA was more correlated to the ruderal rather than the stress-tolerance axis in the PCA based on observations. The competitive strategy was also more tightly associated with Axis 2 than Axis 1 (**Appendix G, Fig. SG.1**).

Climatic factors were also the most influential in temporal models, with high R^2 for the temperature requirement ($R^2 = 0.33$) and stress-tolerance axis ($R^2 = 0.27$, **Fig. 5**). Regressions between each Ellenberg value and climatic factors remained consistent across spatial and temporal models, with increasing temperature leading to an increase and divergence in Ellenberg-T values (requirement for temperature). However, new patterns emerged in temporal models, with increasing temperature and drought associated with shorter flowering duration (-2.2 days by °C and +0.15 days by % of soil moisture), and later flowering onset only for increasing temperature (+1.6 days by °C; **Fig. 5**). Margin management was the agricultural practice with the largest impact on community changes, with an increase in its frequency associated with more ruderality (-1.2 cm in maximum height, -0.8 days in flowering onset and +2.1 days in flowering duration by management event). The date of observation also influenced community changes, as a later observation was related to more conservative, competitive and continental communities, and to a decrease in species richness.

Fig. 5. Results of (A) spatial (SAR) and (B) temporal models (GAMM) on the whole dataset, with response variables in rows and explanatory factors in columns. The adjusted R^2 , expressed as a percentage of variation, and the number of observations are reported. Significance is indicated by colored cells, with a p-value threshold of 0.01. Positive estimates are in red, negative estimates in blue, and the strength of the relationship (based on the standardized estimates) is reflected by the lightness of the color (weaker when lighter). It is important to note that the strength of the relationship can only be compared among explanatory factors for a same response variable. Reported values are the raw estimates and can be interpreted in the units of response and explanatory variables (e.g. an increase of 1°C in temperature leads to an increase in 1.6 days in the CWM of flowering onset). Models with the year as explanatory factor were run separately.

Results differed depending on the subset of data used (**Fig. 1**). In vineyards and the MZ, soil moisture did not have any influence on diversity or functional composition (**Appendix H**) and temperature only increased the requirement for temperature (Ellenberg-T) and decreased SLA in the MZ. In frequently managed margins of the MZ, Mediterranean species declined (decrease of temperature requirement and convergence towards higher values of continentality, **Appendix H**). Nitrogen dose tended to decrease the number of species in the MZ, an effect also found on annual species. In vineyards, no agricultural effect was detected. Annuals were more impacted by climatic variations and seasonal effects than perennials, with high R^2 for temperature ($R^2 = 0.39$) and moisture ($R^2 = 0.32$) requirements.

Discussion

The changes observed in both spatial and temporal analyses can be interpreted through the lens of Grime's competitor, stress-tolerant, ruderal (CSR) framework (**Fig. 6**; Grime, 1988). According to Grime, stress (i.e. a shortage of resources such as nutrients, water and light) and disturbance (i.e. the partial or total destruction of plant biomass) determine three main plant strategies representing combinations of traits that are viable under conditions of low disturbances and high resources (competitor, C), low disturbances and low resources (stress-tolerant, S) or high disturbances and high resources (ruderal, R). Originally developed to classify individual plant species into strategies, Grime's theory can be useful to interpret functional changes in plant communities, especially in the context of global changes where vegetation is subject to harsher climatic conditions (more droughts) and various levels of agricultural disturbances (**Fig. 6**). Below, we use this framework to contextualize our results.

Climate as the main driver of spatial and temporal variations in field margin plant communities

Our analyses revealed a shift towards more stress-tolerant and less ruderal communities, primarily driven by climate (Díaz et al., 2016; Pakeman et al., 2009). Since meteorological variables were extracted at a 8 km resolution, changes in soil moisture can be confidently attributed to climate change and not to the effect of soil compaction due to cultivation. Increasing temperature and drought favored more xerophilous (Ellenberg-F) and thermophilous (Ellenberg-T) species, with higher seed mass and lower nitrogen requirement, thus shifting the position of communities along the stress-tolerance axis. Our results also indicated that sites increasingly or already warmer and drier allowed for coexistence of a wider functional variety of species, suggesting a potential dominance of generalist species with a wider temperature tolerance range, or an increased abundance of thermophilic species without any loss of cold-adapted species. The increase in species richness over time provided additional support for this latter hypothesis.

Our study is one of the first to provide empirical evidence that climate change is already resulting in detectable functional changes in plant communities over a relatively short time interval of 10 years (see also Martin et al., 2019). The increase in mean thermal preference at the community-level with rising temperatures was already documented, but mainly by studies

covering entire floras (regional or local species pool) and time scales of several decades to a century (Salinitro et al., 2019; Tamis et al., 2005). We found that this trend is now detectable over a short-term period of only nine years (Martin et al., 2019). Interestingly, as in other recent studies (Duchenne et al., 2021; Martin et al., 2019), this trend was more pronounced in northern France, while Mediterranean communities responded less to climate change (**Appendix H**). On top of the fact that climatic trends observed in the MZ were weaker than in the CZ, Mediterranean species are already adapted to dry and heat stress, and might be more resilient to extinction risks (Thuiller et al., 2005). Because of their geographic position north of the Mediterranean Sea, they might also experience some competitive release due to the lack of immigrants coming from the south, and the northward shift of more temperate species (Duchenne et al. 2021).

Beyond the increase in mean thermal preference, our temporal models revealed additional temporal changes related to climate change that align well with the existing literature, including a decrease in mean SLA and an increase in mean seed mass and maximum height (Alarcón Villora et al., 2019; Kühn et al., 2021). These trait values (low SLA, high seed mass and height) are also known to be linked to less intensive agriculture (Fried et al., 2012; Richner et al., 2015). In our models, we observed a similar pattern, with less intensive margin management associated with a decrease along the ruderality axis and an increase along the stress-tolerance axis. All of this suggests that climate change and the evolution towards more extensive agricultural practices will select the same trait values towards more stress-tolerant and less ruderal strategies. However, we cannot entirely rule out the possibility that plant communities are also responding to past landscape diversification, which could have generated a functional response similar to the one observed for climate change, leading to a decrease in ruderal species as arable lands decrease.

Finally, temporal analyses showed additional phenological changes, suggesting that climate change could increase the occurrence or abundance of late-flowering species, i.e. species that have high thermal requirements to complete their life cycle (Peters et al., 2014). These phenological shifts coincided with a decrease in trait variance, leading to a reduction in functional diversity. Critically, such changes can reduce the ability of species to escape field margin management, which typically favors species able to flower all-year-round, as expected with a ruderal strategy. As species will not be able to advance their phenology indefinitely,

this can ultimately result in species losses in the long-term, unless farmers may also adapt the temporality of their practices to climate change.

Agricultural practices have a weaker impact on diversity and species assembly

Temporal variations in agricultural practices over the short-term had a weaker influence on diversity and species assembly than climatic variations (Alarcón Vllora et al., 2019; Fried et al., 2019). Field margin management was the most impactful practice, affecting traits related to the ruderal syndrome in a consistent way. This supports the idea that field margin management, as the only practice applied directly in the margin, has a greater impact than herbicides and fertilization applied in the adjacent agricultural fields, which can only have collateral effects. The lack of herbicide effect on the functional structure of communities could arise because communities affected by herbicides represent a functionally similar subset of communities without herbicide application or because we have omitted traits that reflect herbicide tolerance (leaf cuticle thickness, hairiness...). Also, reducing the intensity of agricultural practices may not necessarily influence the functional composition of communities, because agricultural intensification has already greatly reduced functional diversity, and highly diverse landscapes would be required for some species to recolonize field margins.

Fertilization had a weaker but very consistent impact on floristic communities, increasing the nutrient requirement (Ellenberg-N) and acquisitive capacity (SLA), indicating higher levels of competition among species (Andrade et al., 2021; Pellissier et al., 2014). This can reduce species richness (Kleijn & Verbeek, 2000), an effect detected in the MZ and leading to the loss of some annual Mediterranean species (Poinas et al., 2023). Due to functional trade-offs, high nitrogen levels can favor nitrophilous plant species, which are often less thermophilous and more acidiphilous, explaining that nitrogen dose was related to affinity for acidic soils in our models. Nitrogen application levels remained constant over time, which aligns with the weak change in global nitrophily levels in plant communities, suggesting that eutrophication may no longer be the primary driver of changes in vegetation (Alignier, 2018; Duchenne et al., 2021).

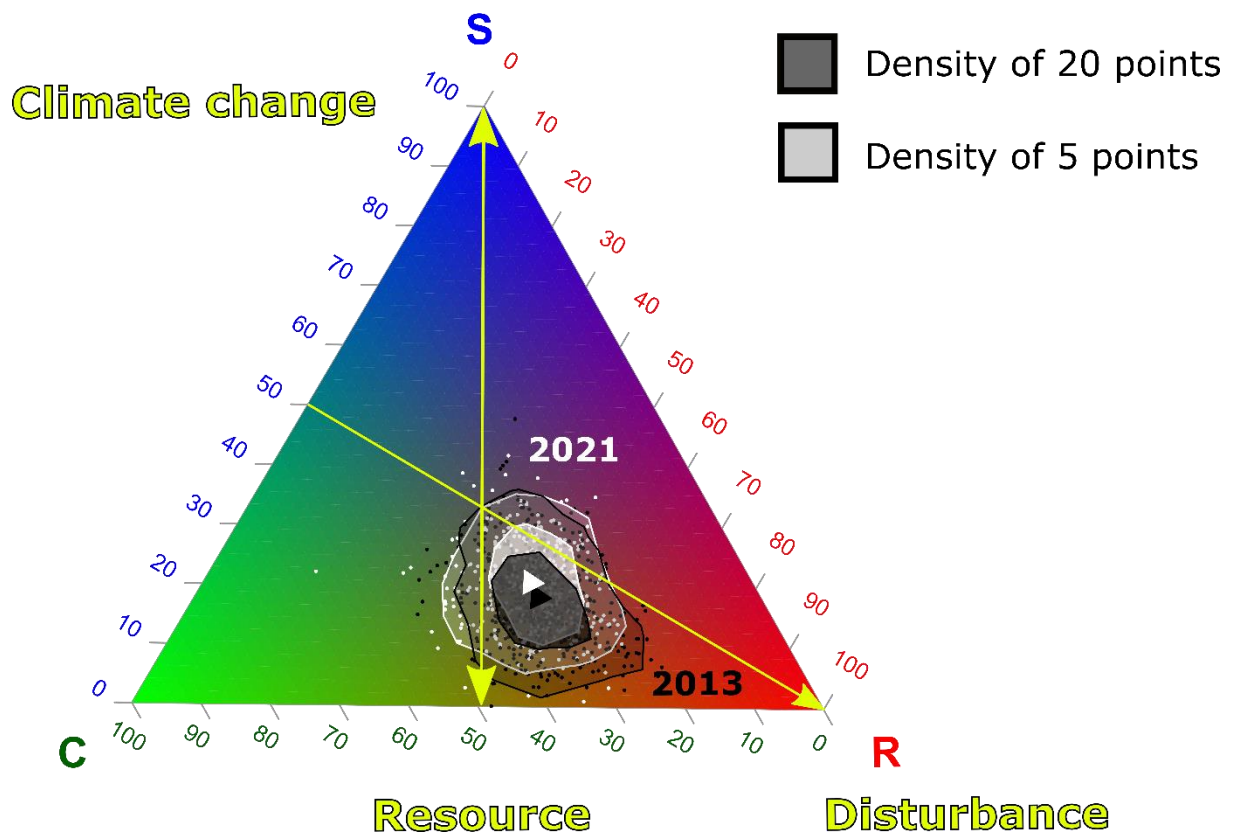


Fig. 6. Grime's CSR triangle depicting the temporal trajectory of community strategies between 2013 and 2021. To enhance clarity, we show only two levels of density curves, with each point representing a specific site. The relative percentages of each strategy are depicted through the use of green, blue and red colors (C = competitor, S = stress-tolerant and R = ruderal). Arrows indicate expected impacts of climate change, disturbance, and resource levels. Temporal models (GAMM) applied to the CWM of each strategy revealed significant decreases in the ruderality and competitiveness of communities, and a significant increase in the stress-tolerance.

Functional trade-offs and future implications for communities response to global changes

Our findings revealed that resource level (driven by fertilization) and climate vary the position of communities along the stress-tolerance axis, while disturbance level (driven by field margin management) and climate vary the position of communities along the ruderal axis. This supports the view that functional trade-offs are not only evident on a global scale as found by Wright et al. (2004) and Díaz et al. (2016), but can also occurred within a narrower functional range (such as plants colonizing agricultural field margins). As a result, agricultural

intensification and climate change act in opposite ways on the functional composition of communities. Climate change favors species that are adapted to high temperatures and drought, but not to intensive agriculture. It tends to expand the functional range for traits related to stress-tolerance within communities, but reduces the functional range for traits associated to ruderality. Conversely, agricultural disturbances select species more sensitive to current climatic trends, without any particular trend in trait variance.

These trade-offs emphasize the need to consider the existing interactions between climate and agricultural practices when predicting future community trajectories (Garnier et al., 2019; Pakeman et al., 2009). Here, we acknowledge the difficulty in quantifying these interactions between climate and agricultural practices, particularly given the limited changes observed in these practices over time. However, the effects of practices were more perceptible in space, allowing us to identify main trends in community trajectories according to several scenarios (**Fig. 6**). Accelerating climate change coupled with an agricultural abandonment and more extensive practices in Europe (Miller et al., 2022; Peeters et al., 2021) will likely result in an increase in xero-thermophilous and conservative species. However, a large part of these species are specialized to their habitat (e.g. Mediterranean species as found in Munoz et al. (2017); Fried, Chauvel, et al., 2009) and have a high affinity for calcareous soils, which will probably limit their expansion towards the CZ to restricted areas. Areas where they are unable to colonize might suffer a decrease in species richness, and this scenario could be worsen if current levels of agricultural intensification are maintained or increased. Mediterranean species expanding in the northern half of France could face severe agricultural intensification that would likely limit their expansion, while at the same time ruderal species would become less frequent mostly because of drought. This highlights the need to consider the conjunction of climate change and intensive agriculture.

Conclusion

Our study highlights climate as the primary factor affecting field margin plant communities in France, with increasing temperatures and decreasing soil moisture fostering Mediterranean, stress-tolerant and conservative species, while negatively affecting ruderal species. In comparison, agricultural practices had a limited effect on species richness and assembly at the

national level, with field margin management having the greatest impact. The species selected by climate change are poorly adapted to intensive farming, while the pool of species currently able to colonize field margins is restricted to a limited functional range adapted to agricultural practices. The persistence of intensive agricultural practices and accelerating climate change could thus have critical consequences for the conservation of floristic diversity in agroecosystems. However, it is important to consider the potential of adaptation of species, through intraspecific trait variability and phenotypic plasticity (known to be particularly high in ruderal species, Baker, 1974), as it may enhance their resilience to changing conditions. Our findings suggest a likely reduction in ruderality and an increase in stress-tolerance according to Grime's strategies. Bopp (2023) highlighted a similar increase of stress-tolerance in weeds in response to climate change, but did not observe a corresponding decrease in ruderality. Further investigations are thus necessary to assess the generalizability of these results across different habitats, including communities with broader or narrower functional niche, such as weeds. Long-term monitoring programs are necessary to address some perspectives, such as the potential time-lag in flora's response to environmental changes, the non-linearity in temporal trends and the interactive effects between climate and agricultural changes. Finally, the findings presented in this study call for a rethink of our current agricultural model, urging us to prioritize the development of agricultural practices that foster the creation of favorable microclimates while minimizing local intensification. Promising approaches, such as agroforestry, hold the potential to align agricultural production with biodiversity conservation goals by providing habitat diversity, microclimate regulation, and maintenance of ecosystem services.

Acknowledgements

The 500-ENI network is developed by the French Ministry of Agriculture under the Ecophyto framework with funding from the French Biodiversity Agency (Office Français de la Biodiversité). We would like to thank everyone that has collected data in the field, the farmers who provided information on their practices, and everyone involved in the coordination of the 500-ENI data network.

Funding: This work was supported by an INRAE-ANSES thesis fellowship and an Ecophyto II+ project: GTP 500 ENI (OFB-21-1642).

Conflict of interest disclosure

All authors of this preprint declare that they have no financial conflict of interest with the content of this article.

Appendix A-H. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at XXXXX.

References

- Alarcón Villora, R., Hernández Plaza, E., Navarrete, L., Sánchez, M. J., & Sánchez, A. M. (2019). Climate and tillage system drive weed communities' functional diversity in a Mediterranean cereal-legume rotation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 283, 106574. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106574>
- Alignier, A. (2018). Two decades of change in a field margin vegetation metacommunity as a result of field margin structure and management practice changes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.013>
- Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Bar-Hen, A., Chadoeuf, J., Cylly, D., Cluzeau, D., Fried, G., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J., & Monestiez, P. (2021). A real-world implementation of a nationwide, long-term monitoring program to assess the impact of agrochemicals and agricultural practices on biodiversity. *Ecology and Evolution*, 11(9), 3771–3793. <https://doi.org/10.1002/ece3.6459>
- Baker, H. G. (1974). The Evolution of Weeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1), 1–24. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000245>
- Baude, M., Colin, A., Calipel, C., Duvernoy, J., & Foussard, A. (2022). *Chiffres clés du climat France, Europe et Monde—Édition 2022* [Rapport ministériel]. Service des données et études statistiques - Ministère de la Transition écologique. <https://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/edition-numerique/chiffres-cles-du-climat-2022/pdf/chiffres-cles-du-climat-2022-integral.pdf>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100(6), 1422–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003>
- Bopp, M. (2023). *Dynamique spatio-temporelle des communautés d'espèces adventices en réponse aux pratiques de gestion des sols dans les vignobles: Une approche fonctionnelle* [Doctoral thesis, Montpellier, SupAgro]. <https://www.theses.fr/s225831>

- Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., & Fried, G. (2022). Relative importance of region, seasonality and weed management practice effects on the functional structure of weed communities in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 330, 107892. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107892>
- Box, G. E. P., Jenkins, G. M., Reinsel, G. C., & Ljung, G. M. (2015). *Time Series Analysis: Forecasting and Control*. John Wiley & Sons.
- Cressie, N. (2015). *Statistics for Spatial Data*. John Wiley & Sons.
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Duchenne, F., Martin, G., & Porcher, E. (2021). European plants lagging behind climate change pay a climatic debt in the North, but are favoured in the South. *Ecology Letters*, 24(6), 1178–1186. <https://doi.org/10.1111/ele.13730>
- Ellenberg, H. (1974). Indicator values of vascular plants in central Europe. *Scripta Geobotanica*, 9, 97.
- Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tschardtke, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J. (2016). How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 55, pp. 43–97). Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250416300204>
- Fitter, A. H., & Fitter, R. S. R. (2002). Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. *Science*, 296(5573), 1689–1691. <https://doi.org/10.1126/science.1071617>
- Fonty, E., Sarthou, C., Larpin, D., & Ponge, J.-F. (2009). A 10-year decrease in plant species richness on a neotropical inselberg: Detrimental effects of global warming? *Global Change Biology*, 15(10), 2360–2374. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01923.x>
- Fried, G., Blanchet, C., Cazenave, L., Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., Christen, M., Alard, D., & Cordeau, S. (2022). Consistent response of weeds according to Grime's CSR strategies along disturbance and resource gradients in Bordeaux vineyards. *Weed Research*, 62(5), 347–359. <https://doi.org/10.1111/wre.12549>

- 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*(1), 49–58. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05284.x>
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., & Kazakou, E. (2019). Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *275*, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.006>
- Fried, G., Kazakou, E., & Gaba, S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *158*, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., & Navas, M.-L. (2014). Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*, *34*(1), 103–119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Garnier, E., & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *32*(2), 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Garnier, E., Vile, D., Roumet, C., Lavorel, S., Grigulis, K., Navas, M.-L., & Lloret, F. (2019). Inter- and intra-specific trait shifts among sites differing in drought conditions at the north western edge of the Mediterranean Region. *Flora*, *254*, 147–160. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.07.009>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, *111*(982), 1169–1194.
- Grime, J. P. (1988). The C-S-R model of primary plant strategies—Origins, implications and tests. In L. D. Gottlieb & S. K. Jain, *Plant Evolutionary Biology* (pp. 371–393). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1207-6_14
- Grime, J. P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, *17*(2), 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>

- Guichard, L., Dedieu, F., Jeuffroy, M.-H., Meynard, J.-M., Reau, R., & Savini, I. (2017). Le plan Ecophyto de réduction d'usage des pesticides en France: Décryptage d'un échec et raisons d'espérer. *Cahiers Agricultures*, 26(1), 14002. <https://doi.org/10.1051/cagri/2017004>
- Kleijn, D., & Verbeek, M. (2000). Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 37(2), 256–266. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00486.x>
- Kühn, N., Tovar, C., Carretero, J., Vandvik, V., Enquist, B. J., & Willis, K. J. (2021). Globally important plant functional traits for coping with climate change. *Frontiers of Biogeography*, 13(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG53774>
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Le Moigne, P. (2002). *Description de l'analyse des champs de surface sur la France par le système SAFRAN* (pp. 1–30) [Note de centre GMME]. Météo-France.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Cimalová, S., Kropáč, Z., Otýpková, Z., Pyšek, P., & Tichý, L. (2004). Weed vegetation of arable land in Central Europe: Gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 415–422. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02279.x>
- Lovejoy, T. E. (2006). *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press.
- MaLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., & Dehnen-Schmutz, K. (2020). An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 40(4), 24. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00631-6>
- Martin, G., Devictor, V., Motard, E., Machon, N., & Porcher, E. (2019). Short-term climate-induced change in French plant communities. *Biology Letters*, 15(7), 20190280. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0280>
- Metay, A., Garcia, L., Kazakou, E., & Fried, G. (2022). Effet des couverts sur la flore en viticulture. *Agronomie, Environnement & Sociétés*, 12(1). <https://hal-montpellier-supagro.archives-ouvertes.fr/hal-03776173>

- Miller, D., Legras, S., Barnes, A., Cazacu, M., Gava, O., Helin, J., Irvine, K., Kantelhardt, J., Landert, J., Latruffe, L., Mayer, A., Niedermayr, A., Povellato, A., Schaller, L., Schwarz, G., Smith, P., Vanni, F., Védrine, L., Viaggi, D., ... Vlahos, G. (2022). Creating Conditions for Harnessing the Potential of Transitions to Agroecology in Europe and Requirements for Policy. *EuroChoices*, 21(3), 72–79. <https://doi.org/10.1111/1746-692X.12374>
- Munoz, F., Fried, G., Armengot, L., Bourgeois, B., Bretagnolle, V., Chadoeuf, J., Mahaut, L., Plumejeaud, C., Storkey, J., Violle, C., & Gaba, S. (2017). *Database of weeds in cultivation fields of France and UK, with ecological and biogeographical information* [dataset]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.1112342>
- Murray, B. R., Brown, A. H. D., Dickman, C. R., & Crowther, M. S. (2004). Geographical gradients in seed mass in relation to climate. *Journal of Biogeography*, 31(3), 379–388. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00993.x>
- Office français de la biodiversité. (2021). *Carte des régions d'origine—Référentiel technique de la marque Végétal local—Version 2021*. www.vegetal-local.fr
- Oliver, T. H., & Morecroft, M. D. (2014). Interactions between climate change and land use change on biodiversity: Attribution problems, risks, and opportunities. *WIREs Climate Change*, 5(3), 317–335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Pakeman, R. J., Lepš, J., Kleyer, M., Lavorel, S., Garnier, E., & Consortium, the V. (2009). Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 148–159. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05548.x>
- Peeters, A., Lefebvre, O., & Balogh, L. (2020). A Green Deal for implementing agroecological systems: Reforming the Common Agricultural Policy of the European Union. *Journal of Sustainable and Organic Agricultural Systems*, 70, 83–93. <https://doi.org/10.3220/LBF1610123299000>
- Pellissier, L., Wisz, M. S., Strandberg, B., & Damgaard, C. (2014). Herbicide and fertilizers promote analogous phylogenetic responses but opposite functional responses in plant communities. *Environmental Research Letters*, 9(2), 024016. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/9/2/024016>
- Peters, K., Breitsameter, L., & Gerowitt, B. (2014). Impact of climate change on weeds in agriculture: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(4), 707–721. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0245-2>

- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., ... Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, *31*(2), 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Poinas, I., Fried, G., Henckel, L., & Meynard, C. N. (2023). *Scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities: Influence of spatial resolution and extent*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2023.03.02.530797>
- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H. P., & Walter, T. (2015). Reviewing change in the arable flora of Europe: A meta-analysis. *Weed Research*, *55*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1111/wre.12123>
- Salinitro, M., Alessandrini, A., Zappi, A., & Tassoni, A. (2019). Impact of climate change and urban development on the flora of a southern European city: Analysis of biodiversity change over a 120-year period. *Scientific Reports*, *9*(1), 9464. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-46005-1>
- Sonnier, G., Shipley, B., & Navas, M.-L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science*, *21*(6), 1014–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01210.x>
- Tamis, W. L. M., Zelfde, M. V., Der Meijden, R. V., & De Haes, H. A. U. (2005). Changes in Vascular Plant Biodiversity in the Netherlands in the 20th Century Explained by their Climatic and other Environmental Characteristics. *Climatic Change*, *72*(1), 37–56. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-5287-7>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Wheeler, G. R., Brassil, C. E., & Knops, J. M. H. (2023). Functional traits' annual variation exceeds nitrogen-driven variation in grassland plant species. *Ecology*, *104*(2), e3886. <https://doi.org/10.1002/ecy.3886>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K.,

Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

CHAPITRE 3 – Unravelling the complex relationships between agricultural practices, vegetation and beetle (Coleoptera) diversity and diet



Notiophilus substriatus G. R. Waterhouse, 1833. Spécimen échantillonné dans le cadre de cette thèse à Mas-de-Londres (Hérault). Photo de Laurent Soldati.

« Tout vrai collectionneur doit aussi avoir ce qu'on appelle le "feu sacré" et considérer l'amour des insectes comme une véritable religion, pour laquelle il brûlera tous les jours de l'encens » (Coupin, 1894)

Ce chapitre explore les liens entre pratiques agricoles, diversité de plantes et diversité de coléoptères. Il repose sur deux jeux de données.

- Des données agricoles et des relevés de flore et de coléoptères du réseau 500-ENI entre 2013 et 2022, agrégées à l'échelle de 380 bordures de champs de cultures céréalières, maraîchères et viticoles.
- Un deuxième jeu de données comprenant 8 parcelles de vigne dans le Montpelliérais et ayant fait l'objet de relevés de flore et de coléoptères dans les bordures et les inter-rangs en 2021.

Les pratiques agricoles étudiées sont le mode de gestion de la végétation dans les parcelles (désherbage chimique, labour, enherbement) et le mode de production. **L'objectif de ce chapitre est d'évaluer si les communautés de coléoptères sont davantage influencées par les effets directs des pratiques agricoles, ou par la flore qui répond elle-même aux pratiques. Plus spécifiquement, il s'agit de déterminer quelle composante de la flore (richesse ou structure) a le plus d'impact et si cela est relié aux régimes trophiques des coléoptères.** Nous avons posé les hypothèses suivantes:

a. Effets directs et indirects des pratiques agricoles sur les coléoptères

1. Les coléoptères sont directement impactés par les pratiques et répondront donc négativement à l'usage de pesticides et au labour.
2. Les effets agricoles indirects, via leur impact sur la flore, affecteront davantage la diversité et les abondances des coléoptères que les impacts directs.

b. Lien entre la flore et les coléoptères

1. La flore aura un impact sur les communautés de coléoptères phytophages en tant que ressource trophique (effet de la richesse spécifique).
2. La flore aura un impact sur les communautés de coléoptères prédateurs et polyphages en tant qu'habitat (effet de la structure de végétation).

Dans ce chapitre, nous montrons que les communautés de coléoptères répondent davantage à la flore qu'aux pratiques agricoles, et que les effets de ces dernières sont donc principalement indirects (hypothèse a.2. confirmée). Cependant, ces résultats doivent faire l'objet d'une évaluation plus large, car le groupe d'espèces étudié semblait jouer un rôle (les espèces du sol ont montré davantage d'effets directs que les espèces de la canopée) et il y a probablement davantage d'effets directs à une échelle locale et dans les inter-rangs que dans les bordures. Comme attendu, nous avons mis en évidence des effets négatifs directs des pesticides et du labour (hypothèse a.1. confirmée, **Fig.17.A**). A l'échelle nationale, les abondances de coccinelles et de charançons étaient négativement impactées par le mode de gestion conventionnel. A l'échelle locale, nous avons observé des impacts négatifs du labour et du désherbage chimique sur la faune circulante du sol. Cependant, les abondances des prédateurs semblaient favorisées par le désherbage chimique, probablement en réponse à un niveau de couverture végétale intermédiaire. En accord avec nos hypothèses b.1. et b.2., les groupes phytophages (chrysomèles et charançons) étaient positivement impactés par la richesse de plantes, tandis que les groupes prédateurs et polyphages (coccinelles et carabiques) étaient davantage impactés par la structure de végétation (**Fig.17.B**).

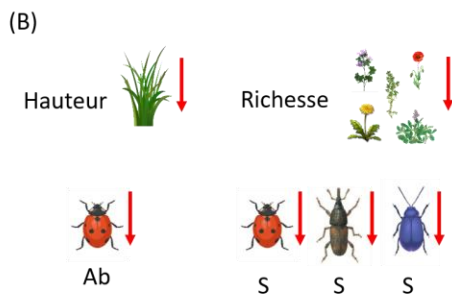
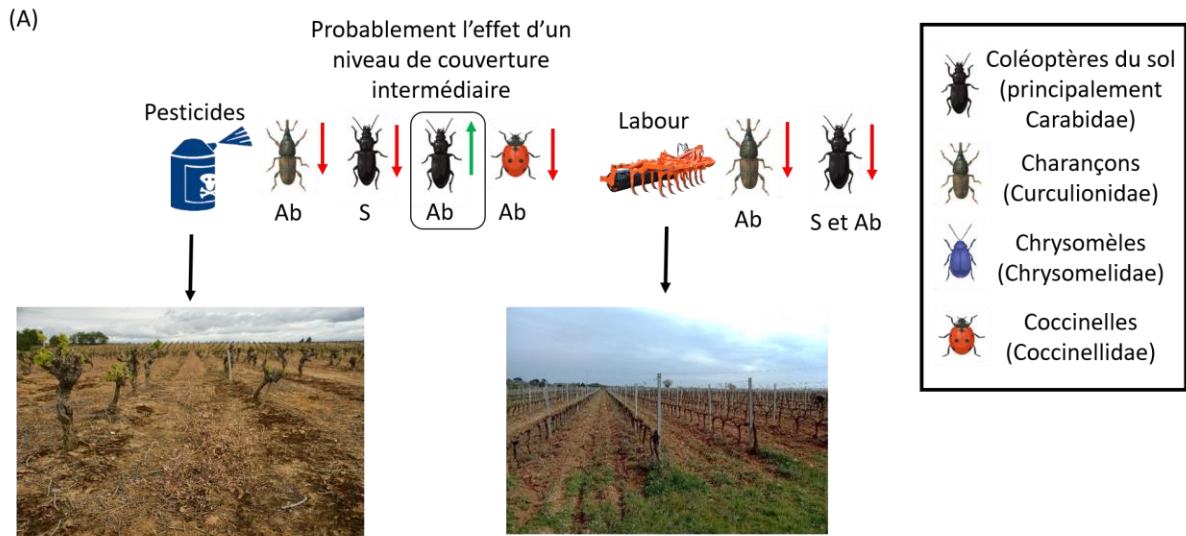


Fig. 17. Résumé graphique du chapitre 3. (A) Représentation des principaux effets des pesticides (mode de production conventionnel et désherbage chimique) et du labour sur les différents groupes de coléoptères. Ab = abondance (ou activité-densité), S = richesse spécifique. (B) Représentation des effets différenciés de la flore (hauteur et richesse) sur les différents groupes de coléoptères.

Unravelling the complex relationships between agricultural practices, vegetation and beetle (Coleoptera) diversity and diet: insights from contrasting large-scale with local network

Isis Poinas^{1,2*}, Guillaume Fried², Julien Haran¹, Laurent Soldati¹, Margaux Lefevre¹, Christine N Meynard¹

¹ CBGP, INRAE, CIRAD, Institut Agro, IRD, Univ Montpellier, Montpellier-sur-Lez, France

² Anses, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité Entomologie et Botanique, Montpellier-sur-Lez, France

* Corresponding author: Isis Poinas (isis.poinas@inrae.fr)

Authorship statement: I.P., G.F. and C.M. planned and designed the research; I.P. took charge of the field protocol, assisted in the identifications, analyzed the data and wrote the first draft of the manuscript; all authors contributed substantially to revisions; G.F., J.H. and L.S. helped to design the sampling protocol and respectively identified plants, weevils and other beetles; I.P., G.F., M.L. and C.M. conducted the field sampling. All authors gave final approval for publication.

Data accessibility statement: Data available via the Data INRAE Repository

Number of words in abstract: 268

Number of words in main text: 7154

Number of cited references: 73

Number of tables: 0

Number of figures: 5

Abstract

Beetles (Coleoptera) play a significant ecological and agronomic role, providing many ecosystem services including biocontrol and seed dispersal. However, they are vulnerable to local disturbances created by agricultural practices, such as tillage, insecticides, and herbicides; but little is known about the direct and indirect effects of these practices on beetle diversity. Estimating the level of beetle response to the practices and the subsequently affected vegetation is crucial for developing more effective conservation measures. This study analyzed two datasets with contrasting spatial scales (local vs national), temporal scales (year vs decade), habitats (inter-row vs margin), crops (vineyards vs all crops) and beetle ecological groups (ground-dwelling vs flying) to test the direct and indirect effects of tillage and farming intensity on the diversity of different beetle groups. Our results suggest that agricultural practices effects on beetles were mostly indirect, through a negative effect of tillage and conventional farming on plant species richness. However, responses differed between beetles' ecological groups and were related to their trophic regime. For example, ground-dwelling beetles (mostly Carabidae) were more directly affected by practices, while specialist phytophagous such as weevils (Curculionidae) and leaf beetles (Chrysomelidae) mostly responded to plant richness, and flying predators such as ladybugs (Coccinellidae) and some carabids (Carabidae) to vegetation height. We also found that ground-dwelling beetle richness responded positively to grassing, but some trophic groups (predators and detritivores) might prefer bare (weeded) soils. To enhance the scope and generalizability of future research in this area, we strongly recommend the integration of large-scale datasets, covering a diverse range of environmental conditions, along with more localized datasets that allow detailed identification of collected specimens.

Keywords: Coleoptera, plant and beetle diversity, field margin, vineyard, organic farming, tillage, trophic regime, Carabidae, Curculionidae, Coccinellidae, Chrysomelidae

Introduction

Vegetation in crops and field margins forms the basis of numerous food webs, with plant-insect relationships playing a significant ecological and agronomic role. Field margins offer suitable habitats for various insects, an abundance of nutrient resources, breeding sites, and suitable environmental conditions for overwintering and larval development (Marshall & Moonen, 2002; Pfiffner & Luka, 2000; Traugott, 1998). Many beetles, and especially the phytophagous species that rely on weed consumption for their survival (Vanbergen et al., 2010; Vician et al., 2015), are highly attracted to open environments such as croplands. With approximately 11,650 species identified in France (Tronquet, 2014), beetles represent the most diverse order of insects. They may provide biocontrol services such as predation of crops pests (Coccinellidae, Carabidae, Staphylinidae; Adhikari & Menalled, 2020) and consumption of weed seeds (Carabidae; Kulkarni et al., 2015), contribute to pollination through their flower visiting behavior (Cantharidae, Buprestidae; Bouchard et al., 2017), to decomposition of organic matter (coprophagous, necrophagous, saproxylic; Richard & Maquart, 2019), to soil fertilization or seed dispersal (coprophagous: Scarabaeidae; Nichols et al., 2008). Their ecological strategies are diverse and vary among species and families. For example, carabids (Carabidae) mostly consist of ground-dwelling polyphagous predators (Kotze et al., 2011), with some feeding on seeds at some times of the year (Kulkarni et al., 2015; Lövei & Sunderland, 1996; Menalled et al., 2001). Ladybugs (Coccinellidae) are known to be mostly aphidiphagous predators, but have a wide range of dietary preferences with some of them consuming plants (Sloggett & Majerus, 2000; Wheeler & Henry, 1981). Weevils (Curculionidae) and leaf beetles (Chrysomelidae) are exclusively phytophagous: they feed on plants both as larvae and adults, and are usually highly specialized on single species, genus or botanical families. They can cause significant damage to crops (Beenen & Roques, 2010), or on the contrary, help control for the spread of undesired species if specialized on weeds (Blossey et al., 1994).

Understanding the diverse ecological strategies of beetles in relation to agricultural practices is crucial, considering their substantial contribution to ecosystem services and sustainable agriculture. The complex and diverse relationships between beetles and their surrounding environment make them highly vulnerable to local disturbances created by agricultural practices. Tillage, for instance, has a strong impact on beetle communities by destroying larvae in the soil, killing adults, and more importantly, reducing food resources, modifying habitat

structure, litter cover, and micro-climate (Kulkarni et al., 2015; Sáenz-Romo et al., 2019; Thorbek & Bilde, 2004). Similarly, the use of insecticides can directly affect adult survival, reproduction and mobility, leading to a reduction in species richness (Kosewska et al., 2020; Kulkarni et al., 2015; Trichard et al., 2013). Even herbicides, which may have a lesser effect compared to tillage and insecticides, can still significantly impact beetle physiology and survival (Gao et al., 2021). It is worth noting that the impact of conventional farming or soil management practices on beetle diversity is not systematically negative, as it depends largely on the functional guild under consideration (Clough et al., 2007; Geldenhuys et al., 2021). For example, macropterous carabids have been found to prefer conventional fields, while brachypterous species showed a preference for organic fields (Caprio et al., 2015).

Agricultural practices can affect beetles indirectly, as many species rely heavily on the structure and composition of vegetation for shelter, foraging, and reproduction. For example, field margin management such as mowing can increase the structural heterogeneity of the habitat, favoring both species associated with dense vegetation and open habitats (Alignier & Aviron, 2017). Increasing the vegetation cover has been linked to an increase in richness and abundance of both phytophagous (Fiera et al., 2020) and predatory beetles, such as carabids and ladybugs (Sáenz-Romo et al., 2019). The greater amount and diversity of nutrient resources and shelter in grassy habitats can explain this trend (Geldenhuys et al., 2021). Some beetles also prefer habitats with litter cover (as obtained from mowing residues, Thorbek & Bilde, 2004), where they find more preys (Geldenhuys et al., 2021; Rouabah et al., 2015). However, it has also been found that predatory carabids may have a preference for more open habitats where sight hunting is facilitated (Caprio et al., 2015). Vegetation height is another important factor affecting beetles. Taller vegetation provides a more complex structure with more organs that can be consumed by phytophagous beetles, such as flowers, fruits, and seeds (Woodcock et al., 2009), as well as more preys for predators (Diehl et al., 2013; Rouabah et al., 2015). Vegetation structure is not the only factor influencing beetle communities. Plant species richness also plays an important role, as it positively influences the richness of phytophagous beetles and preys (Fiera et al., 2020), which in turn cascades up to predators (Twardowski et al., 2020).

Current studies investigating the impact of agricultural practices on beetle communities have several limitations. Most studies only examine one interaction term in the practice-plant-

beetle system, making it challenging to determine the proportion of direct and indirect effects of agricultural practices on beetle communities (e.g. Jowett et al., 2019; Thorbek & Bilde, 2004). Moreover, the few studies that have considered all three components have different taxonomic resolutions for beetles and plants, and often rely only on descriptions of vegetation height or percentage cover (but see Pakeman & Stockan, 2014; Rouabah et al., 2015). Furthermore, studies on the impact of agricultural practices can be challenging to interpret due to differences in scales, with some large-scale studies incorporating many confounding factors (Geiger et al., 2010), while others are very localized, making them difficult to be generalized (Caprio et al., 2015).

Very few studies have investigated the practices-plant-beetle relationships in vineyards, despite their importance for conservation due to the diversity of species they harbor (Fiera et al., 2020). Agricultural practices in vineyards are very diverse, making their consideration greatly relevant. Viticulture often requires inter-row management to control weeds and limit their competition with the vine. Until recent years, vineyard inter-rows were mainly managed by tillage and/or herbicide application, leading to bare soil (Metay et al., 2022). In order to avoid soil compaction and erosion, more and more winegrowers choose to leave their inter-rows grassed which can be done in different ways, such as mowing or more rarely grazing (Niles et al., 2017). The cover can be permanent or temporary and applied to all inter-rows, one inter-row out of two, and more rarely to the rows (Fernández-Mena et al., 2021). A combination of these different practices can be applied (e.g. cover in one inter-row out of two, tillage in the other inter-rows, and herbicides under the row). This wide variability in agricultural gradients of vineyards provides a unique opportunity to gain a deeper understanding of their effects on plant and beetle communities.

In this study, we aimed to determine the direct and indirect effects of different agricultural practices, on beetle diversity and abundance. We focus on two main management practices: organic versus conventional farming, and tillage versus non-tillage soil management. For this, we used a local vineyard network of eight sites in the South of France surveyed in 2021, for which we have precise identifications of ground-dwelling beetles and weevils, as well as taxon-specific trophic regimes. We then extended our research to a larger dataset, including 380 field margins of different crops all over France, for which flying beetles were sampled annually during 10 years (2013-2022), estimating total abundance and species richness for broad

morphological groups. We expected that organic farming would support greater species diversity and abundances of beetles (Djouidi et al., 2019), that tillage would negatively impact species that rely on soil for part of their life cycle (Thorbeck & Bilde, 2004), and that the presence of more plant species would have a greater positive impact on phytophagous beetles (Rouabah et al., 2015). We further evaluated the direct and indirect effects of agricultural practices on beetle diversity and abundance in each dataset, with indirect effects referring to how agricultural practices affect plant species richness and vegetation structure, ultimately leading to cascading effects on the beetle populations. We hypothesized that indirect effects would predominate and that plant species richness would have a greater impact on weevils and leaf beetles, given their specialization on specific host plants, while vegetation structure would have a greater impact on predators, such as carabid beetles and ladybugs. Finally, we discussed the scientific value of combining different spatial scales and taxonomic groups to generate generalizable results.

Materials and methods

Study area

The response of coleopteran communities (hereafter referred to as beetles) to agricultural practices was evaluated using two datasets collected for different purposes at two different spatial scales. The first aimed at studying the effects of two factors (inter-row management and production mode, i.e. conventional vs organic farming) on beetle diversity. The sampling was based on eight vineyard fields in Languedoc, around the city of Montpellier (43°37'30" N, 3°51'43" E) in the south of France (**Fig. 1**). The climate in this region is typically Mediterranean, with a mild and wet winter and a dry and hot summer (Lionello et al., 2006). These agricultural fields were specifically selected to address our research questions, with four sites chosen from organic farming and four from conventional farming, four with bare soil and four with spontaneous vegetation cover. In the organic vineyards, the two fields with bare soil in some inter-rows were managed by tillage, while in the conventional vineyards, the soil was left bare in some inter-rows (those studied) using herbicides. The grassed fields were grazed by sheep between the end of March and the beginning of April, in both organic and conventional vineyards. Vineyards were chosen to minimize confounding factors: they had similar sizes and

adjacent habitats, and their agricultural practices had remained constant over the last five years. Surveys were conducted in field margins and inter-rows during the spring 2021, between March and June. Due to limitations in our ability to identify a large number of samples to the species level, we had to restrict our sampling to eight agricultural fields. However, we were able to ensure high accuracy in our morphological identifications through the involvement of local expert taxonomists (J.H. and L.S.).

The second analysis was based on the 500-ENI network (Andrade et al., 2021), a national network of agricultural field margins across continental France. Field margins were surveyed yearly since 2013 (notice that there was no surveys in the field core in this case), representing a total of 565 unique sites between 2013 and 2022 (**Fig. 1**). These sites covered four main crop types: two main cereal crops (winter wheat and maize), market gardening crops (mainly lettuce) and vineyards. Surveys were conducted by multiple observers, who have sometimes changed over time. To minimize observer bias, we selected a subset of 380 sites that had at least five years of botanical, entomological and agricultural data during the study period. When agricultural practices had changed within a site, we selected the dominant practice during the study period. This dataset has the advantage of including a much higher sampling size and several crop types, allowing to check whether the effects of tillage and production mode were consistent through several spatial scales and agricultural landscapes. However, species richness was estimated by observers with less taxonomic experience, particularly for insects, and beetle abundances were estimated for 14 morphologically distinct groups rather than at the species level (see below). These two datasets are therefore complementary and allowed us to study the effects of broad agricultural practices on beetle diversity.

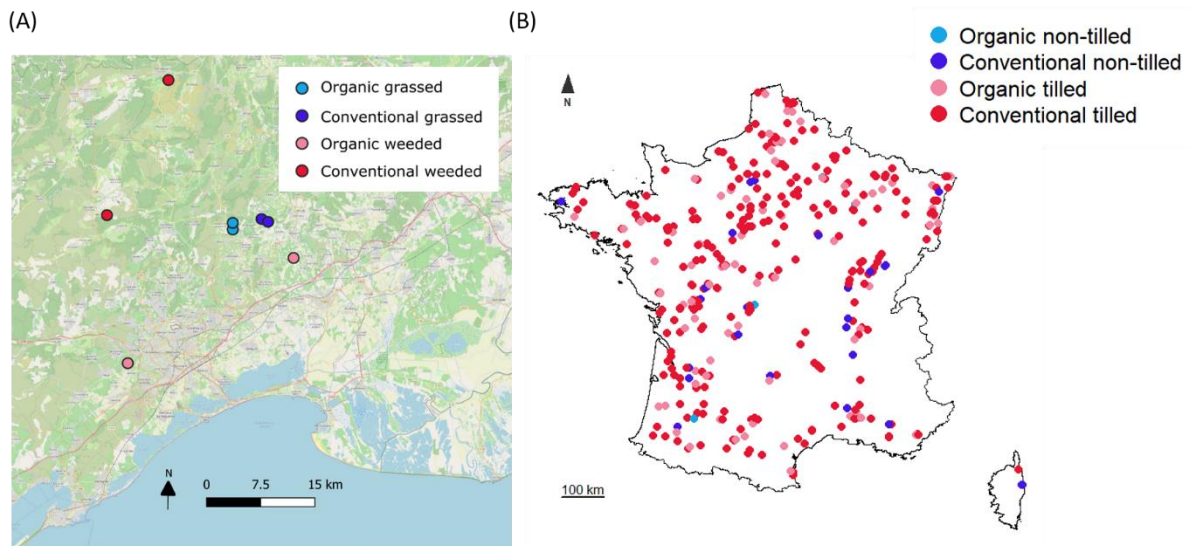


Fig. 1. Distribution maps of the vineyards surveyed in the south of France in (A) ($n = 8$) and of the field margins surveyed in the national network in (B) ($n = 380$). Note that in contrast to the local dataset in (A), the practice modalities in the national network are not evenly distributed (B), with the following order of increasing frequency: organic non-tilled ($n = 4$), conventional non-tilled ($n = 26$), organic tilled ($n = 79$) and conventional tilled ($n = 271$). The main crop types sampled in (B) were: market gardening crop ($n = 39$), vineyard ($n = 72$), maize ($n = 115$) and wheat ($n = 154$).

Vegetation sampling

Vegetation surveys in the eight Mediterranean fields were conducted along two 45 m transects by site. One transect was placed along the field margin, the second one was in an inter-row and placed perpendicular to the first transect, overlapping the margin (**Appendix A, Fig. A.1**). We positioned the margin transect in the middle of the margin at an equal distance from the margin width, and 1 m away from the cultivated area. The inter-row transect was placed in a central inter-row, chosen to represent the inter-row management practice being tested, and extended 50 cm over the margin. For example, if tillage was only conducted in one inter-row out of two, the tilled inter-row was selected for analysis. Along each transect, we positioned ten 1 m² quadrats at 5 m intervals. We recorded all plant species within these quadrats and scored their percent cover with an accuracy of 5%. We carried out three visits in 2021 (late March, April and May) to cover the flowering peak period and avoid missing late-

germinating species. The percent cover of each detected species and the total percent cover of vegetation were averaged by transect across the three samplings.

Vegetation sampling in the 500-ENI network also involved recording species present in ten 1 m² quadrats along two transects, but with a slightly different layout (**Appendix A, Fig. A.2**). The ten quadrats were divided into two sets of five contiguous quadrats of 0.5 x 2 m² separated by 30 m. Only one survey was conducted per year (at flowering peak), and only the presence-absence of species was recorded. The presence-absence of the detected species were pooled across years to generate a single data point per field margin (when there was at least 5 years of sampling). Most importantly, this monitoring only covered field margins, as no vegetation surveys were carried out inside the agricultural fields.

Coleopteran sampling

In the eight Mediterranean fields, beetles were sampled using pitfall traps buried in the soil and filled with alcohol (Greenslade, 1964; Schöller & Flinn, 2000). Each trap was placed at the center of each floristic quadrat and left for one week before collecting (**Appendix A, Fig. A.1**). The pitfall sampling was repeated two times by period (end of March and April), to capture the entire spring phenology of beetles. Some traps, however, were tampered with by animals before the specimens could be collected (this represents a loss of 114 samples out of 640, i.e. 18% of the samples). Consequently, the sampling intensity was not uniform across all sites. Additionally, we used a vacuum at the end of May in order to improve the capture of weevils, which are generally standing at the base of their host plant (Schöps, 2002) and were under-represented in pitfall traps. This method consisted of vacuuming the litter in a 1m² quadrat (McCravy, 2018), and then spreading the litter on a white tray to track beetles, which were then collected and stored in 96° alcohol tubes until identification. We vacuumed 1 out of 2 of the same quadrats used in the botanic surveys, i.e. 5 quadrats in each field margin and 5 in each inter-row. To standardize the activity-densities (abundances) within each transect, we calculated the average number of specimens collected into one quadrat in one week, pooling data from the three time periods. For all analyses, these standardized activity-densities per transect were used (16 transects in total), sometimes aggregated at higher levels (see below).

Note that both pitfall traps and vacuum target crawling beetles that are usually found moving around at the ground surface and at the vicinity of plants.

Beetles were identified to species when possible, more rarely to genus or family, by expert local taxonomists (L.S. and J.H.). Among all beetles, we excluded some families and species whose identification was problematic (e.g. Staphylinidae) (**Appendix B**). Throughout this article, we will use the term ground-dwelling beetles (GDB) to refer to beetles other than weevils in this dataset. This group mainly consisted of specimens belonging to the superfamily Caraboidea (47%, but note there is also 14% of Scarabaeoidea and 12% of Tenebrionoidea; **Appendix B, Fig. B.1**) and is thus closely related to the carabid beetles. To accurately estimate weevil and GDB species richness considering sampling effort per site, we used rarefaction curves with the package `INEXT` of R v.4.0.0 (Chao et al., 2014). We extrapolated the richness values based on the same number of samples (one sample is one week of sampling in a quadrat), and separately at the transect type and practice level. The threshold was set at the number of samples that would have been obtained with a complete sampling (360 samples by transect type and 180 by practice). We finally obtained the adult diet of each species, based on the literature and on expert knowledge (**Appendix B, Table B.2**).

In the 500-ENI network, beetles were sampled along the same transects as the flora, and thus only in field margins (**Appendix A, Fig. A.2**). Sampling was carried out three times a year (from April to July), when weather was clear and windless. Vegetation height was scored at each observation on a gradient from 1 to 3 (< 10 cm, from 10 to 40 cm, > 40 cm), and was then averaged by site. Flying beetles were captured by sweeping the transects twice with a sweep net, then preserved in alcohol before being counted and classified into 14 morphological groups. These morphological groups roughly correspond to the most common beetle families (Andrade et al., 2021) and were chosen to standardize identification among observers with different levels of expertise. Within this set, we focused on the three most frequent groups in captures, which are best targeted by this sampling method: leaf beetles (Chrysomelidae, present in more than 75% of the observations), weevils (Curculionidae, > 70% of observations) and ladybugs (Coccinellidae, > 50% of observations). Note that this sampling method is not adapted to the capture of ground-dwelling insects, explaining the low frequency of carabids (Carabidae) in the samples (Holland & Fahrig, 2000). Nonetheless, they were included in our analyses to enable broad comparisons with the results from the local dataset. Finally,

observers recorded the number of morphological species in each morphological group (estimated species richness), but did not perform species identification. We therefore used abundances and estimated species richness per morphological group, and total abundances (all morphological groups confounded) as response variables. Abundances and estimated richness were averaged across years for sites with at least five years of data.

Data analysis

In initial analyses, we compared the extrapolated richness and activity-densities of GDB and weevils from the local dataset according to the transect type (margin vs inter-row) and management practices (production mode and inter-row management). We used Wilcoxon rank tests (paired tests in the case of transect type comparisons) on the 16 transects, with a statistical significance threshold of 5%. Furthermore, we categorized GDB species based on their diet and performed the same comparisons. The same analytical step was applied to plant data, with percent cover used as an index of species relative abundance.

In a second step, we used structural equation modelling (SEM) to disentangle direct from indirect causal paths (Gana & Broc, 2018). We tested the hypothesis that agricultural practices and vegetation structure would have a direct impact on carabids, GDB and ladybugs, while weevils and leaf beetles would be indirectly impacted through changes in plant species richness. We used the R package `LAVAN` to build three structural equation models for each beetle group, based on ecological hypotheses (**Fig. 2**, see **Appendix C** for more details and literature references supporting model construction).

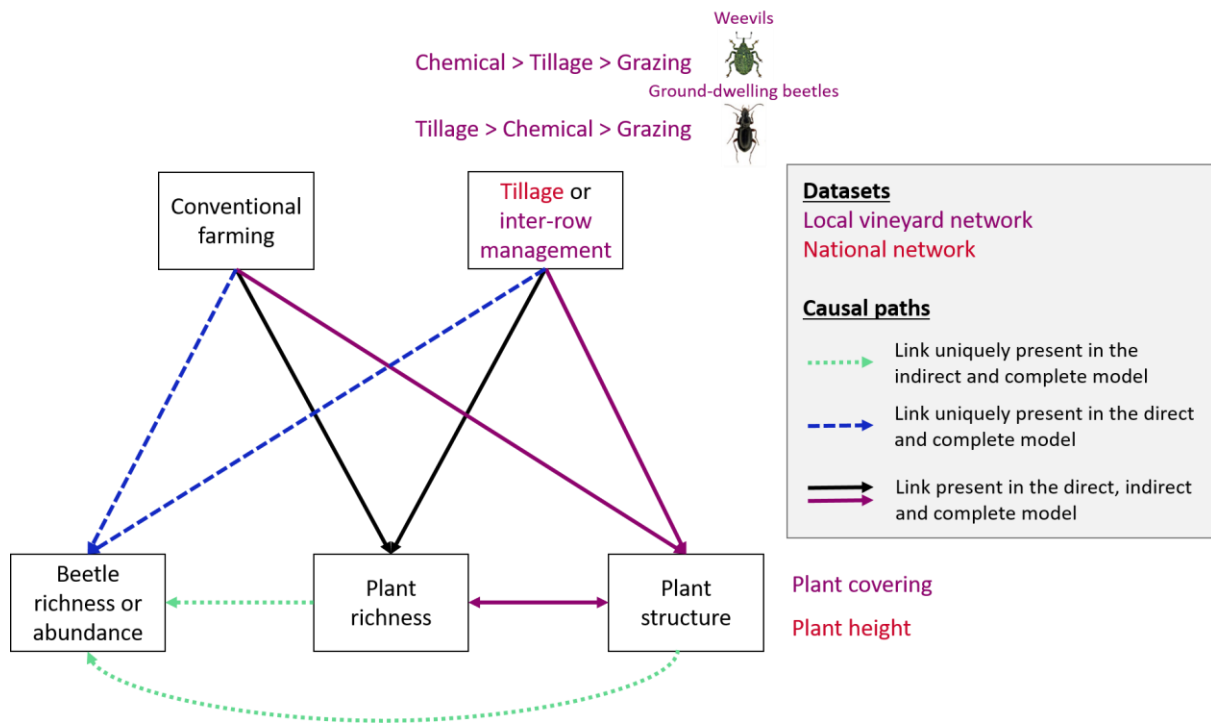


Fig. 2. Conceptual framework for the construction of SEM, aiming to explain beetle abundance and richness by direct and indirect effects of agricultural practices through changes in plant communities. Note there are slight differences in the models for the local and national datasets. Flying beetle abundance and richness were included in the same model (national dataset), controlling for their co-variation. We did not include a causal link between practices and vegetation height in the margin, as the latter is primarily influenced by direct field margin management rather than practices in the adjacent field. As landscape factors did not appear to have a significant impact on flying beetles of the national network (**Appendix D**), we did not include them.

The first model considered only the direct effects of agricultural practices, the second only indirect effects, and the last model considered both direct and indirect effects. From these three models, we chose the one with the lowest AICc when the difference was higher than 2. We analyzed separately the effect of production mode and inter-row management (for the local dataset) or tillage (for the national dataset). We used different inter-row management gradients for GDB and weevils, as we assumed that tillage would have more effect on GDB whose larvae reside in the soil (Sáenz-Romo et al., 2019), while chemical weeding leads to a decrease in plant species richness (Fried et al., 2019) that would be more detrimental to

weevils, whose eggs are on plants. Consequently, the gradient for weevils was coded as 0 (grazed), 1 (tilled) and 2 (chemical) and for GDB as 0 (grazed), 1 (chemical) and 2 (tilled). In all models of the local dataset, margin and inter-row transects were analyzed together, and we accounted for the correlation between vegetation cover and plant species richness. We excluded the effect of plant species richness in the GDB models since models that included it showed poor fit. Moreover, GDB are recognized for being quite generalists, in contrast to weevils, which are specialized on their host plant (Richard & Maquart, 2019), so we did not expect any relationship between GDB and plant species richness. For models on the national dataset, only vegetation height could be included as vegetation cover was not measured. We evaluated the goodness of fit of each model, using the Chi-squared test (p -value > 0.05), the Comparative Fit Index (CFI > 0.95), the Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA < 0.05) and the Tucker Lewis Index (TLI > 0.95). For each path within a model, we computed the standardized parameter estimates and their corresponding p -value.

Results

Influence of vineyard management on ground-dwelling beetles and weevils at a local scale

Our local vineyard network provided valuable insights into the variation in species richness and activity-densities between margins and inter-rows (**Fig. 3**). Our observations revealed that the margins had a higher species richness for GDB and plants ($p = 0.008$) than the inter-rows. However, for GDB, inter-rows displayed greater activity-densities than the margins, although this difference was not statistically significant ($p = 0.078$).

Regarding the effect of inter-row weed management practices, grazed sites had more plant species than those under conventional chemical weeding, which had the lowest plant species richness ($p = 0.029$ when compared to organic grazed sites, **Fig. 3**). In contrast, weevil species richness did not vary significantly with the different management practices. In terms of weevil activity-densities, we found that grazed sites had the highest number of specimens, followed by organic tilled sites, and significantly fewer weevils were found in conventional chemical sites ($p = 0.029$). For GDB, both organic tilled sites and chemically-weeded sites exhibited lower species richness. We also observed that GDB populations were more abundant in

chemically-weeded conventional and grazed sites, while they were less abundant in organic tilled sites, although these differences were not statistically significant.

Classifying GDB species based on their diet provided further insights (**Fig. 3**). The proportion of species within each trophic group was similar between the margin and inter-row, with no significant difference observed for all groups. There were higher activity-densities of detritivores and predators in the inter-rows (**Appendix D, Fig. D.2**), but these differences were not statistically significant. Also, grazed sites had a higher species richness for predators ($p = 0.090$), granivorous predators ($p = 0.062$), coprophagous ($p < 0.001$), and phytophagous ($p = 0.250$) species. Detritivores were more abundant in organic sites ($p = 0.074$), while organic tilled sites had significantly fewer predators ($p = 0.004$). Conventional chemical sites had the highest activity-density of predators ($p = 0.058$), and granivorous predators made up a larger proportion of the total predator population than exclusive predators in organic tilled sites.

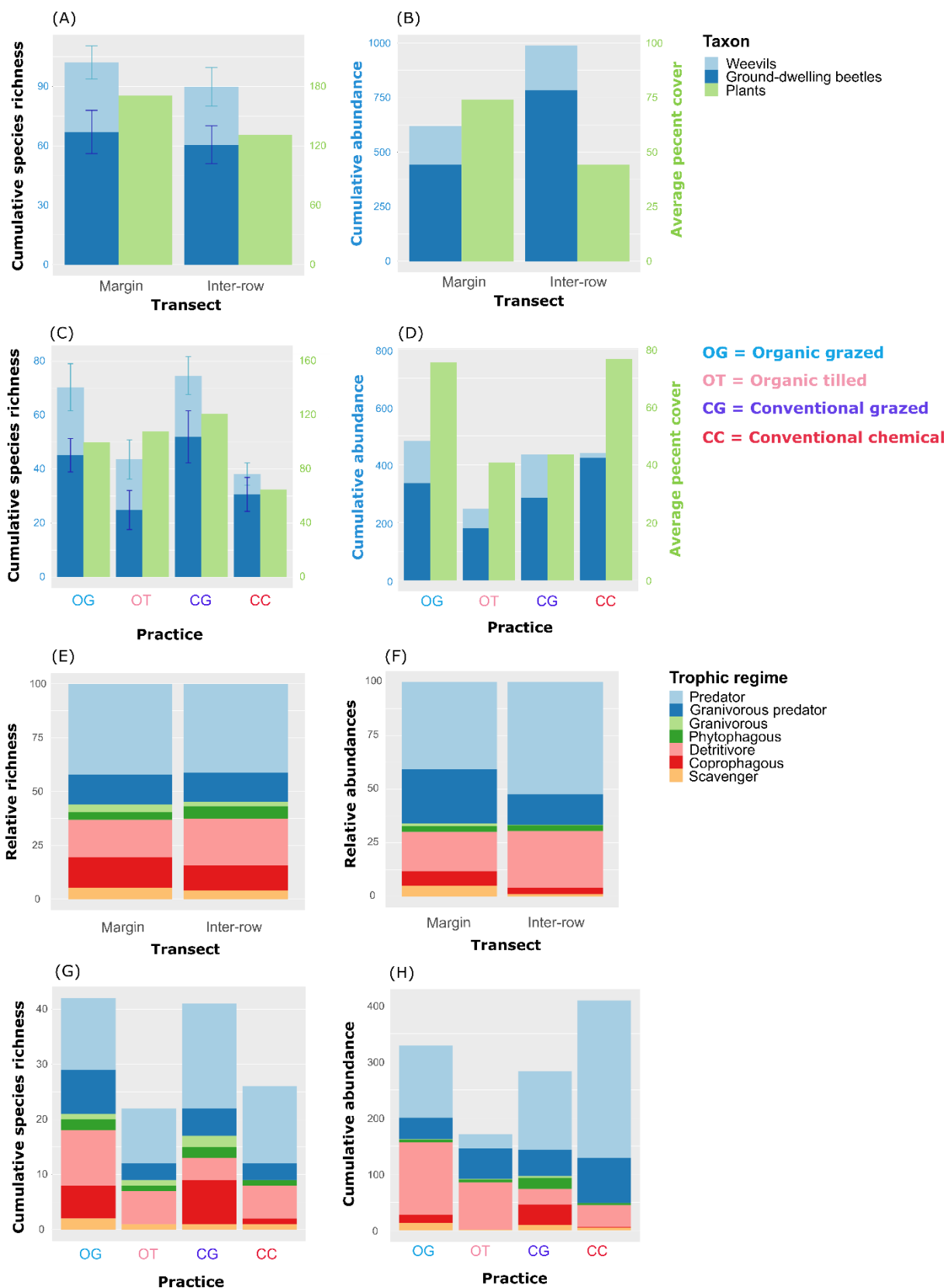


Fig. 3. Barplots of plant and beetle richness and activity-densities (abundances) of the local dataset as a function of transect type (A, B, E, F) and agricultural practices (C, D, G, H). An

additional layer of complexity is added with GDB trophic regimes (E, F, G, H). Extrapolated richness for GDB and weevils are shown in (A, C), with their 95% confidence intervals. Richness values were extrapolated for the number of samples that would have been obtained with complete sampling (without trap loss), i.e. 360 samples per transect type and 180 per practice type. Similarly, beetle activity-densities presented in (B, D, F, H) have been standardized for sampling effort and can be interpreted as the cumulative activity-densities that would have been obtained with a complete sampling. Scales for flora and beetles differ and are noted in green for plants and in blue for beetles. Floristic abundances in (B, D) correspond to the average percentage cover. The ordinate axes in (E, F) are expressed as a percentage of species and individuals respectively, while they are expressed as a cumulative number of species and individuals in (G, H). Since an equal number of transects was cumulated for each modality, the cumulative species richness and abundances can be directly compared with each other. For the same barplots on the national dataset, refer to **Appendix D, Fig. D.1**.

Direct and indirect effects of agricultural practices on beetle communities

Using SEM, we were able to tease out the direct and indirect effects of agricultural practices on beetles, through their influence on vegetation. Our analysis of the local dataset revealed that the models including only indirect effects were the best fit for weevils, with the exception of activity-densities, which were best explained by both direct and indirect effects (**Fig. 4**). These models showed that only inter-row management had an effect on vegetation, which in turn affected weevils. Plant richness explained 50% of the variation in weevil richness, but had no effect on their activity-density, which was negatively impacted by the inter-row management gradient (ranging from grazing to chemical weeding). In contrast, the direct model was the most effective in explaining GDB richness, showing a significant negative influence of the inter-row management gradient (ranging from grazing to tillage). However, the variables included in our models failed to account for variation in GDB activity-density ($R^2 = 0.01$).

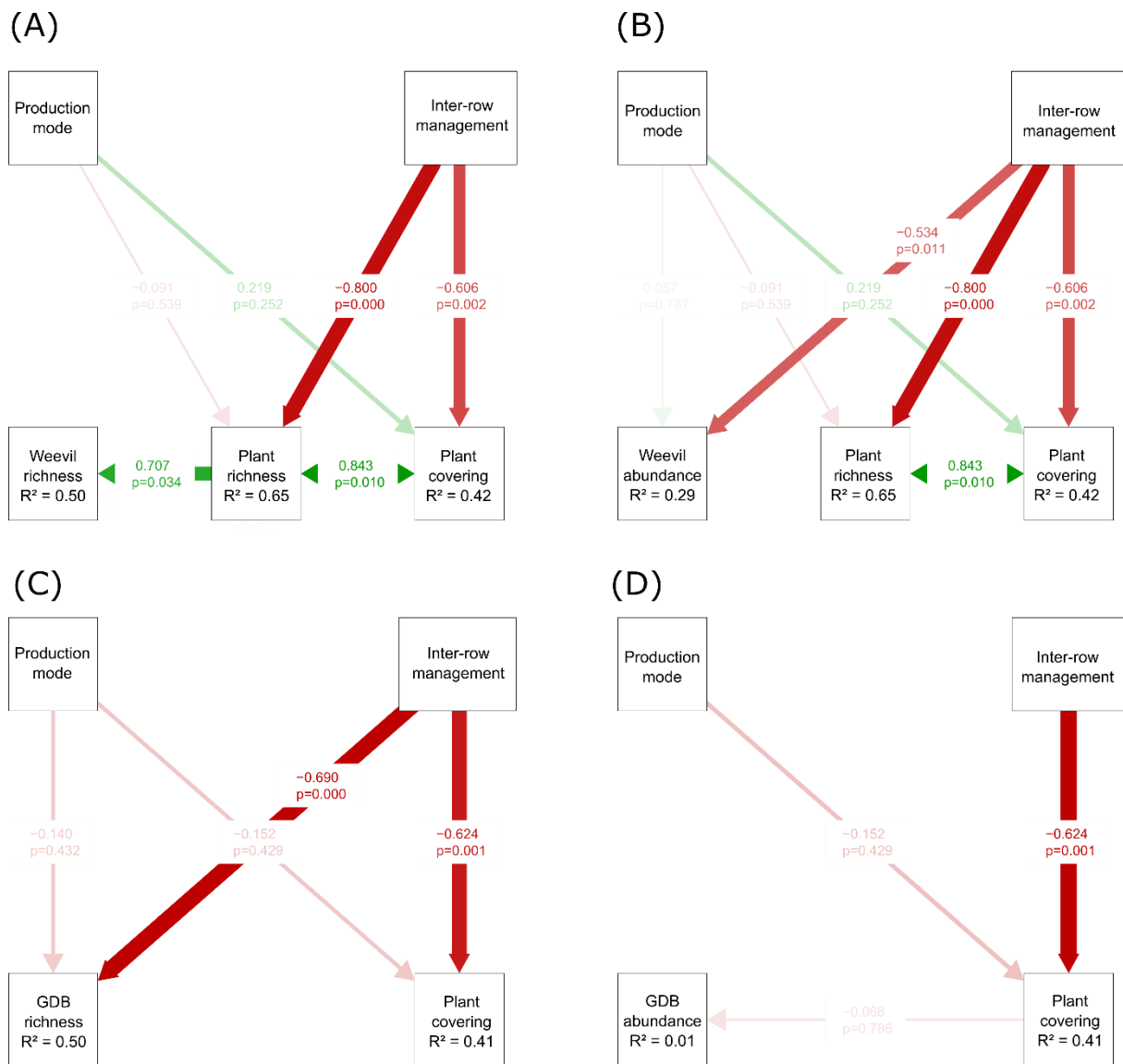


Fig. 4. Graphical representation of SEM on the local dataset, for weevil richness (A), weevil activity-density (B), GDB richness (C) and GDB activity-density (D). The models shown here have the lowest AICc. For weevil activity-density (B), both direct and indirect models had similar AICc, but we decided to display the direct model as indirect relationships were not significant. We used standardized coefficients to report the strength and direction of the relationships, with negative relationships indicated in red and positive relationships in green. We also reported the corresponding p-values and R^2 values for the dependent variables. The transparency gradient of the lines reflects the strength of the relationship, with more transparent lines indicating weaker relationships. The production mode was coded from organic to conventional farming. The inter-row management was coding from grazing to

tillage to chemical weeding for weevils, and from grazing to chemical weeding to tillage for GDB (**Fig. 2**). All the models were run on a sampling size of 16 transects.

Our analysis of the national dataset using SEM showed that agricultural practices indirectly impacted flying beetle abundance and richness through their effects on plants (**Fig. 5**). Conventional farming and tillage of the adjacent field were negatively correlated with plant species richness of field margins, which in turn negatively affected flying beetle richness and abundance. The effect of vegetation height on flying beetles was weaker than that of plant species richness. Notably, the model for all flying beetles had a higher explanatory power (R^2) compared to individual morphological groups. The richness of weevils, leaf beetles and ladybugs was positively associated with plant species richness, while ladybugs were also more abundant in field margins with taller vegetation. Although the models for weevils and leaf beetles were very similar, leaf beetle abundance was not explained, while weevil abundance was partly explained by plant richness. In contrast to our results for GDB in the local dataset, carabids did not directly respond to agricultural practices but positively responded to vegetation height (**Appendix D, Fig. D.3**). Direct effects of agricultural practices were only observed on weevils and ladybugs, with conventional agriculture having a negative impact on their abundances.

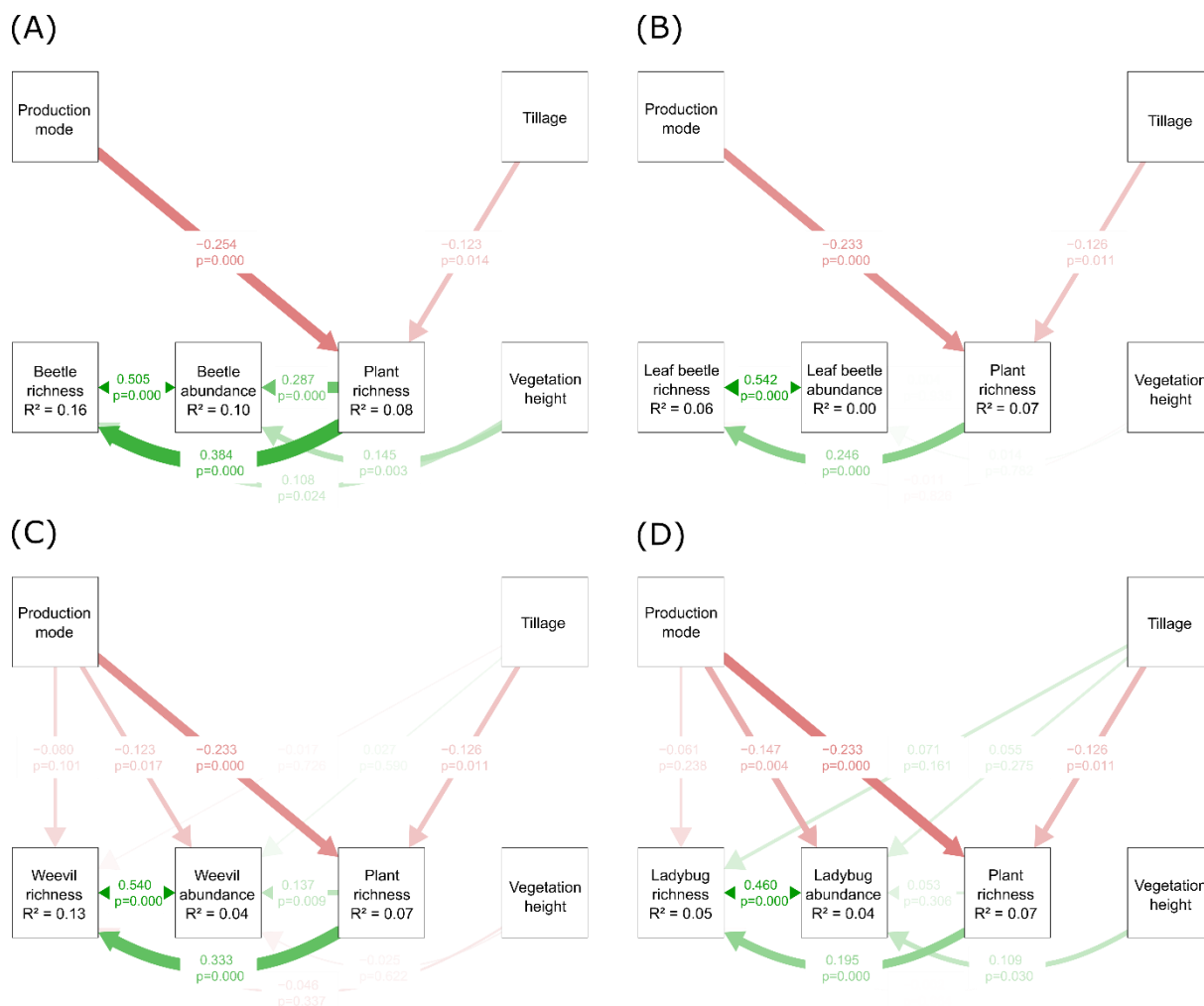


Fig. 5. Graphical representation of SEM on the national dataset. Response variables were the richness and abundance of the different flying beetle morphological groups: all beetles (A), leaf beetles (B), weevils (C) and ladybugs (D). The model for carabids is in **Appendix D, Fig. D.3**. The models shown here have the lowest AICc. For weevils (C), complete and indirect models had similar AICc, but we kept the complete model as direct relationships were significant. We used standardized coefficients to report the strength and direction of the relationships, with negative relationships indicated in red and positive relationships in green. We also reported the corresponding p-values and R^2 values for the dependent variables. The transparency gradient of the lines reflects the strength of the relationship, with more transparent lines indicating weaker relationships. The production mode was coded from organic to conventional farming and the tillage was coded from non-tilled to tilled. All the models were run on a sampling size of 380 sites.

Discussion

Overall, our results suggest that in both our local and national datasets, chemical weeding and tillage practices have a detrimental effect on plant species richness, which subsequently leads to a decrease in beetle richness and abundance. However, effects on each morphological group were distinct, and we also observed some direct impacts of tillage and chemical weeding on beetles. Surprisingly, we found that the influence of vegetation structure on beetle richness and abundance was not as strong as initially hypothesized. By categorizing beetle species based on their dietary preferences, we were able to gain a deeper understanding of how agricultural practices affect them. Throughout this discussion, we make a clear distinction based on the predominant trophic regime of the taxonomic groups under study. We thus combine our interpretations on GDB, carabids and ladybugs, which are mainly represented by predator species, while herbivorous groups such as weevils and leaf beetles are discussed separately.

Agricultural impacts are mainly indirect and driven by plant species richness

Our study supports our initial hypothesis that indirect agricultural impacts on beetles are more significant than direct effects. These impacts were primarily mediated by plant species richness rather than vegetation structure. At the local scale, inter-row management had a greater impact on flora, whereas at the national scale, production mode had a greater impact than tillage.

Regarding predatory groups, the local model demonstrated a direct negative effect of intensive inter-row management (tillage more importantly than chemical weeding) on GDB species richness. Surprisingly, there was no effect of vegetation cover, which may seem inconsistent with our hypotheses based on previous studies (Alignier & Aviron, 2017). However, it is likely that GDB prefer intermediate levels of vegetation cover, which may not be adequately captured by a linear relationship. Also, our dataset aggregated data from three different time periods, during which vegetation cover varied, introducing some noise into the signal. In contrast, the national model exhibited no direct effect, but an indirect effect through vegetation height on carabid richness (**Appendix D, Fig. D.3**). This contradictory outcome can be attributed to the composition of carabid species caught by sweeping in the national

sampling, as species standing on the vegetation are different from those recorded on the ground. Nonetheless, our results suggested the absence of a direct impact of pesticides (production mode) on carabids and GDB, which is consistent with previous studies (Brust, 1990; Michalková & Pekár, 2009). Ladybugs showed an indirect negative effect of agricultural practices, through a reduction in plant species richness. This may seem counterintuitive, given that ladybugs are mostly predators; but some ladybugs are specialized on certain aphids (Roy & Migeon, 2010), which are themselves restricted to a few host plants (Dixon, 2012). Taller vegetation increased ladybug abundances, possibly because it provides a more complex vegetation structure that favors aphid establishment (e.g. Salat-Moltó et al., 2023 showed that aphids benefit from hemicryptophyte plant species) and creates a more favorable microclimate (Langellotto & Denno, 2004).

As expected, indirect effects were even more apparent in phytophagous groups. Both of our datasets confirmed that weevil richness was primarily dependent on plant species richness, consistent with their primarily endophagous larval lifestyle itself associated with a host plant specialization (Anderson, 1993; Schaffers et al., 2008). At the national scale, weevil abundances positively related to plant species richness, likely because plant species richness was correlated with vegetation cover (which was not measured here, but coefficient of correlation was 0.83 in the local dataset). Leaf beetle richness was also strongly structured by plant species richness, as this group also consists of phytophagous specialists. As herbivore groups are more resident than predators (Richard & Maquart, 2019), there was no effect of vegetation height on weevils and leaf beetles, meaning that specialist herbivores tend to remain on their host plant, regardless of its height. Both datasets indicate a clear negative impact of pesticides use on weevil abundance, through chemical weeding and conventional farming. Unlike carabids, which are mostly nocturnal hunters that can hide in the soil during the day (Navntoft et al., 2006), the weevils sampled in this study tend to stay on their host plant during the daytime (J.H. pers. comm.). This behavioral difference may explain the higher immediate mortality risk that weevils face from pesticide exposure. There was also a negative impact of conventional farming on ladybugs, likely because aphids are heavily targeted by insecticides.

Agricultural impacts on beetle communities strongly depend on trophic regime

Our study revealed that agricultural practices have a complex and nuanced impact on GDB, with a decoupling of their response to resource quantity and habitat quality. GDB species richness was higher in areas with greater plant species richness, such as margins and grazed vineyards (Twardowski et al., 2020), even when the latter were conventionally farmed (Galloway et al., 2021). Tillage and chemical weeding decreased GDB richness by causing direct mortality and reducing resource diversity (Navntoft et al., 2006; Patterson et al., 2019; Shearin et al., 2007). Our results suggest that sites with bare soil had a lower evenness of trophic groups, likely reflecting a reduction in resource diversity, with e.g. fewer granivorous species. Interestingly, grassing indirectly increased resource diversity as this modality was associated with management by grazing that attracted dung beetles (coprophagous).

Conversely, agricultural disturbances appeared to have a positive impact on GDB activity-densities, with more GDB and predators found within the fields (inter-rows) than in the margins and in chemically-weeded vineyards (Patterson et al., 2019). This may be because sight-hunting predators find it easier to detect and capture their prey in more open habitats (i.e. with less vegetation cover). However, tillage had a different effect on predatory GDB compared to chemical weeding, reducing their activity-densities (Lalonde et al., 2012). This may be due to direct mortality in preys, in larvae and adults, or because freshly turned soils make it more difficult for GDB to move (Paulian, 1988). In line with this observation, it can be noted that the proportion of predators also having a granivorous diet was higher among the total predator population in tilled vineyards (**Fig. 3**). This could be the result of their ability to switch from a predatory to a seed-eating regime when preys are scarce. They can seek refuge in the field margins to consume seeds at the top of vegetation (Honek et al., 2007). The difference between effects of tillage and herbicide use could be attributed to the fact that herbicides do not completely eliminate all plants, providing an intermediate level of vegetation cover that GDB may prefer over a completely tilled soil. This is consistent with Harvey et al. (2008) who observed that carnivorous carabids prefer sites with high above-ground biomass but openness at ground level. Detritivores were more abundant in the inter-rows, possibly due to the attractive effect of dead plant material likely remaining from vines and weeding (Caprio et al., 2015). Detritivores were also more abundant in organic sites, which may be due to a lower rate of decomposability of the weed vegetation when herbicides are

used (Bopp, 2023) or a positive effect of organic fertilization (Clough et al., 2007). These findings suggest a trade-off between habitat quality, which supports a diversity of GDB species through diverse resources, and the resource quantity that attracts individuals. Agricultural disturbances resulting in bare soil can increase the level of resources for some groups (predators and detritivores in the inter-rows), but decrease it for others (phytophagous and granivorous). It is thus important to consider the different trophic regimes and the dispersal flows between field margin and inter-rows (Caprio et al., 2015; Clough et al., 2007), as practices within the inter-rows are not necessarily detrimental to overall diversity if the margin can serve as refuge.

Specificity of agricultural impacts relates to crop, habitat, spatial scale and dispersal mode of beetles

Our two datasets complement each other to highlight different aspects of the management-plant-coleopteran interactions. The local dataset included vineyard margins and inter-rows, while the national network focused on field margins but covered a wider range of crops. When only margins were considered, tillage had a lesser impact on plant diversity than production mode. Indeed, pesticides can easily drift to the margin (Marshall & Moonen, 2002), while tillage only affects communities within the field. Additionally, the diverse range of tillage practices across the country, with some crops having deeper tillage, highlights the limitations of classifying sites into no-till versus till at this scale (Thorbeck & Bilde, 2004). On the other hand, the impact of production mode was only significant in the national network. This could be due to the relatively lower intensity of herbicide use in vineyards compared to some cereal crops, and to the lower sampling effort at the local level.

The two datasets also differ in their spatial scale and taxonomic resolution, which can have a significant impact on the results obtained. The local scale of the first dataset allows for more emphasis on agricultural effects, as pedo-climatic factors are less structuring at this scale (Poinas et al., under review), and because we chose sites to be as homogeneous as possible in terms of soil and climate conditions. However, the effort associated with accurate taxonomic identifications in turn limited the number of sites that could be included, especially for beetle identifications which were much more time-consuming than plant identifications.

This may explain the lack of significance in some findings requiring further confirmation. Moreover, limiting beetle captures to a single year may miss many species that emerge sporadically (Richard & Maquart, 2019). In contrast, the national dataset allows generalization to a wider species pool, but also introduces more confounding factors and observer bias. This dataset covers a larger time period, which may mitigate sampling irregularities, but can also obscure site differences due to temporal variations in climate and agricultural practices.

The sampling protocols in the two datasets also differ significantly, resulting in the capture of distinct ecological groups of beetles. The local dataset using pitfall traps and vacuuming, primarily captured GDB that use very little their flight ability. In contrast, the national sampling method involved the use of a sweeping net, which was more effective in capturing flying beetles. Weather conditions during the sweeping net passage may introduce a significant bias, as it strongly affects the flight behavior of beetles (Blau & Stinner, 1983; Chen & Seybold, 2014). While it may also have an impact on GDB, this effect is considerably weaker, and the longer sampling time of the pitfall traps tends to mitigate the effect of weather.

Conclusion

Combining these two datasets enabled a more comprehensive understanding of the impacts of agricultural practices on beetle communities, as the complementary strengths of each dataset compensate for their respective limitations. Although there were some differences in the results obtained, we observed a strong consistency, particularly in the finding that agricultural impacts on beetles were mainly indirect, through their effect on plant species richness. Specifically, phytophagous groups such as weevils and leaf beetles responded positively to plant richness, while predatory groups such as ladybugs and carabid beetles were affected by vegetation height. Although GDB richness appeared to be higher in grazed sites, some beetle groups showed a preference for weeded soils, which may offer some resources, such as dead plant material for detritivores, or favorable hunting habitat for predators. Additionally, weevils and ladybugs were negatively impacted by conventional farming, and GDB by tillage.

In the future, these findings could be further evaluated by using high throughput and accurate identification of beetles to species level using a metabarcoding approach. Metabarcoding has

emerged as a powerful tool in agroecological studies due to its ability to identify entire beetle communities, including rare and cryptic species (Thomsen & Sigsgaard, 2019). This technique can provide valuable insights into the impact of anthropogenic disturbances and can be used to monitor changes in beetle populations over time (Hausmann et al., 2022; Liu et al., 2020). Future directions include the improvement of species identification for national DNA barcoding databases (Hendrich et al., 2015). At present, these databases are incomplete and contain many errors of taxonomic identifications, but with further development, they have the potential to enhance our ability to identify rapidly a large number of specimens with high accuracy. Enriching these databases with species functions could help us confirm our findings on the influence of trophic regimes at a larger scale, but also investigate the influence of other biological traits. Based on our results, it appears that species dispersal or larvae location could be important factors to consider. By combining traditional morphological approaches with identifications obtained by metabarcoding, we can gain a more complete understanding of the factors shaping beetle communities in agroecosystems.

Acknowledgements

The 500-ENI network is supported by the French Ministry of Agriculture under the Ecophyto framework with funding from the French Biodiversity Agency (Office Français de la Biodiversité). We would like to thank everyone that has collected data in the field, the farmers who provided information on their practices, and everyone involved in the coordination of the 500-ENI data network. We also thank all the winegrowers of the Mediterranean vineyard network, who made their plots available for our research and answered questions about their practices.

Funding: This work was supported by an INRAE-ANSES thesis fellowship and two Ecophyto II+ projects: GT STEP 500 ENI and GTP 500 ENI (OFB-21-1642).

Appendix A-D. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version.

References

- Adhikari, S., & Menalled, F. D. (2020). Supporting Beneficial Insects for Agricultural Sustainability: The Role of Livestock-Integrated Organic and Cover Cropping to Enhance Ground Beetle (Carabidae) Communities. *Agronomy*, *10*(8), 1210. <https://doi.org/10.3390/agronomy10081210>
- Alignier, A., & Aviron, S. (2017). Time-lagged response of carabid species richness and composition to past management practices and landscape context of semi-natural field margins. *Journal of Environmental Management*, *204*, 282–290. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.08.054>
- Anderson, R. S. (1993). Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant associations in Curculionidae (Coleoptera: Curculionidae). *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, *125*(S165), 197–232. <https://doi.org/10.4039/entm125165197-1>
- Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Bar-Hen, A., Chadoeuf, J., Cyllly, D., Cluzeau, D., Fried, G., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J., & Monestiez, P. (2021). A real-world implementation of a nationwide, long-term monitoring program to assess the impact of agrochemicals and agricultural practices on biodiversity. *Ecology and Evolution*, *11*(9), 3771–3793. <https://doi.org/10.1002/ece3.6459>
- Beenen, R., & Roques, A. (2010). Leaf and Seed Beetles (Coleoptera, Chrysomelidae). Chapter 8.3. *BioRisk*, *4*, 267–292. <https://doi.org/10.3897/biorisk.4.52>
- Blau, W. S., & Stinner, R. E. (1983). Temporal Flight Patterns in the Mexican Bean Beetle (Coleoptera: Coccinellidae) and their Relation to Weather. *Environmental Entomology*, *12*(4), 1047–1054. <https://doi.org/10.1093/ee/12.4.1047>
- Blossey, B., Schroeder, D., Hight, S. D., & Malecki, R. A. (1994). Host Specificity and Environmental Impact of the Weevil *Hylobius transversovittatus*, a Biological Control Agent of Purple Loosestrife (*Lythrum salicaria*). *Weed Science*, *42*(1), 128–133. <https://doi.org/10.1017/S0043174500084289>
- Bopp, M. (2023). *Dynamique spatio-temporelle des communautés d'espèces adventices en réponse aux pratiques de gestion des sols dans les vignobles: Une approche fonctionnelle* [Doctoral thesis, Montpellier, SupAgro]. <https://www.theses.fr/s225831>

- Bouchard, P., Smith, A. B. T., Douglas, H., Gimmel, M. L., Brunke, A. J., & Kanda, K. (2017). Biodiversity of Coleoptera. In R. G. Foottit & P. H. Adler, *Insect Biodiversity* (pp. 337–417). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch11>
- Brust, G. E. (1990). Direct and indirect effects of four herbicides on the activity of carabid beetles (coleoptera: Carabidae). *Pesticide Science*, 30(3), 309–320. <https://doi.org/10.1002/ps.2780300308>
- Caprio, E., Nervo, B., Isaia, M., Allegro, G., & Rolando, A. (2015). Organic versus conventional systems in viticulture: Comparative effects on spiders and carabids in vineyards and adjacent forests. *Agricultural Systems*, 136, 61–69. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2015.02.009>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45–67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chen, Y., & Seybold, S. J. (2014). Crepuscular Flight Activity of an Invasive Insect Governed by Interacting Abiotic Factors. *PLoS One*, 9(8), e105945. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105945>
- Clough, Y., Kruess, A., & Tscharrntke, T. (2007). Organic versus conventional arable farming systems: Functional grouping helps understand staphylinid response. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 118(1), 285–290. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.05.028>
- Diehl, E., Mader, V. L., Wolters, V., & Birkhofer, K. (2013). Management intensity and vegetation complexity affect web-building spiders and their prey. *Oecologia*, 173(2), 579–589. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2634-7>
- Dixon, A. F. G. (2012). *Aphid Ecology an optimization approach*. Springer Science & Business Media.
- Djoudi, E. A., Plantegenest, M., Aviron, S., & Petillon, J. (2019). Local vs. Landscape characteristics differentially shape emerging and circulating assemblages of carabid beetles in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 270, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.022>
- Fernández-Mena, H., Frey, H., Celette, F., Garcia, L., Barkaoui, K., Hossard, L., Naulleau, A., Métral, R., Gary, C., & Metay, A. (2021). Spatial and temporal diversity of service plant

- management strategies across vineyards in the south of France. Analysis through the Coverage Index. *European Journal of Agronomy*, 123, 126191. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126191>
- Fiera, C., Ulrich, W., Popescu, D., Bunea, C.-I., Manu, M., Nae, I., Stan, M., Markó, B., Urák, I., Giurginca, A., Penke, N., Winter, S., Kratschmer, S., Buchholz, J., Querner, P., & Zaller, J. G. (2020). Effects of vineyard inter-row management on the diversity and abundance of plants and surface-dwelling invertebrates in Central Romania. *Journal of Insect Conservation*, 24(1), 175–185. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00215-0>
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., & Kazakou, E. (2019). Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 275, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.006>
- Galloway, A. D., Seymour, C. L., Gaigher, R., & Pryke, J. S. (2021). Organic farming promotes arthropod predators, but this depends on neighbouring patches of natural vegetation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 310, 107295. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107295>
- Gana, K., & Broc, G. (2018). *Introduction à la modélisation par équations structurales: Manuel pratique avec lavaan*. ISTE Group.
- Gao, X., Hu, F., Zhang, S., Luo, J., Zhu, X., Wang, L., Zhang, K., Li, D., Ji, J., Niu, L., Wu, C., & Cui, J. (2021). Glyphosate exposure disturbs the bacterial endosymbiont community and reduces body weight of the predatory ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Science of The Total Environment*, 790, 147847. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147847>
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tscharrntke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L. W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J. J., ... Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11(2), 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>
- Geldenhuys, M., Gaigher, R., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2021). Diverse herbaceous cover crops promote vineyard arthropod diversity across different management regimes.

- Agriculture, Ecosystems & Environment*, 307, 107222.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107222>
- Greenslade, P. J. M. (1964). Pitfall Trapping as a Method for Studying Populations of Carabidae (Coleoptera). *The Journal of Animal Ecology*, 33(2), 301. <https://doi.org/10.2307/2632>
- Harvey, J. A., van der Putten, W. H., Turin, H., Wagenaar, R., & Bezemer, T. M. (2008). Effects of changes in plant species richness and community traits on carabid assemblages and feeding guilds. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127(1), 100–106.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.03.006>
- Hausmann, A., Ulrich, W., Segerer, A. H., Greifenstein, T., Knubben, J., Morinière, J., Bozicevic, V., Doczkal, D., Günter, A., Müller, J., & Habel, J. C. (2022). Fluctuating insect diversity, abundance and biomass across agricultural landscapes. *Scientific Reports*, 12(1), 17706. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20989-9>
- Hendrich, L., Morinière, J., Haszprunar, G., Hebert, P. D. N., Hausmann, A., Köhler, F., & Balke, M. (2015). A comprehensive DNA barcode database for Central European beetles with a focus on Germany: Adding more than 3500 identified species to BOLD. *Molecular Ecology Resources*, 15(4), 795–818. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12354>
- Holland, J., & Fahrig, L. (2000). Effect of woody borders on insect density and diversity in crop fields: A landscape-scale analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 78(2), 115–122. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00123-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00123-1)
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Pekar, S. (2007). Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic and Applied Ecology*, 8(4), 343–353. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2006.07.002>
- Jowett, K., Milne, A. E., Metcalfe, H., Hassall, K. L., Potts, S. G., Senapathi, D., & Storkey, J. (2019). Species matter when considering landscape effects on carabid distributions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 285, 106631.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106631>
- Kosewska, A., Nijak, K., Nietupski, M., Kędzior, R., & Ludwiczak, E. (2020). Effect of plant protection on assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in sugar beet crops in four-year rotation. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 66(Suppl.), 49–68. <https://doi.org/10.17109/AZH.66.Suppl.49.2020>
- Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M., Lovei, G., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzoloto, R., Saska, P., Schwerk, A.,

- Serrano, J., Szyszko, J., Palomares, A. T., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., & Brandmayr, T. Z. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, *100*, 55–148. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1523>
- Kulkarni, S. S., Dossall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, *63*(2), 355–376. <https://doi.org/10.1614/WS-D-14-00067.1>
- Lalonde, O., Légère, A., Stevenson, F. C., Roy, M., & Vanasse, A. (2012). Carabid beetle communities after 18 years of conservation tillage and crop rotation in a cool humid climate. *The Canadian Entomologist*, *144*(5), 645–657. <https://doi.org/10.4039/tce.2012.55>
- Langellotto, G. A., & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia*, *139*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Lionello, P., Malanotte-Rizzoli, P., Boscolo, R., Alpert, P., Artale, V., Li, L., Luterbacher, J., May, W., Trigo, R., Tsimplis, M., Ulbrich, U., & Xoplaki, E. (2006). The Mediterranean climate: An overview of the main characteristics and issues. In P. Lionello, P. Malanotte-Rizzoli, & R. Boscolo, *Developments in Earth and Environmental Sciences* (Vol. 4, pp. 1–26). Elsevier. [https://doi.org/10.1016/S1571-9197\(06\)80003-0](https://doi.org/10.1016/S1571-9197(06)80003-0)
- Liu, M., Baker, S. C., Burrridge, C. P., Jordan, G. J., & Clarke, L. J. (2020). DNA metabarcoding captures subtle differences in forest beetle communities following disturbance. *Restoration Ecology*, *28*(6), 1475–1484. <https://doi.org/10.1111/rec.13236>
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, *41*(1), 231–256. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311>
- Marshall, E. J. P., & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *89*(1–2), 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- McCrary, K. W. (2018). A Review of Sampling and Monitoring Methods for Beneficial Arthropods in Agroecosystems. *Insects*, *9*(4), 170. <https://doi.org/10.3390/insects9040170>

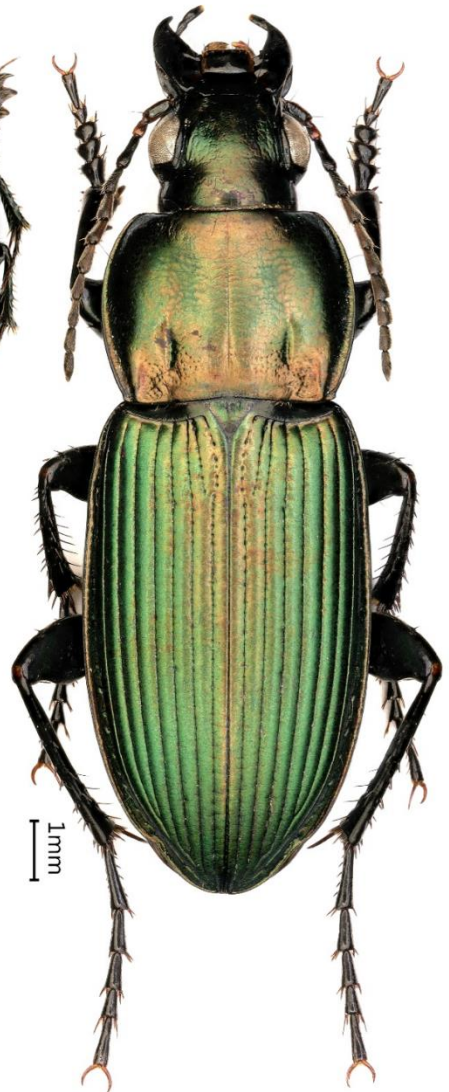
- Menalled, F. D., Lee, J. C., & Landis, D. A. (2001). Herbaceous filter strips in agroecosystems: Implications for ground beetle (Coleoptera: Carabidae) conservation and invertebrate weed seed predation. *The Great Lakes Entomologist*, *34*(1), 11.
- Metay, A., Garcia, L., Kazakou, E., & Fried, G. (2022). Effet des couverts sur la flore en viticulture. *Agronomie, Environnement & Sociétés*, *12*(1). <https://hal-montpellier-supagro.archives-ouvertes.fr/hal-03776173>
- Michalková, V., & Pekár, S. (2009). How glyphosate altered the behaviour of agrobiont spiders (Araneae: Lycosidae) and beetles (Coleoptera: Carabidae). *Biological Control*, *51*(3), 444–449. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.08.003>
- Navntoft, S., Esbjerg, P., & Riedel, W. (2006). Effects of reduced pesticide dosages on carabids (Coleoptera: Carabidae) in winter wheat. *Agricultural and Forest Entomology*, *8*(1), 57–62. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2006.00282.x>
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, *141*(6), 1461–1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Niles, M. T., Garrett, R. D., & Walsh, D. (2017). Ecological and economic benefits of integrating sheep into viticulture production. *Agronomy for Sustainable Development*, *38*(1), 1. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0478-y>
- Pakeman, R. J., & Stockan, J. A. (2014). Drivers of carabid functional diversity: Abiotic environment, plant functional traits, or plant functional diversity? *Ecology*, *95*(5), 1213–1224. <https://doi.org/10.1890/13-1059.1>
- Patterson, E. S. P., Sanderson, R. A., & Eyre, M. D. (2019). Soil tillage reduces arthropod biodiversity and has lag effects within organic and conventional crop rotations. *Journal of Applied Entomology*, *143*(4), 430–440. <https://doi.org/10.1111/jen.12603>
- Paulian, R. (1988). *Biologie des coléoptères* (Lechevalier).
- Pfiffner, L., & Luka, H. (2000). Overwintering of arthropods in soils of arable fields and adjacent semi-natural habitats. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *78*(3), 215–222. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00130-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00130-9)
- Poinas, I., Fried, G., Henckel, L., & Meynard, C. N. (2023). *Scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities: Influence of spatial resolution and extent*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2023.03.02.530797>
- Richard, D., & Maquart, P.-O. (2019). *La vie des coléoptères d'Europe*. Delachaux et Niestlé.

- Rouabah, A., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., & Lasserre-Joulin, F. (2015). Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *200*, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.011>
- Roy, H., & Migeon, A. (2010). Chapter 8.4. In *Ladybeetles (Coccinellidae)* (Vol. 4, pp. 293–313). BioRisk.
- Sáenz-Romo, M. G., Veas-Bernal, A., Martínez-García, H., Campos-Herrera, R., Ibáñez-Pascual, S., Martínez-Villar, E., Pérez-Moreno, I., & Marco-Mancebón, V. S. (2019). Ground cover management in a Mediterranean vineyard: Impact on insect abundance and diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *283*, 106571. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106571>
- Salat-Moltó, A., Caballero-López, B., Pérez-Hidalgo, N., Michelena, J. M., Ferrer Suay, M., Guerrieri, E., & Blanco-Moreno, J. M. (2023). Not All Field Margins Are Equally Useful: Effects of the Vegetation Structure of Margins on Cereal Aphids and Their Natural Enemies. *Insects*, *14*(2), 156. <https://doi.org/10.3390/insects14020156>
- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V., & ter Braak, C. J. F. (2008). Arthropod Assemblages Are Best Predicted by Plant Species Composition. *Ecology*, *89*(3), 782–794. <https://doi.org/10.1890/07-0361.1>
- Schöller, M., & Flinn, P. W. (2000). Parasitoids and Predators. In B. Subramanyam & D. W. Hagstrum, *Alternatives to Pesticides in Stored-Product IPM* (pp. 229–271). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4353-4_9
- Schöps, K. (2002). Local and regional dynamics of a specialist herbivore: Overexploitation of a patchily distributed host plant. *Oecologia*, *132*(2), 256–263. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-0936-2>
- Shearin, A. F., Reberg-Horton, S. C., & Gallandt, E. R. (2007). Direct Effects of Tillage on the Activity Density of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Weed Seed Predators. *Environmental Entomology*, *36*(5), 1140–1146. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1140:DEOTOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1140:DEOTOT]2.0.CO;2)
- Sloggett, J. J., & Majerus, M. E. N. (2000). Habitat preferences and diet in the predatory Coccinellidae (Coleoptera): An evolutionary perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, *70*(1), 63–88. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00201.x>

- Thomsen, P. F., & Sigsgaard, E. E. (2019). Environmental DNA metabarcoding of wild flowers reveals diverse communities of terrestrial arthropods. *Ecology and Evolution*, *9*(4), 1665–1679. <https://doi.org/10.1002/ece3.4809>
- Thorbek, P., & Bilde, T. (2004). Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, *41*(3), 526–538. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8901.2004.00913.x>
- Traugott, M. (1998). Larval and adult species composition, phenology and life cycles of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in an organic potato field. *European Journal of Soil Biology*, *34*(4), 189–197. [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(00\)86661-3](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(00)86661-3)
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., & Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, *14*(3), 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.02.002>
- Tronquet, M. (2014). *Catalogue des coléoptères de France*. Association Roussillonnaise d'Entomologie.
- Twardowski, J. P., Gruss, I., & Hurej, M. (2020). Does vegetation complexity within intensive agricultural landscape affect rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) assemblages? *Biocontrol Science and Technology*, *30*(2), 116–131. <https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1695101>
- Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Koivula, M., Niemela, J., Kotze, D. J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J. L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.-C., Stofer, S., Szel, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., & Watt, A. D. (2010). Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: A pan-European study. *Ecological Entomology*, *35*(2), 226–235.
- Vician, V., Svitok, M., Kocik, K., & Stasiov, S. (2015). The influence of agricultural management on the structure of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages. *Biologia*, *70*(2), 240–251. <https://doi.org/10.1515/biolog-2015-0028>
- Wheeler, A. G., & Henry, T. J. (1981). Seasonal History and Habits of the European Alfalfa Beetle, *Subcoccinella vigintiquatuor punctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae). *The Coleopterists Bulletin*, *35*(2), 197–203.
- Woodcock, B. A., Potts, S. G., Tscheulin, T., Pilgrim, E., Ramsey, A. J., Harrison-Cripps, J., Brown, V. K., & Tallowin, J. R. (2009). Responses of invertebrate trophic level, feeding guild

and body size to the management of improved grassland field margins. *Journal of Applied Ecology*, 46(4), 920–929. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01675.x>

DISCUSSION GENERALE



Photos de l'échantillonnage du printemps 2021 dans les vignes du Montpelliérais et des spécimens capturés. De gauche à droite : *Leiodes* sp, *Onthofagus furcatus* (Fabricius, 1781) et *Poecilus kugelanni* (Panzer, 1797). Les photos sont à la même échelle permettant d'apprécier la diversité des tailles chez les coléoptères.

1 Synthèse des résultats

Dans la première partie de cette thèse, nous avons observé que les impacts agricoles sur les communautés végétales de bords de champs variaient en fonction de la résolution et de l'étendue spatiale. Nous avons constaté que la richesse spécifique était négativement impactée par l'utilisation locale d'herbicides et de fertilisants minéraux, mais positivement impactée par la température moyenne annuelle et la diversité des cultures à l'échelle d'un paysage s'étendant sur 75 km. De même, la composition floristique était davantage influencée par la diversité des cultures et le niveau de fertilisation à large échelle. En outre, les effets des pratiques agricoles étaient plus structurants à l'échelle régionale que nationale, et certains effets étaient spécifiques à la région étudiée. Par exemple, la dose d'azote dans les fertilisants avait un effet négatif sur la richesse spécifique uniquement dans la région Méditerranéenne, où beaucoup d'espèces végétales sont adaptées à des sols pauvres. De même, la diversité du paysage dans le Bassin Parisien était corrélée négativement avec la richesse spécifique dans les bordures, probablement car les espèces du pool régional étaient alors moins bien adaptées aux pratiques locales très intensives. Ce chapitre souligne donc l'importance de considérer les effets des pratiques agricoles sur les communautés végétales à différentes échelles spatiales.

Dans une seconde partie, nous avons mis en évidence que les pratiques agricoles n'ont que peu évolué au cours des 9 dernières années en France métropolitaine, alors que les tendances du changement climatique sont déjà observables. Il en ressort que la plupart des changements récents dans la composition fonctionnelle de la flore sont attribuables au changement climatique, tandis que les effets des pratiques agricoles restent limités. Cependant, la gestion de la bordure favorisait les espèces rudérales, tandis que la fertilisation favorisait les espèces nitrophiles dans une moindre mesure. Nos résultats suggèrent une expansion des espèces méditerranéennes xérothermophiles et stress-tolérantes vers le Nord de la France. Le changement climatique affecte l'ensemble des traits fonctionnels, y compris les traits liés à l'adaptation aux pratiques agricoles. L'existence de compromis fonctionnels pourrait conduire à une diminution significative de la diversité végétale fonctionnelle dans les agroécosystèmes, dans le cas où le changement climatique s'accompagnerait d'une intensification des pratiques.

Dans une troisième partie, nous avons pu voir que les effets agricoles sur les coléoptères sont principalement indirects, à travers un impact du mode de production et de la gestion locale (labour, herbicides) sur la richesse spécifique des plantes. Cependant, les réponses des coléoptères étaient propres à chaque groupe écologique, et dépendaient en particulier de leur régime trophique et de l'échelle spatiale étudiée. Les spécialistes phytophages répondaient majoritairement à la richesse spécifique des plantes, mais faisaient aussi face à des effets néfastes des pesticides pour les plus sédentaires d'entre eux (charançons). Dans l'ensemble, les parcelles enherbées abritaient significativement plus d'espèces de coléoptères, mais les prédateurs étaient davantage attirés par les milieux ouverts issus du désherbage chimique, tandis que les sols labourés avaient un effet négatif. La hauteur de la végétation semblait également jouer un rôle dans l'attractivité de la bordure pour les groupes prédateurs, comme les coccinelles et les carabiques. Ce chapitre illustre donc l'importance de comprendre le rôle écologique des espèces pour une meilleure gestion agricole.

2 Apports respectifs des dimensions spatiale, temporelle et fonctionnelle à l'étude des communautés de bords de champs

2.1. L'importance relative des conditions pédoclimatiques, du paysage et des pratiques agricoles à différentes échelles spatiales

En introduction de la thèse, nous avons émis l'hypothèse que l'importance relative du climat, du sol et du paysage pour expliquer la structuration des communautés végétales serait plus élevée à l'étendue nationale et à large résolution, tandis que l'effet des pratiques agricoles prédominerait à l'étendue régionale et à une faible résolution. Nos résultats confirment en partie cette hypothèse, tout en révélant des effets différenciés sur la richesse spécifique et la composition. A l'échelle nationale, le pédoclimat et le paysage expliquent 9.8% de variation de la composition, tandis que les pratiques agricoles n'expliquent que 0.4% (**Fig. 18**). A l'échelle régionale et à la résolution de 75 km, les pratiques agricoles expliquent une plus grande part de variation dans la composition (respectivement 3.52 et 6.51%), tandis que les effets pédoclimatiques sont moins importants. Nous avons également observé cette tendance

dans le chapitre 2, où l'impact des changements de pratiques agricoles sur la composition fonctionnelle est plus marqué à l'échelle régionale, tandis que l'impact des changements climatiques y est moindre (**Fig. 18**). En ce qui concerne la richesse spécifique, les effets des pratiques agricoles sont également plus importants à l'échelle régionale dans les chapitres 1, 2 et 3. Dans ce dernier chapitre, nous avons observé que les pratiques agricoles avaient une plus grande influence sur la richesse des plantes dans le réseau de vignes local, expliquant 65% de la variation, tandis que dans le réseau national, cet effet était beaucoup plus faible, n'expliquant que 7% de la variation. Cependant, à l'échelle nationale dans le chapitre 1, le climat et le paysage avaient une contribution relativement faible à l'explication de la richesse spécifique, hormis quand ils étaient agrégés à des résolutions plus larges.

Nous avons observé que les effets agricoles sont propres à chaque région, ce qui pourrait s'expliquer par la présence de pools d'espèces différenciés. Dans cette optique, la Méditerranée offre un cas d'étude intéressant car son pool d'espèces est clairement défini, ce qui permet de comparer les résultats des chapitres 1 et 2 obtenus dans cette région. Nous avons observé dans ces deux chapitres un impact négatif de la fertilisation azotée sur la richesse spécifique, ainsi que son absence d'effet sur la composition. On constate dans le chapitre 1, que la Zone Méditerranéenne et le Massif Armoricaïn sont les seules régions qui montrent un effet significatif de la gestion de la bordure. Cela pourrait s'expliquer par leur diversité paysagère plus élevée, qui se traduit probablement par un plus grand nombre d'espèces prairiales hémérophobes, plus susceptibles de répondre négativement à une perturbation agricole. Il est en effet intéressant de remarquer que la gestion de la bordure en Méditerranée tend à favoriser des espèces plus continentales au détriment des espèces méditerranéennes (chapitre 2), ce qui pourrait s'expliquer par le fait que ces dernières sont davantage hémérophobes. Cette thèse souligne donc l'importance de considérer les effets de la résolution et de l'étendue spatiale dans l'analyse des facteurs structurant les communautés végétales en milieu agricole. Nous avons confirmé que les effets de la gestion agricole sont plus importants à l'échelle régionale, tandis que les facteurs pédoclimatiques et paysagers sont prépondérants à large résolution.

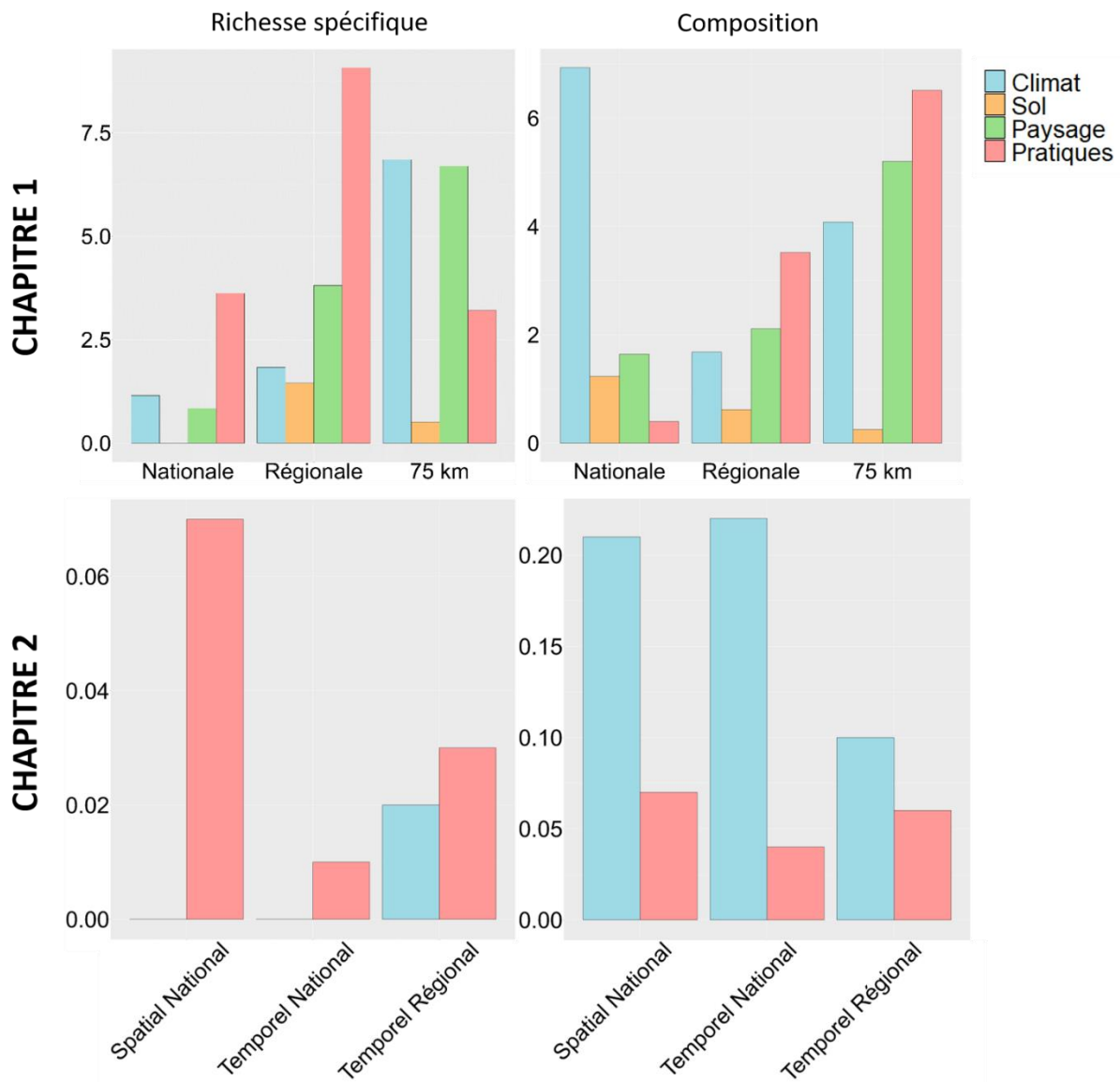


Fig. 18. Pourcentages explicatifs associés à chaque type de facteur (climat, sol, paysage et pratiques agricoles) dans les chapitre 1 et 2. Pour le chapitre 1, les résultats pour l'étendue nationale et régionale sont à la résolution du site, et ceux pour la résolution de 75 km sont à l'étendue nationale. Les pourcentages pour l'échelle régionale ont été moyennés sur l'ensemble des 6 régions biogéographiques du chapitre 1 et sur les 2 régions du chapitre 2 (Zone Continentale et Zone Méditerranéenne). Dans le chapitre 2, seuls les modèles temporels ont fait l'objet d'une distinction en fonction de la région. Pour la composition dans le chapitre 2, nous avons additionné les pourcentages explicatifs obtenus pour l'axe 1 et 2 de l'ACP sur les CWM de traits, car ils permettent de résumer l'ensemble de la variation fonctionnelle.

2.2. *Impact relatif des changements agricoles et climatiques : une perspective spatio-temporelle*

Notre hypothèse selon laquelle les effets agricoles expliqueraient une plus grande part de variation spatiale que temporelle des communautés, tandis que les effets climatiques se manifesteraient à la fois spatialement et temporellement est vérifiée. Les résultats du chapitre 2, résumés dans la **Fig. 18**, confirment cette hypothèse. En effet, nous avons observé que les pratiques agricoles expliquaient seulement 0.07% de la variation spatiale de la richesse des plantes, tandis que cette proportion tombait à 0.01% pour la variation temporelle. Les effets agricoles étaient très limités, tandis que les variations climatiques expliquaient plus de 21% des variations temporelles de la composition fonctionnelle mais n'étaient pas corrélées aux changements de richesse. Ces résultats montrent une fois de plus l'importance de différencier la richesse spécifique de la composition, qui répondent différemment aux facteurs écologiques. Le fait que les conditions climatiques, et notamment le changement climatique, aient davantage d'influence sur la composition fonctionnelle des communautés que sur leur richesse spécifique s'explique facilement au vu des résultats du chapitre 1. En effet, contrairement à la composition, la richesse spécifique n'était que très peu expliquée par le climat à l'échelle nationale. Il est plausible que les résultats auraient été différents si nous avions examiné les variations temporelles à des échelles régionales et à des résolutions spatiales agrégées. Par conséquent, nous encourageons les futures études à explorer davantage les interactions entre les échelles spatiales et temporelles, étant donné que leur impact sur les patrons de diversité a été insuffisamment étudié à ce jour.

2.3. *Dépasser la méthode « space-for-time substitution »*

Bien que les résultats du chapitre 1 soient cohérents avec ceux du chapitre 2 sur un certain nombre d'effets à la fois spatiaux et temporels, il est nécessaire de prendre en compte conjointement les dimensions spatiale et temporelle dans les études écologiques. La méthode de substitution du temps par l'espace doit être nuancée, car l'environnement n'est pas

toujours stationnaire dans le temps et la réponse spatiale des communautés ne reflète pas toujours leur variation temporelle (Damgaard, 2019). Un même facteur environnemental ou agricole peut être perçu différemment par les espèces selon si sa variation se déroule dans l'espace ou dans le temps. Par exemple, nous avons démontré dans le chapitre 1 que des bordures de champs dans un paysage présentant une plus grande diversité de cultures ont une richesse de plantes plus élevée, probablement car ce type de paysage permet la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces spécialistes de chaque culture. Bien que nous n'ayons pas pu tester l'effet de la diversité culturelle sur le plan temporel, des études ont mis en évidence que les rotations culturales tendent à favoriser des espèces plus agrotolérantes (Henckel et al., in prep.) et généralistes, notamment en terme de date de germination (Fried et al., 2010). En effet, les changements de dates de semis favorisent des espèces pouvant aussi bien germer en automne qu'au printemps, tandis que les changements de pratiques agricoles et notamment de fertilisation vont sélectionner des espèces pouvant tolérer une large gamme de conditions pédologiques. Les espèces généralistes sont donc susceptibles de dominer à la fois dans les parcelles soumises à une rotation culturale fréquente et dans des paysages caractérisés par une grande diversité de cultures, en raison de leur gamme fonctionnelle étendue. Ainsi, la diversité spatiale des cultures peut être considérée comme source d'hétérogénéité environnementale, tandis que sa diversité temporelle devrait plutôt être qualifiée d'imprévisibilité environnementale (Satake et al., 2001). Il convient aussi de remarquer que les dimensions spatiale et temporelle sont intrinsèquement en interaction et donc difficilement séparables. Par conséquent, les modèles de régression spatiale qui ignorent les variations temporelles ne peuvent s'affranchir des effets historiques spécifiques à chaque site. Il a par exemple été montré que pour un tiers des espèces végétales, les pratiques de gestion cumulées sur 2 à 12 ans étaient la meilleure variable expliquant leur présence dans les bordures de champs, du fait de la persistance d'une banque de graines dans le sol (Alignier & Baudry, 2015). Enfin, il est à noter que les pratiques culturales présentent davantage de variabilité entre parcelles d'exploitation différentes qu'au sein d'une même parcelle au cours du temps. Nous avons par exemple observé que la dose d'azote affecte davantage la richesse spécifique et la composition fonctionnelle des communautés sur le plan spatial que temporel (chapitre 2). Cependant, cela s'explique très probablement par le fait que la dose d'azote ne varie que très faiblement d'une année sur l'autre pour une même parcelle, étant davantage déterminée par la nature du sol et le système de culture. A l'inverse, les espèces favorisées

par une augmentation de la fréquence de gestion de la bordure étaient également celles qui prédominaient dans les sites à forte fréquence de gestion. Ce facteur agricole varie relativement peu (généralement de 0 à 2 passages par an), sa gamme de variation spatiale étant alors relativement similaire à sa gamme de variation temporelle. Contrairement aux autres pratiques s'appliquant dans le champ, la gestion directe de la bordure n'est que très peu liée au type de culture ou aux conditions pédoclimatiques du site. Cette pratique va davantage dépendre des facteurs météorologiques de l'année en cours, déterminant la vitesse de pousse de la végétation et donc sa hauteur à une période donnée.

Pour conclure, nous encourageons vivement les recherches futures à améliorer l'intégration des variations spatiale et temporelle, en particulier en agroécologie, où ces dernières ne s'alignent pas sur les mêmes gammes de valeurs, ce qui rend difficile la prévision des futurs changements à partir des seules observations spatiales.

2.4. Vers une vision élargie des concepts de perturbation, stress et ressource

Dans le chapitre 2, nous avons pu mettre en évidence des changements de communautés s'inscrivant dans le cadre conceptuel du triangle CSR de Grime, qui classe les espèces selon leur stratégie de réponse à trois facteurs écologiques : la ressource, le stress et la perturbation (Grime, 1988; **Tableau 1**). Notre hypothèse selon laquelle le niveau de ressource relié à la fertilisation tendrait à favoriser des espèces plutôt compétitives-rudérales est confirmée. Cependant, tous les traits n'étaient pas impactés de la même manière à l'échelle des communautés, et si la SLA et l'Ellenberg-N ont effectivement répondu positivement, nous n'avons pas détecté d'effet sur la taille maximale, ni sur la masse de graine. Pour ces derniers traits, cela pourrait s'expliquer par le fait qu'ils sont davantage reliés à la fertilité naturelle des sols, plutôt qu'à la fertilisation agricole (Fried, Blanchet, et al., 2022; Tautenhahn et al., 2008). Conformément à nos attentes, les perturbations agricoles ont favorisé des espèces plutôt rudérales (petite taille, floraison longue et précoce), mais seule la gestion de la bordure montrait un effet significatif. Pour finir, les fortes températures et l'aridité ont sélectionné des espèces plutôt stress-tolérantes (masse de graine élevée, thermophilie, oligotrophie, faible SLA, floraison courte et tardive), ce qui confirme notre hypothèse. Il convient de souligner que

l'influence du climat sur le premier axe de composition fonctionnelle, lié à la tolérance au stress, s'est avérée nettement plus prononcée que sur le second axe, lié à la rudéralité.

Tableau 1. Réponse des axes de variation de la composition fonctionnelle des communautés végétales (axes d'ACP sur les CMM des traits) aux facteurs agricoles et climatiques de perturbation, stress et ressource. Le premier axe est tiré par les valeurs indicatrices d'Ellenberg et la masse des graines et oppose des espèces compétitives (C) et/ou rudérales (R) à des espèces plutôt stress-tolérantes (SR). Le deuxième axe est tiré par les traits de phénologie et la taille maximale et oppose des espèces compétitives (C) et/ou stress-tolérantes (SR) à des espèces plutôt rudérales (R). Nous avons noté le nombre de fois que chaque facteur explicatif ressortait comme significatif dans un modèle spatial ou temporel pour expliquer la CWM d'un des traits associés à chaque axe. Le code couleur indique si la relation était positive (vert) ou négative (orange).

Axe de composition fonctionnelle	Perturbation (gestion de la bordure)	Stress (température et aridité)	Ressource (fertilisation)
Axe 1 (C/R – SR)	0	20	3
Axe 2 (C/SR – R)	5	5	1

Nous avons caractérisé de manière simplifiée les facteurs agricoles et climatiques en trois catégories : perturbation, stress et ressource. Toutefois, il convient de souligner que ces modalités ne sont pas mutuellement exclusives et que les facteurs agricoles et climatiques se situent plus probablement le long d'un continuum. Nous soutenons l'idée qu'une approche spatio-temporelle telle que celle appliquée dans les chapitres 1 et 2 pourrait contribuer à une caractérisation plus fine de ces facteurs. La perturbation se définit habituellement par une destruction partielle ou totale de la biomasse, ce qui permet de conceptualiser la plupart des pratiques agricoles en tant que perturbations (Gaba et al., 2014). Le stress peut se définir comme une limitation de la production de biomasse et est donc généralement associé à un manque de ressources, bien que d'autres facteurs biotiques ou abiotiques puissent également

générer un stress (Grime, 1977). La ressource se définit en opposition au stress, et alimente la production de biomasse. Ces définitions bien que s'avérant très utiles pour conceptualiser les stratégies de réponse d'espèces végétales d'écosystèmes variés, trouvent leur limite dans les agroécosystèmes.

En effet, si la fertilisation peut aisément être classée comme ressource pour les plantes, et la gestion de la bordure et le labour comme perturbations, la caractérisation des herbicides est davantage problématique. Dans un premier temps, il semble logique de les considérer comme perturbateurs puisqu'ils détruisent une partie de la biomasse végétale, si ce n'est l'intégralité (Bopp, 2023). Selon cette définition, ils devraient donc sélectionner des espèces à stratégie rudérale, avec une forte production de graines, une petite taille et une forme de vie à croissance rapide (annuelle). Pour autant, l'effet des herbicides sur la composition n'est jamais ressorti comme significatif dans le chapitre 1 (**Tableau 2**), quelle que soit la résolution ou l'étendue spatiale étudiée (Fried et al., 2018). Pourtant, une plus forte intensité d'utilisation d'herbicides était associée à une plus faible richesse spécifique à la résolution du site et dans le Bassin Parisien Nord. De manière cohérente, les vignes gérées par désherbage chimique, ainsi que les parcelles conventionnelles avaient une richesse spécifique plus faible dans le chapitre 3. Mais dans le chapitre 2, aucun effet significatif des herbicides n'a pu être détecté sur la richesse et la composition fonctionnelle des communautés de plantes (**Tableau 2**). Cependant, ce résultat pour le moins étonnant, pourrait s'expliquer par le fait que nous avons choisi d'inclure l'IFT des herbicides dans le chapitre 1 (proxy de l'intensité de perturbation) et la fréquence de traitement des herbicides dans le chapitre 2 (proxy de la fréquence de perturbation). La fréquence de traitement possède une gamme de variation similaire à celle de l'IFT (**Tableau 2**), mais a probablement moins d'impact que la dose d'herbicides cumulée. En effet, il est rare qu'une application élimine directement les espèces, car la bordure ne reçoit qu'une faible dose d'herbicides par dérive depuis la parcelle (Longley et al., 1997). L'absence d'impact sur la composition, associé à une diminution de la richesse dans le chapitre 1, ne signifie pas nécessairement que les herbicides ne font pas varier les scores CSR des communautés. Cela nous informe seulement sur le fait que les espèces survivant à l'application d'herbicides sont un sous-ensemble des espèces trouvées dans les sites sans herbicides (nestedness), plutôt qu'un ensemble d'espèces totalement différent (turnover). Il est probable que les herbicides agissent à la fois comme des perturbateurs lors de l'application

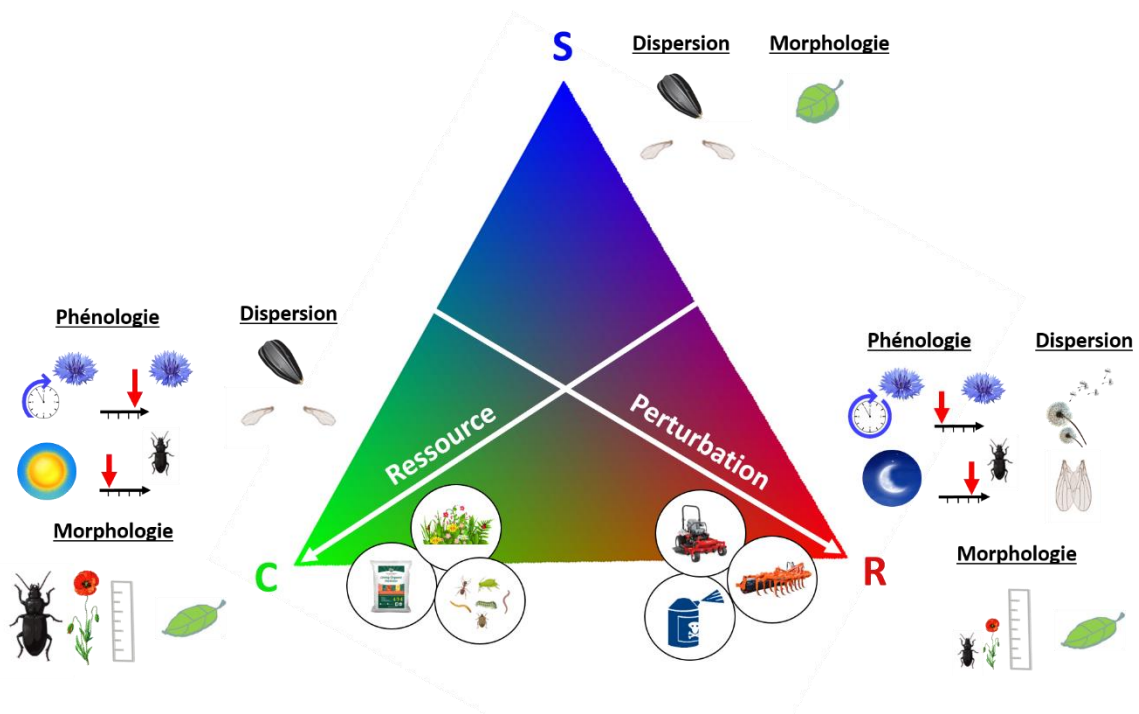
d'une forte dose, mais aussi comme des facteurs de stress lorsqu'ils s'accumulent dans le sol, retardant ainsi la croissance des plantes sur le long terme (Hammerton, 1967) ou retardant leur floraison (Dupont et al., 2018). Selon Bopp (2019), la distinction entre les notions de stress et de perturbation pourrait être tributaire de la dose. Par conséquent, nous pouvons supposer qu'une faible dérive d'herbicides de la parcelle vers la bordure ne générerait qu'un stress minime sur la végétation à court-terme, ce qui pourrait expliquer l'impact plus important des herbicides dans le plein champ, en comparaison avec la bordure (Kleijn & Verbeek, 2000; Mahaut et al., 2018).

Tableau 2. Résumé des effets des herbicides, de l'indicateur utilisé, ainsi que de sa gamme de variation dans les 3 chapitres de thèse. L'absence d'effet est noté « 0 », un effet négatif est noté « - » et une cellule au fond gris signifie que l'effet n'a pas été testé.

Chapitres de thèse	Effets sur la composition	Effets sur la richesse	Indicateur d'usage des herbicides	Gamme de variation de l'indicateur
Chapitre 1	0	-	IFT	
Chapitre 2	0	0	Fréquence de traitement	
Chapitre 3		-	Mode de production /	Binaire

			mode de gestion	
--	--	--	--------------------	--

Il est à noter que les facteurs agricoles ont été conceptualisés en terme de perturbation, stress et ressource pour les plantes, alors que cette classification commence tout juste à être explorée pour d'autres groupes d'organismes tels que les insectes (Eyre et al., 2013; Muneret et al., 2023). Dans le cas des coléoptères par exemple, des études montrent que les pesticides induisent de la mortalité directe (Van Toor, 2006) et donc une perturbation, mais aussi un stress qui se manifeste dans la croissance, la physiologie ou le comportement (Gao et al., 2021; Guedes et al., 2016; Kunkel et al., 2001). Cependant, il reste à identifier les traits de réponse des coléoptères aux différents facteurs que nous venons de mentionner (**Fig. 19**). Dans le cas des plantes, la perturbation tend à favoriser des espèces de petite taille, investissant davantage d'énergie dans la reproduction et dans la recolonisation rapide des milieux (Grime, 1988). Il est intéressant de remarquer que la taille du corps chez les coléoptères et leur capacité de dispersion sont aussi des traits reliés à la perturbation; les plus grosses espèces avec des ailes non fonctionnelles étant plus sensibles à l'intensification agricole (da Silva et al., 2017; Hanson et al., 2016; Pakeman & Stockan, 2014). Les espèces diurnes, ainsi que celles dont l'émergence des adultes ou la reproduction surviennent précocement au printemps (ex : *Poecilus crupreus*) sont aussi davantage exposées aux épandages d'insecticides (Kromp, 1999; Navntoft et al., 2006). Nous pouvons établir un parallèle avec les plantes, pour lesquelles la phénologie est également liée à la temporalité et à la récurrence des perturbations (Gaba et al., 2017). Toutefois, contrairement aux coléoptères, ce sont les espèces qui germent et fleurissent tôt dans la saison qui sont les mieux adaptées pour achever leur cycle avant les perturbations agricoles.



LEGENDE

<u>Perturbations et ressources</u>		<u>Traits fonctionnels</u>	
★ Plantes	Gestion de la bordure ★	Grosse VS petite graine ★	
★ Carabiques	Travail du sol ★ ★	Ailes non fonctionnelles VS fonctionnelles ★	
	Pesticides ★ ★	Longue VS courte floraison ★	
	Fertilisants ★	Floraison précoce VS tardive ★	
	Végétation ★	Activité diurne VS nocturne ★	
	Invertébrés ★	Emergence/reproduction précoce VS tardive ★	
		Forte VS faible SLA ★	
		Petite VS grande taille ★ ★	

Images extraites de BioRender.com

Fig. 19. Schéma conceptuel remplaçant dans le triangle CSR de Grime les facteurs de perturbation et de ressource pour les plantes et les carabiques, ainsi que leurs traits de réponse à ces facteurs. Stratégies des espèces végétales: C = compétitives, S = stress-tolérantes et R = rudérales. Seul la famille des Carabidae (carabiques) est représentée, car les autres groupes de coléoptères n'ont pas encore été suffisamment étudiés d'un point de vue fonctionnel en contexte agricole.

La fertilisation, en tant que ressource pour les plantes, pourrait aussi accroître la biomasse des coléoptères car elle permet une plus grande quantité de ressource végétale pour les phytophages et davantage de proies pour les prédateurs. Mais comme suggéré par Muneret et al. (2023), l'activité-densité des carabiques atteindrait son maximum à des niveaux de ressources intermédiaires, notamment en terme de hauteur de végétation. Cela pourrait s'expliquer par la diversité élevée de régimes trophiques au sein des carabiques, un niveau de végétation intermédiaire permettant de soutenir à la fois les phytophages, mais aussi les prédateurs qui peuvent plus facilement se déplacer et chasser à vue (chapitre 3). Contrairement aux plantes, les coléoptères consomment une large gamme de ressources ce qui peut rendre complexe la généralisation de réponses écologiques en la matière. Dans le cadre CSR de Grime, les espèces végétales des milieux productifs sont davantage compétitives, avec une captation plus efficace des ressources et une taille élevée. Qu'en est-il pour les coléoptères ? Peuvent-ils également répondre de manière similaire à des niveaux de compétition accrus ? Le découplage de la réponse des coléoptères du sol entre richesse et activité-densité (plus d'espèces dans les sites enherbés mais plus d'individus dans les sites désherbés chimiquement dans le chapitre 3) est intéressante et pourrait suggérer un niveau de compétition accru entre prédateurs là où la ressource en proies est la plus abondante. Certaines études suggèrent que la prédation intra-gilde pourrait causer de la mortalité chez les espèces carabiques de plus petite taille qui se font prédatées par les plus grosses, y compris lorsque la ressource est abondante (Currie et al., 1996). Les espèces de plus grande taille se déplacent également plus rapidement au sol (Forsythe, 1983), pouvant leur donner une meilleure efficacité de chasse (Fountain-Jones et al., 2015). On peut alors supposer que les prédateurs les plus efficaces domineraient dans les inter-rangs désherbés, du fait de la

compétition et de la prédation intra-guille, expliquant le plus faible nombre d'espèces observé malgré une plus forte activité-densité.

Concernant la réponse des coléoptères au stress, les impacts d'un manque de ressources sont peu connus, tandis que leurs adaptations au stress hydrique et aux fortes températures sont au contraire assez bien documentées. Les coléoptères des milieux arides sont généralement aptères, ce qui limite leur capacité de dispersion, et ils ont une longue durée de vie ainsi que des téguments épais qui réduisent les pertes en eau (Paulian, 1988). Ces adaptations font écho à celles des plantes xérophiiles stress-tolérantes qui ont généralement une longévité plus importante, des graines volumineuses qui réduisent leur capacité de dispersion et des feuilles épaisses qui limitent les pertes en eau. On peut donc se demander si les compromis fonctionnels des communautés végétales que nous avons mis en lumière dans le chapitre 2 pourraient aussi survenir dans d'autres groupes d'organismes, comme les coléoptères. Est-ce que les espèces de coléoptères sélectionnées par le changement climatique sont également plus sensibles à l'intensification agricole ? Comme nous l'avons mentionné, les coléoptères xérophiiles ont tendance à être aptères, tandis que les espèces macroptères ont été observées comme étant davantage adaptées aux perturbations agricoles. Cela pourrait suggérer un compromis fonctionnel entre adaptation au changement climatique et à l'intensification agricole, mais le sujet reste largement inexploré et mérite des études approfondies. Toutefois, il est important de souligner que malgré tous les parallèles qui peuvent être dressés entre plantes et coléoptères, ces deux groupes d'organismes ont des réponses qui leur sont propres et ce qui tient lieu de perturbation pour une plante (ex : fauche de la bordure) peut être une ressource pour certains coléoptères (ex : apport de débris végétaux). Il est donc impératif et primordial que les actions de conservation adoptent des approches plus intégrées de la biodiversité dans sa globalité, comme nous l'aborderons ultérieurement.

Une meilleure caractérisation des facteurs agricoles selon le cadre conceptuel que nous venons d'évoquer n'a pas qu'un intérêt théorique, mais devrait également permettre de mieux cibler et prioriser les actions de gestion et de conservation. En effet, suivant leur nature et leur intensité, les effets d'une perturbation ne sont pas nécessairement néfastes pour la biodiversité. Nos résultats montrent parfois des effets positifs de certaines pratiques agricoles qui paraissent a priori contre-intuitifs mais qui peuvent s'expliquer par la réponse différenciée de certaines guildes d'espèces. Nous avons pu voir par exemple, que la gestion de la bordure

est une perturbation qui peut favoriser un plus grand nombre d'espèces en réduisant les niveaux de compétition, soutenant ainsi l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978). Le même parallèle peut être établi avec les coléoptères, pour lesquels un même facteur agricole peut être à la fois une perturbation, un stress et une ressource et donc engendrer des effets fortement contrastés. Par exemple, les larves de cétoines (genre *Cetonia*) ont besoin de sols meubles bien aérés pour se mouvoir, tels que les sols labourés (Paulian, 1988), alors même qu'il a été montré que le labour détruit aussi les larves (Shearin et al., 2007). Le désherbage chimique a un effet négatif sur la flore et bien que pouvant induire une mortalité directe sur les coléoptères, il semble aussi permettre la mise à disposition de matière végétale morte pour les détritivores, tout comme les insecticides permettent la mise à disposition de proies mortes ou affaiblies plus faciles à capturer pour les prédateurs (Holland, 2002). Les effets des pratiques agricoles sur la faune et la flore sont donc complexes.

Bien que nos résultats suggèrent que les herbicides ont un effet moindre que la fertilisation sur les communautés végétales, la différence d'effet observée pourrait être attribuable à de plus gros efforts de réduction menés ces dernières années sur les herbicides plutôt que sur la fertilisation (cf les tendances trouvées en vigne dans le chapitre 2). Les effets ponctuellement positifs de certaines pratiques agricoles doivent donc être replacés dans une évaluation plus large. En effet, les herbicides sont connus pour avoir des effets très négatifs sur la diversité des adventices dans les parcelles et pour contaminer les eaux souterraines et de surface (Hassaan & El Nemr, 2020; Mahaut et al., 2019). C'est pourquoi ces molécules sont actuellement au centre de préoccupations sociétales et politiques importantes qui se traduisent par un certain nombre de directives visant à réduire leur utilisation pour préserver la santé humaine et la biodiversité végétale (ex : loi Labbé interdisant les produits phytosanitaires en ville, interdiction du glyphosate dans les inter-rangs de vigne). Cependant, il est regrettable que la fertilisation n'ait pas fait l'objet d'autant d'attention, alors que nos résultats mettent en évidence un effet prédominant et néfaste de celle-ci sur les communautés végétales, à toutes les échelles et en particulier à large résolution. Malgré cela, les mesures de réduction des niveaux d'eutrophisation, telles que la directive européenne Nitrates adoptée en 1991, ont toujours été principalement axées sur la protection des eaux contre la pollution azotée, plutôt que sur la préservation de la biodiversité floristique. Les bandes enherbées sont même prescrites en tant que pompes à nitrate faisant office de

tampon entre le champ et le cours d'eau. Il est donc essentiel d'adopter des mesures qui soient adaptées aux nouveaux enjeux de biodiversité.

Dans un contexte plus large, Le Roux et al. (2008) suggèrent une application du modèle de l'équilibre dynamique de Huston (Huston, 1979; Huston, 1994) aux communautés des milieux agricoles, en raison de l'interaction possible entre les niveaux de perturbations et de ressources. D'après ce modèle, un niveau de perturbation élevé s'avère néfaste lorsque la ressource est trop faible pour pouvoir permettre un recouvrement des populations; et un niveau élevé de ressources fait diminuer la diversité des espèces si la perturbation n'est pas suffisamment forte pour éliminer les espèces compétitives concurrentes. Cependant, il est rare que les niveaux de perturbations et de ressources soient entièrement décorrélés dans les parcelles agricoles, mais nous rejoignons les conclusions de Le Roux et al. (2008) sur le fait que des niveaux de perturbations et de ressources intermédiaires seraient à favoriser, car cela permettrait de maximiser le volume fonctionnel dans lequel les communautés se positionnent dans le triangle de Grime.

Comme nous l'avons montré dans le chapitre 2, la composition et la diversité fonctionnelle des communautés végétales sont la résultante d'une équation à trois variables que sont la ressource, la perturbation et le changement climatique. Ainsi, nous proposons tout d'abord de quantifier les relations entre ces trois variables et les stratégies CSR, puis de rechercher des pratiques agricoles économiquement viables pour maintenir un équilibre optimal entre ces variables permettant de maximiser la diversité fonctionnelle des communautés végétales. En pratique, cela pourrait se traduire par la recommandation aux agriculteurs d'une dose « idéale » d'herbicides ou d'une fréquence de gestion appropriée, en fonction des quantités de fertilisants déjà appliquées (ou l'inverse). Les effets agricoles étant propres à chaque région, c'est à l'échelle régionale que cet équilibre doit être recherché, et notamment en se basant sur les prédictions climatiques futures pour chacune des régions (Denhartigh, 2014; Thuiller et al., 2005).

3 Impact des pratiques agricoles sur les coléoptères : le rôle du régime trophique et de l'échelle spatiale

3.1. *Des réponses différenciées en fonction du groupe taxonomique étudié*

Dans l'introduction de la thèse, nous avons formulé l'hypothèse que les coléoptères répondent majoritairement de manière indirecte aux pratiques agricoles par leur lien avec la flore, mais que ces relations dépendent du régime trophique. En particulier, nous nous attendions à ce que les phytophages répondent davantage à la richesse spécifique des plantes et les prédateurs à la structure de la végétation. Les résultats du chapitre 3 ont confirmé ces hypothèses, et nous ont permis de fournir des explications plus détaillées sur les mécanismes sous-jacents à ces patrons. Bien que nous n'ayons pas pu inclure les traits de réponse des coléoptères en tant que tels, les caractéristiques écologiques propres à chaque groupe morphologique étudié nous ont aidé à mieux comprendre nos résultats. Il convient de souligner que le régime trophique n'est pas le seul élément qui permette d'expliquer les différences observées entre les groupes morphologiques, comme le montre la **Fig. 20**. D'autres facteurs tel que la mobilité des espèces, ou encore la résidence des larves dans le sol, pourraient aussi jouer un rôle dans la réponse des coléoptères aux pratiques agricoles. Par exemple, l'impact négatif du labour semble davantage concerner les carabiques (**Fig. 20**), ce qui pourrait s'expliquer par la localisation de leurs larves dans le sol. A l'inverse, les charançons comprennent majoritairement des espèces dont les larves sont endophytes (Oberprieler et al., 2007), de même que l'ensemble des chrysomèles, et les coccinelles ont des larves qui se nourrissent de pucerons sur les plantes (Richard & Maquart, 2019). D'autre part, l'impact direct des pesticides ne semble concerner que certains groupes (**Fig. 20**). Les charançons sont probablement plus touchés en raison de leur nature très sédentaire, étant souvent aptères, contrairement aux chrysomèles qui ont la capacité de voler. Quant aux coccinelles, leur abondance plus faible en présence de pesticides pourrait s'expliquer par leur régime essentiellement aphidiphage. Les pucerons étant des ravageurs de culture, ils sont particulièrement ciblés par les insecticides. Les parcelles fortement traitées pourraient donc être moins attractives pour les coccinelles que pour les carabiques qui ont un régime davantage polyphage, incluant notamment des graines et des proies plus diverses. Il est aussi

possible que les parcelles en agriculture biologique aient procédé à des lâchers de coccinelles à des fins de lutte biologique, ce qui pourrait biaiser les tendances observées.

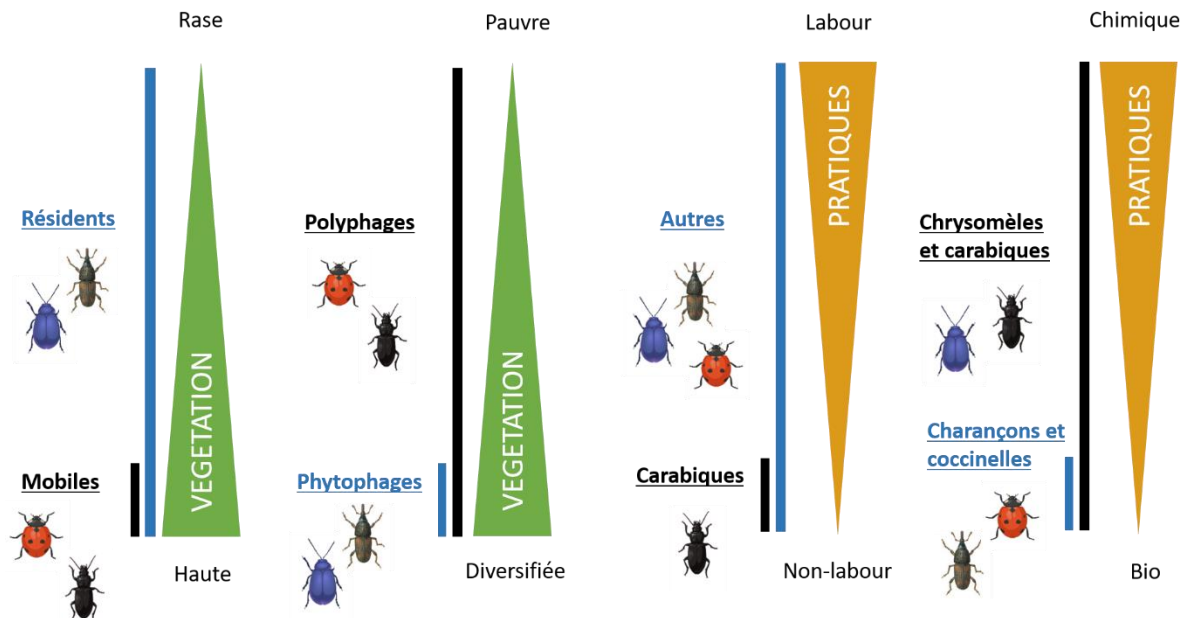


Fig. 20. Réponse des coléoptères aux facteurs de végétation et de pratiques agricoles selon leur groupe morphologique, d'après les résultats du chapitre 3. Chaque facteur est représenté par un triangle indiquant le sens de variation du gradient, en lien avec les autres facteurs (par exemple, le labour est corrélé à une végétation plus pauvre). Les barres verticales noires et bleues illustrent la gamme de tolérance des groupes d'espèces de même couleur, le long des gradients de végétation et de pratique agricole. Il est important de noter que la représentation n'est qu'illustrative, car seuls les extrêmes de chaque gradient ont été testés (par exemple, labour versus non-labour).

3.2. Dépendance à l'échelle spatiale

Comme exposé dans le chapitre 1, la détection des processus écologiques structurant les communautés est fortement influencée par l'échelle spatiale considérée. Les coléoptères ne font certainement pas exception à cette règle et la mobilité des espèces peut déterminer l'échelle à laquelle elles répondent le plus. Il est probable que les espèces sédentaires, telles

que les charançons, soient plus sensibles aux pratiques agricoles à l'échelle régionale plutôt que nationale. A l'échelle nationale, la limitation à la dispersion tend à dominer, et certainement d'autant plus pour ce groupe qui est connu pour sa faible capacité de dispersion pouvant mener à la création de populations-espèces présentant une forte divergence génétique (Hévin et al., 2022). De manière générale, les effets agricoles sur les plantes sont plus facilement détectables à une étendue régionale, car les facteurs confondants tels que le climat et le sol sont alors plus homogènes (chapitre 1). Il en va probablement de même pour les coléoptères qui forment des pools d'espèces cohésifs, propres à chaque région biogéographique (Jeannel, 1941). Nos résultats montrent que la hauteur de la végétation (et plus généralement sa structure) n'a pas d'influence sur les groupes d'espèces très sédentaires, comme les charançons et les chrysomèles à l'échelle d'un site ou d'un transect. Cependant, nous avons observé une corrélation significative entre le nombre d'espèces de charançons et la couverture végétale à l'échelle du quadrat ($r = 0.18$, $p < 0.001$). Cela suggère que la structure de la végétation exerce aussi un effet attracteur sur ces groupes, mais à une échelle beaucoup plus localisée, telle qu'un patch de végétation.

Nous avons observé que les phytophages, ainsi que les autres groupes dans une moindre mesure, répondent à la richesse des plantes qui est elle-même influencée par les pratiques agricoles. Dans le chapitre 1, nous avons constaté que les pratiques agricoles sont le facteur prépondérant dans l'explication de la richesse des plantes à la résolution du site, mais que l'augmentation de la résolution tend à augmenter la détection des effets paysagers et à diminuer celle des effets agricoles. Il est donc probable qu'à une résolution plus large, les coléoptères soient encore indirectement impactés par la flore, mais cette fois-ci via des effets paysagers plutôt qu'agricoles. Nous préconisons donc l'application du cadre d'analyse spatiale présenté dans le chapitre 1 à d'autres groupes d'organismes, tels que les coléoptères, car ces derniers ont une mobilité supérieure à celle des plantes, ce qui pourrait produire des résultats distincts.

4 Limites et perspectives d'amélioration des jeux de données

4.1. *Optimiser les protocoles d'échantillonnage pour en limiter les biais*

Nos travaux de recherche ont révélé certaines limites et biais potentiels, qui seront discutés dans cette section afin de proposer des perspectives d'amélioration. Le premier type de biais découle directement du protocole d'échantillonnage utilisé. Dans le chapitre 3, plusieurs protocoles d'échantillonnage ont été employés pour capturer les coléoptères, chacun présentant ses propres limites. Bien que la plupart soient largement documentées (McCravy, 2018), il convient tout de même de les mentionner. Les pièges Barber utilisés dans notre réseau de vignes local, représentent la méthode la plus communément appliquée pour la capture des coléoptères se déplaçant au sol. Le principal biais de cette méthode réside dans le fait que les espèces très actives et mobiles sont capturées en plus grand nombre que les espèces moins mobiles, ce qui peut donner l'illusion d'une abondance plus importante (Schöller & Flinn, 2000). Pour cette raison, les pièges Barber ne permettent pas d'estimer des abondances, mais seulement des activité-densités. Dans le chapitre 3, nous avons mis en évidence une activité-densité plus élevée des carabiques dans les parcelles conventionnelles désherbées chimiquement. Cependant, l'épandage de pesticides peut initialement avoir un effet répulsif sur les carabiques, puis attractif, une fois que la ressource est rendue disponible, entraînant une augmentation de leurs mouvements et rendant leur capture plus aisée (Holland, 2002). Ce biais est d'autant plus important lorsque l'on compare des milieux aux enherbements différents. En effet, les coléoptères se déplacent plus facilement et rapidement sur des sols nus qu'enherbés, pouvant accroître les taux de capture. La seconde méthode que nous avons déployée dans le même réseau était l'aspiration des quadrats et ne possédait pas ces biais-là, puisqu'il s'agissait d'un échantillonnage ponctuel. Cependant, les gros prédateurs se retrouvent sous-échantillonnés avec cette méthode (Holland, 2002; McCravy, 2018), puisque la plupart sont nocturnes et très mobiles, rendant leur capture par un échantillonnage ponctuel diurne très improbable. Pour finir, la méthode du filet-fauchoir employée dans le réseau 500-ENI cible les espèces qui se déplacent sur les plantes, celles se déplaçant au sol étant plus difficiles à faucher. Certaines espèces tombent ou s'envolent plus facilement du filet avant d'être transférées dans le tube de stockage (McCravy, 2018), et la végétation est

plus facile à battre lorsqu'elle est haute plutôt que rase. Étant donné que les biais associés à ces différentes méthodes d'échantillonnage diffèrent, il est recommandé de répéter l'échantillonnage avec plusieurs méthodes, afin d'évaluer la cohérence des résultats obtenus. Cette approche permet de s'assurer que les résultats ne sont pas biaisés par une méthode d'échantillonnage en particulier et que les conclusions tirées sont robustes et applicables dans différents contextes.

Le protocole d'échantillonnage n'inclut pas seulement la méthode de capture des coléoptères, mais aussi le choix des sites qui est lui aussi soumis à un certain nombre de biais. Dans le cadre du réseau 500-ENI, les sites choisis devaient respecter une proportion de 20% en agriculture biologique à l'échelle régionale et l'échantillonnage était stratifié par région, de manière à respecter les proportions réelles de chaque type de culture. Bien que ce type d'échantillonnage puisse avoir un intérêt à l'échelle nationale, il introduit un biais dans la comparaison des régions en raison de la variation dans la proportion des différentes cultures entre régions. Par exemple, nous avons pu voir dans le chapitre 2 que la flore des vignes et la flore méditerranéenne répondent plus faiblement au changement climatique. Cependant, les vignes représentent plus de 50% des sites méditerranéens, et il est donc difficile de déterminer avec certitude si cette plus grande résilience climatique est attribuable à la vigne elle-même ou à la flore méditerranéenne. Le choix des sites tel qu'il a été fait peut aussi poser problème lorsque les analyses doivent être répétées à différentes résolutions spatiales. En effet, l'espacement des sites n'est pas toujours égal au sein des cellules, certaines cellules se retrouvant avec trop peu de sites et d'autres avec des sites trop rapprochés. Dans le chapitre 1, tous ces biais d'échantillonnage ont été pris en compte, par rééchantillonnage des cellules/sites, et par déplacement de la grille. Toutes ces précautions auraient pu être évitées si le choix des sites avait été adapté à la question de l'échelle spatiale, comme cela s'est déjà fait avec des dispositifs de recherche à une échelle plus restreinte (Bretagnolle et al., 2018). Cependant, dans le cas du réseau 500-ENI, les contraintes étaient plus nombreuses de par l'ampleur de la zone d'étude et l'objectif de surveillance des effets non-intentionnels primait sur l'utilisation du réseau en tant qu'outil de recherche.

Un réseau large-échelle tel que le réseau 500-ENI est une opportunité sans précédent pour répondre à une multitude de questions de recherche en écologie. Nous défendons l'idée que l'implémentation de tels réseaux doit être soigneusement réfléchi en amont, afin d'en élargir

la portée scientifique bien au-delà de leur objectif initial. Dans la même idée, le réseau pourrait être adapté pour pouvoir également suivre les effets du changement climatique sur les communautés de bords de champs. Dans le chapitre 2, nous avons mis en avant un certain nombre de changements phénologiques à l'échelle des communautés, comme une augmentation des espèces à floraison tardive. Cependant, notre approche ne permet que de détecter des variations moyennes de date de floraison à l'échelle de la communauté, liées au turnover d'espèces ou au changement d'abondances. Il n'est pas possible de mesurer à quel point la tendance observée est liée à une variation intra-spécifique des dates de floraison, avec une floraison plus précoce au sein des espèces au cours du temps. Cette variation intra-spécifique pourrait expliquer, avec une date d'observation plus ou moins fixe, que des espèces tardives soient désormais plus souvent détectées car fleurissant plus tôt. Il aurait donc été judicieux de réaliser un échantillonnage tout au long de l'année, afin de mieux capturer ces décalages de phénologie. Cette proposition serait toutefois coûteuse en ressources humaines déjà limitées sur le réseau actuel. Une alternative serait de demander aux observateurs de noter le stade phénologique des espèces (végétatif, boutons, fleurs, fruits). Bien que la variation de la date d'observation d'une année à l'autre pour une même parcelle puisse bruite les tendances, nous avons inclus directement la date d'observation dans nos modèles et sommes donc confiants dans le fait que les tendances observées ne peuvent être entièrement expliquées par ce facteur. En effet, la date d'observation tend à devenir plus précoce chaque année, ce qui devrait conduire à une augmentation des espèces à floraison précoce. Mais nos observations montrent le contraire, suggérant que d'autres facteurs tels que le changement climatique, sont plus probablement la cause des tendances observées dans la composition végétale.

Parmi les différents biais rencontrés, il en est un spécifique aux jeux de données à large échelle et qui se rapporte aux observateurs. Ce biais se décompose en deux parties : le biais d'apprentissage lié à l'amélioration de l'expertise des observateurs au cours du temps, et le biais d'observateur lié à la différence d'expertise entre observateurs. Comme nous l'avons indiqué dans le chapitre 2, le réseau compte 312 observateurs entre 2013 et 2021, chacun suivant en moyenne 5 sites durant 4 ans (la **Fig. 21** donne un aperçu global de la variation spatio-temporelle des observateurs en région Méditerranéenne). Les observateurs appartiennent à différentes structures (instituts de recherche publique, ONG, associations,

chambres d'agriculture...) et leurs niveaux d'expertise diffèrent. Se focaliser sur un sous-ensemble d'espèces facilement identifiables nous a permis de limiter ce biais, mais pas de le supprimer totalement, puisque nos modèles spatiaux indiquaient que davantage d'espèces étaient détectées dans un site lorsque le nombre d'observateurs était plus élevé. Nous suggérons ici des voies d'amélioration possibles pour pouvoir davantage contrôler ce biais. Dans un premier temps, il aurait été intéressant d'évaluer la robustesse de l'échantillonnage en traçant des courbes d'accumulation d'espèces en fonction du nombre d'observateurs au sein d'un site. Cela aurait permis de déterminer le nombre d'observateurs minimal nécessaire pour atteindre une certaine représentativité de l'échantillonnage. Cependant, la richesse spécifique n'est pas toujours un bon indicateur de la représentativité d'un échantillon lorsqu'il existe un biais directionnel dans l'identification des espèces. Il est en effet probable que certaines espèces soient systématiquement sous-représentées dans les relevés, comme les espèces de la famille des Poaceae dont l'identification est difficile, ou les espèces méditerranéennes qui sont moins connues par les observateurs (Fried, Plantureux, et al., 2022). Il serait donc pertinent de tracer des courbes d'accumulation de la diversité fonctionnelle, plutôt que de se limiter au nombre d'espèces. Cette approche permettrait de s'assurer de la représentativité de la composition des communautés, en prenant en compte leur fonction globale. De plus, une étendue temporelle suffisamment importante pourrait permettre de calculer une corrélation entre le turnover d'une espèce en particulier et le turnover d'observateurs, ce qui permettrait de déterminer les espèces les plus problématiques en terme d'identification. Enfin, il serait judicieux d'évaluer au préalable le niveau d'expertise de chaque observateur avant toute collecte de données (par le biais de questionnaires par exemple). Le biais d'apprentissage est encore plus problématique que le biais d'observateur, car il influence directement les tendances temporelles observées. En effet, tout observateur apprend à reconnaître davantage d'espèces au cours du temps, ce qui peut conduire à une augmentation artéfactuelle de la richesse spécifique. L'apprentissage concerne davantage les néophytes et peut varier considérablement en fonction du nombre de formations botaniques dispensées au sein du réseau. Toutefois, les observateurs changent fréquemment au fil du temps, limitant ainsi ce biais. Restreindre le jeu de données à une liste fermée d'espèces, comme nous l'avons fait, permet aussi de limiter le poids des apprentissages et des connaissances préalables. Encore une fois, il serait utile que les observateurs évaluent eux-mêmes leur apprentissage, en notant par exemple chaque

nouvelle espèce apprise. Cela permettrait de différencier les « vraies absences » des « non-détections » et de remplacer ces dernières par des probabilités d'occurrence (Archaux et al., 2012).

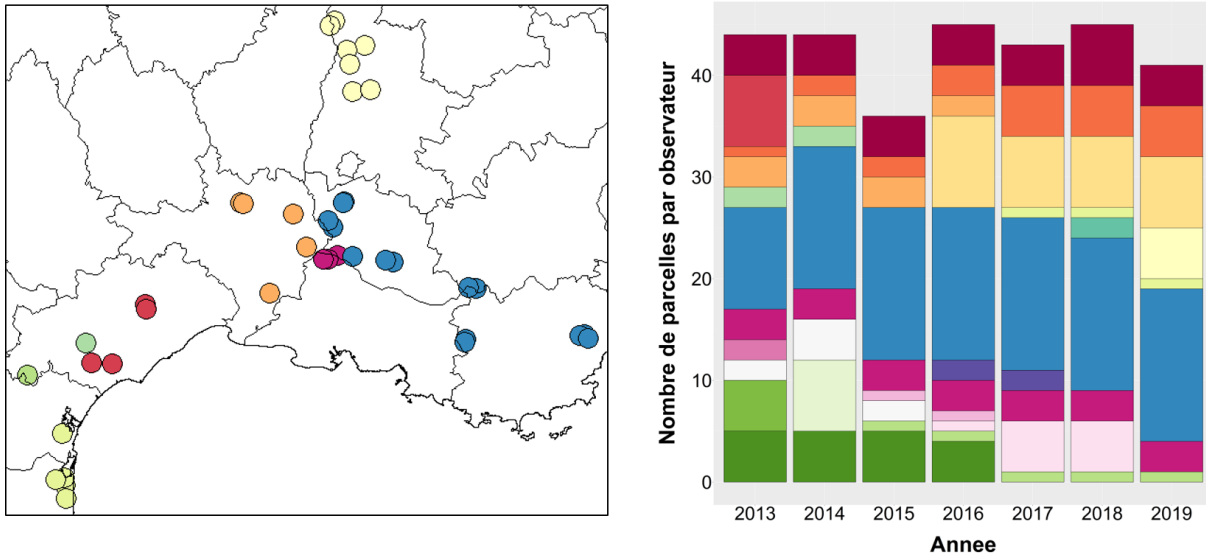


Fig. 21. Illustration de la répartition spatiale des observateurs (gauche) et temporelle (droite) en Méditerranée. Chaque couleur représente un observateur.

4.2. *A l'ère du big data : articulation entre réseaux large-échelle et expertise locale*

Notre étude s'est appuyée sur deux jeux de données aux caractéristiques bien distinctes : le réseau 500-ENI qui est un réseau à large-échelle avec un grand nombre d'observateurs mais aux niveaux d'expertise divers, et un réseau de vignes local qui regroupe des données basées sur une expertise taxonomique plus pointue. Comme déjà discuté dans le chapitre 3, il existe souvent un compromis entre la quantité de données récoltée et sa qualité, notamment du fait d'un manque d'experts taxonomistes. Nous pouvons établir un parallèle avec les réseaux de sciences citoyennes, dont la quantité de données collectées aurait été impossible à atteindre sans la participation des citoyens, mais qui peuvent toutefois présenter des lacunes en terme de qualité (Gouveia et al., 2004). Les données issues de réseaux agricoles à large-échelle

pourraient être enrichies avec une expertise plus fine menée à l'échelle locale, ce qui permettrait d'en accroître la robustesse et d'en confirmer les résultats. Par exemple, l'Observatoire Agricole de la Biodiversité a été lancé en 2011 par le Ministère de l'Agriculture en France et effectue un suivi annuel de plusieurs groupes d'organismes dans quelques 2770 parcelles agricoles (Porcher et al., 2019). Ce réseau rencontre les mêmes biais et limites mentionnés précédemment, comme un fort renouvellement des parcelles et des observateurs au cours du temps. Malgré cela, certains effets agricoles ressortant comme significatifs sont en cohérence avec des études fondées sur des données collectées par des experts naturalistes. Cela confirme que la qualité des données issus de réseaux agricoles tels que l'OAB est suffisante pour mettre en évidence à une échelle nationale, des patrons de diversité déjà démontrés à une échelle locale, tels que par exemple un impact négatif du labour sur les vers de terre. Ces réseaux ont également la capacité de mettre en lumière de nouveaux effets agricoles qui seraient difficiles à détecter avec un échantillonnage limité ou une étendue restreinte. Par exemple, l'impact négatif du labour sur les vers de terre s'accompagne d'un impact négatif de l'agriculture biologique, ce qui est inattendu. Cela peut s'expliquer par le fait que les parcelles en agriculture biologique ont tendance à être davantage labourées à l'échelle nationale.

Il est donc primordial de mieux articuler les réseaux large-échelle avec les données d'expertise locale et nous proposons ici quelques clés pour y parvenir. Tout d'abord, il est recommandé de sélectionner un sous-ensemble de parcelles au sein du réseau, afin qu'elles fassent l'objet d'une étude préliminaire approfondie avant le lancement des échantillonnages à large-échelle. Cette approche permet d'harmoniser les protocoles d'échantillonnage entre les deux échelles, mais aussi d'estimer en amont la quantité de données nécessaire et les variables agricoles d'intérêt. Dans le cas du réseau 500-ENI, une étude préliminaire sur 6 ans dans le Bassin parisien avait permis de tester le protocole d'échantillonnage des coléoptères (Chauvelier & Manil, 2014). Les réseaux agricoles à large échelle génèrent souvent une quantité importante de données, dont une partie peut s'avérer inutile en raison de la présence de variables colinéaires. Demander une quantité d'informations plus limitée aux agriculteurs pourrait les inciter à répondre avec plus de précision et de régularité, mais cela pourrait également engendrer le risque d'omettre une variable ayant des effets inattendus. Il pourrait également être judicieux d'utiliser ce sous-ensemble de parcelles pour effectuer une

vérification systématique des identifications taxonomiques. Dans le cadre du réseau 500 ENI, des identifications floristiques menées sur un sous-ensemble de 21 parcelles par un expert botaniste (Guillaume Fried) ont permis de confirmer que les résultats obtenus avec ce sous-ensemble ne différaient pas significativement de ceux obtenus avec les données des observateurs, à l'exception d'un effet positif de la vigne sur la richesse spécifique qui ne ressortait qu'avec les données de l'expert (Fried, Plantureux, et al., 2022). Pour les coléoptères, un expert entomologiste (Olivier Pillon) a identifié à l'espèce les spécimens collectés et a vérifié les classifications en groupes morphologiques dans 161 parcelles entre 2015 et 2018. Cela a permis de mettre en évidence des taux d'erreur de classement plus élevés pour les coccinelles (plus de 25% étaient faussement classées dans la catégorie « Divers »; Lefevre, 2021).

Dans un second temps, il pourrait être judicieux de croiser plusieurs types de données à large-échelle pour en augmenter la portée. Par exemple, la base de données BNVD (Banque nationale des ventes de produits phytosanitaires; BNVD, 2021) a été instaurée en 2009 à des fins fiscales, mais pourrait être utilisée pour produire des indicateurs d'intensité d'usage des pesticides à l'échelle communale, qu'on pourrait ensuite agréger à des échelle plus larges. De manière similaire, la base de données Cassis-N contient des données de fertilisation azotée sur toute la France à l'échelle communale de 1955 à 2015 (Poisvert et al., 2017). Ces données pourraient être recoupées avec les données d'intensification locale, dans le cadre d'une analyse multi-échelles.

4.3. L'épineux défi des interactions réciproques dans le système climat-agriculture-communautés

Un des objectifs de la thèse était de mieux comprendre l'importance relative des variations agricoles et climatiques sur la structure des communautés de bords de champs. Cependant, nous n'avons pas pris en compte les interactions réciproques et boucles de rétroaction potentielles entre les pratiques agricoles, le climat et les communautés végétales (**Fig. 22**). Il est important de considérer que les agriculteurs ajustent leurs pratiques en fonction des conditions météorologiques, en avançant ou retardant la date de semis d'une culture par

exemple. Par conséquent, la synchronisation de toutes les autres pratiques agricoles, telles que l'application d'herbicides et de fertilisants, se voient affectées. Au-delà de son impact sur la temporalité des pratiques agricoles, le climat influence également leur intensité. Par exemple, l'IFT des herbicides diminue avec l'amélioration des conditions météorologiques (Ambiaud & Grosman, 2016; Verpy & Dewasme, 2022). Bien que le changement climatique soit identifié comme le principal facteur de changement de la composition fonctionnelle des communautés végétales (chapitre 2), il ne faut pas sous-estimer l'impact des pratiques agricoles, qui sont étroitement liées au climat. Ces liens sont présents à la fois sur le plan spatial, où les intrants peuvent compenser la mauvaise adaptation de certaines cultures aux conditions environnementales locales (Mahaut et al., 2021); et sur le plan temporel, où les pratiques agricoles s'adaptent aux changements climatiques. Dans le premier cas, cela peut créer des covariations entre gradient d'intensification agricole et gradient climatique qui sont difficiles à résoudre. Par exemple, une plus grande quantité de fongicides est utilisée quand le climat est plus humide, avec des écarts d'IFT (tous pesticides confondus) en vigne allant de 9.2 dans les Pyrénées-Orientales à 21.4 en Champagne (Pujol, 2017). Les pratiques s'adaptent aussi au changement climatique, comme cela a été montré par Ziska (2014), avec la quantité de pesticides épanchée qui répond directement à la température minimale journalière à l'échelle des États-Unis. Il est donc possible que les agriculteurs aient adapté leurs pratiques au changement climatique en cours sur la période étudiée, bien que cela ne semble pas avoir été le cas à une échelle globale dans le réseau, puisque la date moyenne d'application d'herbicides, de fertilisants et de gestion de la bordure n'a pas significativement varié. Cependant, des adaptations peuvent survenir à une échelle plus locale ou régionale. Par ailleurs, il convient de noter que les observateurs adaptent également leur passage en fonction du développement de la végétation, qui peut survenir plus tôt dans l'année en réponse à l'augmentation des températures, ce qui pourrait expliquer l'avancement de la date d'observation au fil du temps.

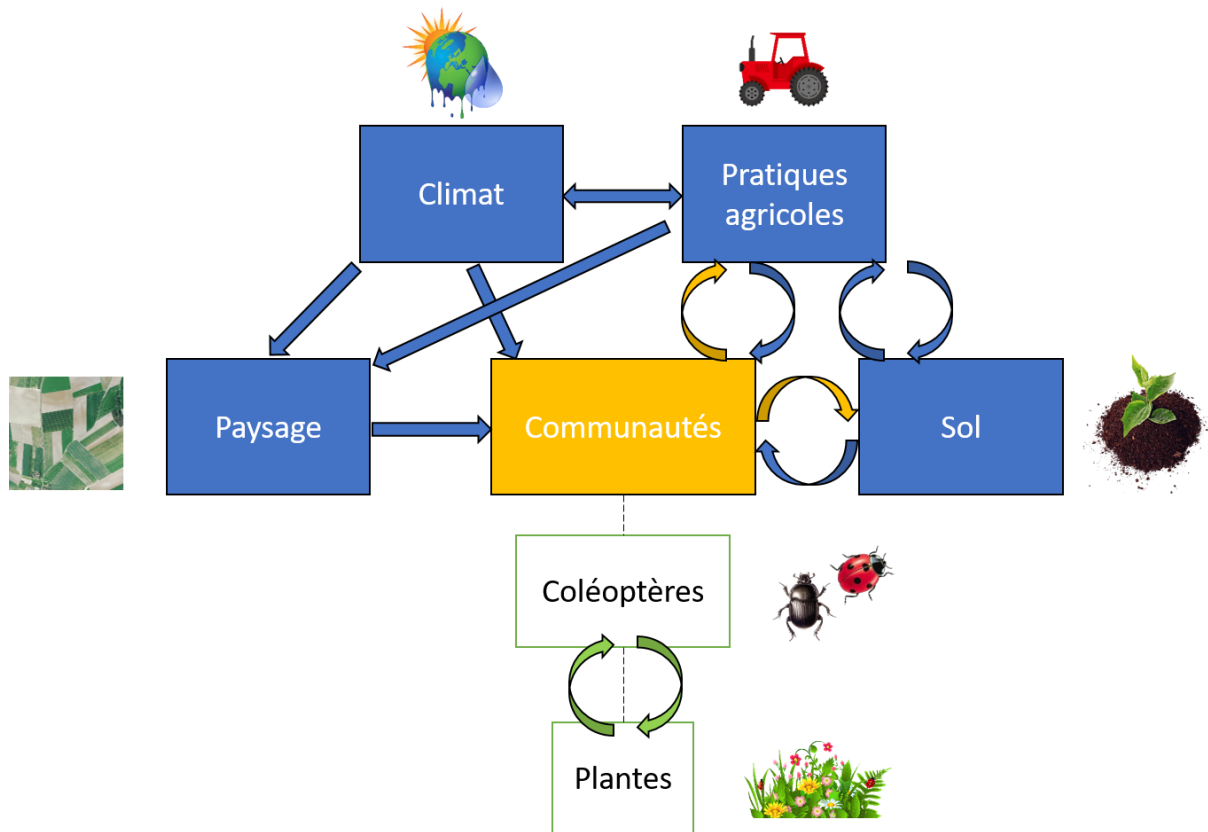


Fig. 22. Liens de causalité et boucles de rétroaction entre les communautés de plantes et de coléoptères, ainsi que les différents facteurs explicatifs étudiés dans la thèse. Les effets de rétroaction concernant le paysage et le sol ne sont pas discutés dans le texte, car seule la variation spatiale de ces facteurs a été étudiée. Toutefois, une étude de long terme visant à mieux comprendre les impacts agricoles sur la biodiversité se devrait de considérer leur variation temporelle.

Enfin, les agriculteurs s'adaptent non seulement aux conditions climatiques, mais également aux communautés biologiques. Par exemple, en cas de persistance d'une espèce nuisible malgré une première application de pesticides, les agriculteurs peuvent décider d'appliquer un deuxième traitement. Cette rétroaction est moins problématique dans notre étude, car le compartiment étudié est la bordure de champ qui n'est pas la cible directe des traitements. Toutefois, il est possible que dans le cœur de champ, cela puisse conduire à des conclusions erronées. En effet, il peut être difficile de déterminer si une augmentation de la densité d'adventices d'une année à l'autre est attribuable à une application plus importante d'herbicides qui créent des niches écologiques exploitables par les espèces résistantes ou à

une concurrence accrue entre les adventices et la culture, qui aurait incité l'agriculteur à augmenter les doses d'herbicides. Par conséquent, il peut être utile de réaliser des relevés avant et après application ou encore de demander directement aux agriculteurs les raisons qui motivent leurs choix de pratiques.

D'autres boucles de rétroaction sont également possibles, notamment entre les différents niveaux trophiques des communautés. Dans le cadre du chapitre 3, nous avons limité notre étude à l'influence des plantes sur les coléoptères, en laissant de côté les interactions top-down qui peuvent aussi avoir un impact conséquent sur la structuration des communautés (Carbonne et al., 2022). Par exemple, les carabes granivores ont des préférences alimentaires pour certaines familles botaniques et certains traits de graines (taille, tégument, etc...), ce qui peut entraîner des changements dans la composition et la diversité des communautés végétales (Carbonne et al., 2022; Labruyere, 2016). L'impact est loin d'être anodin, puisqu'une population de carabes strictement granivores peut consommer entre 200 et 1000 graines par m² et par jour, entraînant des taux de perte en graines de 65% à 90% (Richard & Maquart, 2019). Cependant, les carabes granivores enterrent les graines dans des galeries souterraines (Jeannel, 1942; Paulian, 1988), ce qui pourrait favoriser leur dispersion et leur germination, mais il n'existe à ce jour aucune étude à ce sujet. Enfin, il est important de noter que les traits fonctionnels des plantes peuvent également être affectés par des effets top-down. Par exemple, il a été montré que le déclin des espèces végétales entomogames est corrélé à celui des insectes pollinisateurs, bien qu'il ne soit pas encore établi de manière claire s'il s'agit d'une interdépendance entre ces deux groupes ou s'ils sont simplement affectés par les mêmes facteurs agricoles (Biesmeijer et al., 2006).

5 Perspectives de recherche

5.1. Vers des indicateurs agricoles mieux adaptés à la question des échelles

Un des objectifs de cette thèse était de mieux comprendre comment les pratiques agricoles influencent la structure des communautés de bords de champ à différentes échelles. Pour cela, le réseau 500-ENI nous a permis d'utiliser des indicateurs agricoles plus précis que ceux

généralement inclus dans les études en agroécologie. Par exemple, nous nous sommes servis de l'IFT des herbicides comme mesure directe de leur intensité d'usage, alors qu'un grand nombre d'études se contentent du mode de production (conventionnel versus biologique) comme proxy de cette intensité. Ce choix nous a permis de mettre en évidence un effet différencié de la fertilisation et des herbicides selon l'échelle considérée. Cependant, d'autres facteurs agricoles pourraient également être pertinents dans cette approche. Par exemple, les codes HRAC classifient les modes d'action des substances actives herbicides en une vingtaine de groupes (Menne & Köcher, 2007). Leur utilisation dans les études pourrait être intéressante, car les ventes d'herbicides en France montrent une forte structuration latitudinale et longitudinale des types d'herbicides en lien avec les types de culture (Emmanuelle Porcher, com. pers.), ce qui pourrait se traduire par des changements de communautés végétales à large échelle. Les modes d'action des herbicides ont aussi considérablement évolué en France depuis les années 50 (Chauvel et al., 2012), et continuent d'évoluer rapidement, comme le montrent les données du réseau 500-ENI sur une période de 9 ans (**Fig. 23**). Le nombre de matières actives homologuées a diminué depuis les années 2000, ce qui pourrait accroître la sélection d'adventices résistantes aux herbicides (Chauvel et al., 2012), et potentiellement conduire à des changements fonctionnels qui restent à explorer. De manière similaire, la fertilisation pourrait être caractérisée de manière plus fine. En distinguant le type de fertilisation (minérale ou organique), il serait possible de mieux cerner ses impacts sur la composition fonctionnelle de la flore. L'azote minéral est disponible plus rapidement et tend généralement à favoriser des espèces rudérales et nitrophiles à croissance rapide, tandis que l'azote organique favorise des espèces compétitives (Mauchamp et al., 2016). Nous avons observé un effet de la fertilisation azotée sur la composition floristique à grande échelle et il serait intéressant de savoir si ce patron est lié à un type de fertilisation en particulier. En effet, l'azote organique est minéralisé progressivement, ce qui pourrait suggérer un impact à plus long terme sur les communautés (Shaji et al., 2021). En considérant la différence entre les types de fertilisation, il serait donc possible d'explorer ces effets à des échelles spatiales et étendues temporelles différentes. La gestion de la bordure pourrait aussi être caractérisée plus finement en distinguant le type de gestion appliqué, car c'est aussi une pratique qui peut avoir des effets cumulatifs dans le temps. Les impacts sur les nutriments dans le sol et le microclimat varient selon que les résidus végétaux sont laissés sur place, exportés (Tarmi et al., 2011) ou restitués au sol sous forme de déjections (dans le cas du

pâturage; Lazcano et al., 2022). Cependant, les données du réseau 500-ENI ne permettent pas de tester ces différences, car dans plus de 90% des cas, la gestion appliquée était un broyage ou fauchage sans export des résidus.

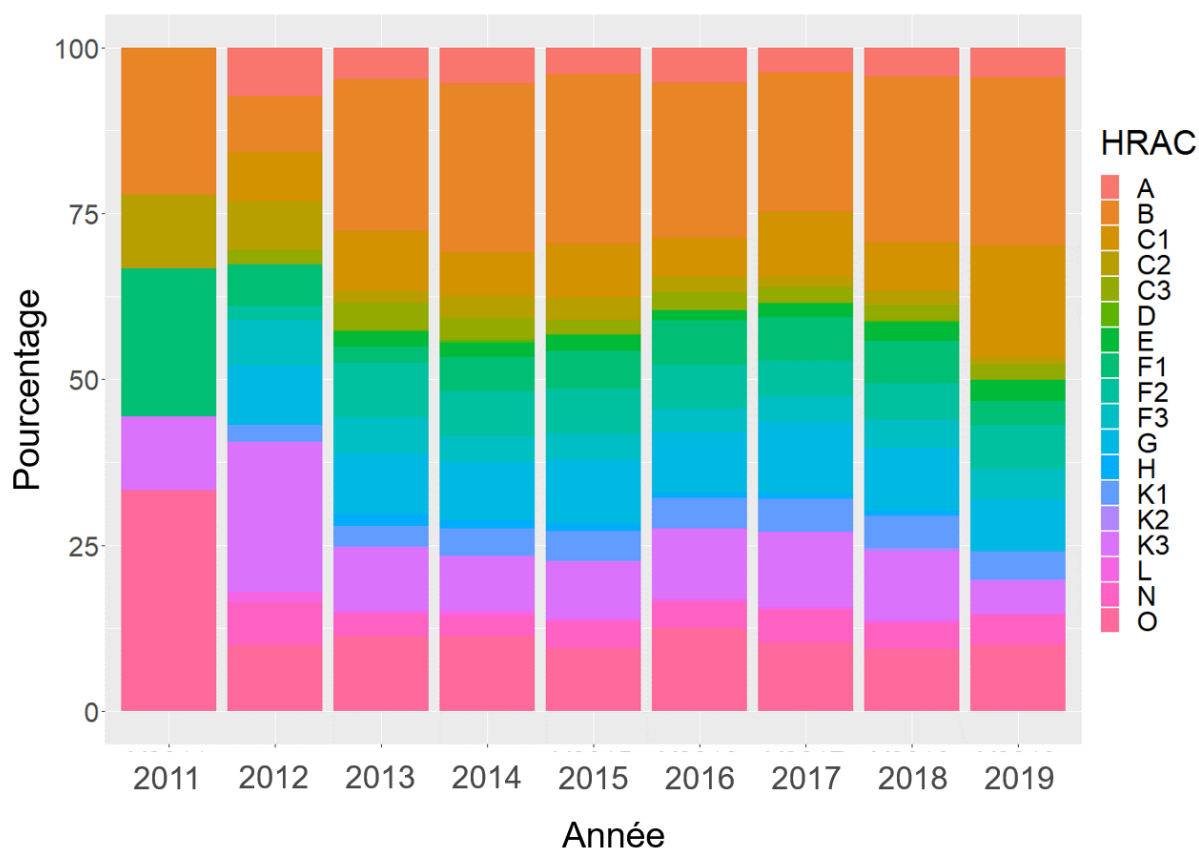


Fig. 23. Evolution de la proportion des codes HRAC des herbicides de 2011 à 2019 dans le réseau 500-ENI. Figure créée par Laura Henckel.

Une autre voie d'amélioration possible serait de caractériser les covariations entre pratiques agricoles à différentes échelles. Comme mentionné dans le chapitre 1, un système de culture se définit par l'itinéraire technique (l'ensemble des pratiques associées à chaque culture) et la succession culturale, et ces systèmes de culture se regroupent au sein d'unités homogènes appelées « régions agricoles ». Ces régions, au nombre de 432 en France, ont été définies dans les années 50 pour permettre un suivi annuel des pratiques agricoles par le biais de sondages (Agreste, 2017). Cependant, leur délimitation est mal caractérisée et n'a que peu évolué

depuis leur création. Il est pourtant fondamental de mieux comprendre les contraintes environnementales et socio-économiques qui structurent les pratiques agricoles à l'échelle régionale, à la fois dans un intérêt de recherche scientifique mais aussi de gestion agricole. Ces covariations entre pratiques agricoles revêtent une importance capitale pour les politiques de conservation. Par exemple, Ostandie et al. (2021) ont montré que l'agriculture biologique est associée à davantage de travail du sol, ce qui peut avoir un impact contrasté sur la biodiversité dans son ensemble. Les araignées étaient ainsi favorisées par le mode de production biologique, mais les carabiques étaient négativement impactés par le labour. Adopter des directives de réduction d'herbicides pourrait donc être globalement bénéfique pour la diversité floristique et faunistique locale, mais aussi avoir des effets collatéraux sur d'autres organismes. Un autre exemple concerne les viticulteurs qui sont actuellement confrontés à l'interdiction d'un grand nombre de molécules herbicides, les contraignant à se tourner vers d'autres moyens de désherbage (Mahé et al., 2020). Nous avons montré que l'enherbement permanent avec une gestion par tonte ou pâturage pourrait constituer une alternative vertueuse pour la biodiversité des plantes et des coléoptères. Cependant, les viticulteurs ne sont pas toujours favorables à cette pratique en raison de la compétition hydrique avec la vigne exercée par les adventices en période de sécheresse. Il est donc probable que leur choix se porte plutôt sur le travail du sol (Mahé et al., 2020), ce qui pourrait être particulièrement à risque dans un contexte de perte d'activité biologique et d'érosion des sols en viticulture, notamment en région Méditerranéenne (Fernández-Mena et al., 2021).

5.2. *Des traits fonctionnels aux services écosystémiques*

Au cours du chapitre 2, nous avons mis en évidence un changement de la composition fonctionnelle des communautés végétales en réponse au changement climatique, caractérisé notamment par une augmentation de la proportion d'espèces stress-tolérantes et une diminution de la proportion de rudérales. Il serait intéressant de quantifier ces changements en terme de services écosystémiques. Bopp (2019) a également montré que la proportion d'espèces stress-tolérantes a augmenté en réponse au changement climatique. Elle suggère que les espèces stress-tolérantes pourraient être intéressantes pour les couverts végétaux en

viticulture, car elles présentent des besoins hydriques moins importants et seraient donc moins en compétition avec la vigne. De par leur masse sèche élevée, elles pourraient aussi assurer davantage de services de régulation, tels que le stockage du carbone (Cerabolini & Pierce, 2015). Les espèces rudérales peuvent également fournir divers services écosystémiques, en particulier des services de soutien aux réseaux trophiques. En effet, ces espèces ont tendance à être plus riches en nutriments et donc plus nutritives pour les insectes et autres animaux qui les consomment (Fraser & Grime, 1999). Elles produisent également une plus grande quantité de graines de petite taille, qui peuvent être consommées par une plus large gamme d'espèces de coléoptères granivores (Trichard et al., 2013). Leur floraison précoce et prolongée soutient une production de pollen et de nectar en décalage par rapport à la période de floraison des cultures, assurant ainsi la continuité temporelle du service de pollinisation. Il est important de noter que la fourniture de services écosystémiques n'est donc pas incompatible avec l'adaptation des espèces à l'intensification agricole. Par exemple, *Capsella bursa-pastoris* est une espèce compétitive-rudérale (Pierce et al., 2017) qui peut germer plusieurs fois dans l'année (Popay & Roberts, 1970), ce qui permet un apport de biomasse végétale, de fleurs et de graines sur une longue période. Cependant, les espèces rudérales sont également associées à de nombreux disservices, tels que la compétition avec les cultures. Heureusement, certaines stratégies de gestion peuvent permettre d'étendre la période de floraison disponible pour les pollinisateurs, sans avoir à favoriser les espèces rudérales. Par exemple, favoriser la diversité des cultures peut avoir un effet bénéfique sur la diversité des plantes (chapitre 1), mais aussi étendre la période de floraison à l'échelle du paysage, car les cultures d'hiver et d'été fleurissent à des périodes de l'année distinctes. Enfin, les espèces compétitives produisent une plus grande quantité de biomasse, favorisant ainsi des communautés végétales plus denses et structurées qui se traduisent par un service d'habitat et de ressources pour les insectes, comme cela a été montré dans le chapitre 3. Nous pouvons donc conclure qu'il ne suffit pas de choisir une stratégie spécifique pour optimiser la fourniture de services écosystémiques, mais qu'il faut plutôt maximiser la diversité fonctionnelle des communautés végétales dans leur ensemble (Cadotte et al., 2011; Díaz et al., 2007). Dans le chapitre 2, nous avons pu voir que le scénario futur le plus probable pour la trajectoire des communautés est la diminution des espèces rudérales et l'augmentation des espèces tolérantes au stress. Ainsi, il est crucial d'adapter les stratégies de gestion de la

biodiversité en conséquence, avec pour objectif premier de pallier la perte des services écosystémiques fournis par les espèces en déclin.

Bien que Cerabolini & Pierce (2015) aient établi une corrélation entre les stratégies CSR et certains services écosystémiques, aucune stratégie en particulier n'a été associée aux services culturels. Cependant, la biodiversité ne se limite pas à des considérations agronomiques ou écologiques, mais a également une dimension patrimoniale. Bien qu'une espèce rare ne soit pas en soi source de services écosystémiques, elle possède une valeur de conservation intrinsèque. Par conséquent, le remplacement des espèces rudérales agrotolérantes par des espèces stress-tolérantes est moins préoccupant du point de vue de la conservation. En effet, la plupart des espèces rudérales sont fréquentes et abondantes dans les agroécosystèmes (Fried et al., 2021), et leur diminution ne représente donc pas un risque immédiat d'extinction. A l'inverse, les espèces xérothermophiles qui bénéficient du changement climatique, comprennent une proportion plus importante d'espèces rares, en particulier des espèces méditerranéennes.

Comme nous l'avons mentionné, les pratiques agricoles sont susceptibles d'affecter les services écosystémiques fournis par les insectes. Par exemple, nous avons constaté que la gestion de la couverture végétale par les brebis dans les vignobles attire les bousiers, qui contribuent à la décomposition de la matière organique, à la fertilisation, à l'aération du sol et à la dispersion des graines (Milotić et al., 2019). Il serait donc intéressant d'approfondir la compréhension de ces relations d'un point de vue fonctionnel. Quelles pratiques agricoles permettent de favoriser des traits de plantes qui, à leur tour, favorisent des traits d'insectes associés aux services écosystémiques ? En effet, il a été montré que les traits fonctionnels des plantes sont le premier facteur explicatif des traits fonctionnels des coléoptères (Pakeman & Stockan, 2014). Par exemple, la période d'émergence des carabiques répond à la période de germination des plantes, et la taille du corps des espèces granivores à la taille des graines consommées (Brooks et al., 2012; Trichard et al., 2013). Toutefois, les liens entre les traits des coléoptères et les services écosystémiques sont encore peu documentés dans la littérature scientifique.

5.3. *Vers une approche intégrée de la biodiversité : considérer l'ensemble des relations écologiques*

Dans le chapitre 3, nous avons exploré les impacts agricoles sur les communautés de plantes et de coléoptères et il serait intéressant de caractériser plus finement les relations écologiques liant ces deux groupes, afin de comprendre si l'effet indirect des pratiques agricoles est médié par la ressource trophique ou l'habitat. En effet, notre échantillonnage n'incluait pas l'ensemble des invertébrés, et il est donc possible que les effets agricoles directs soient en réalité des effets indirects, médiés par la quantité ou la diversité des proies (**Fig. 24**).

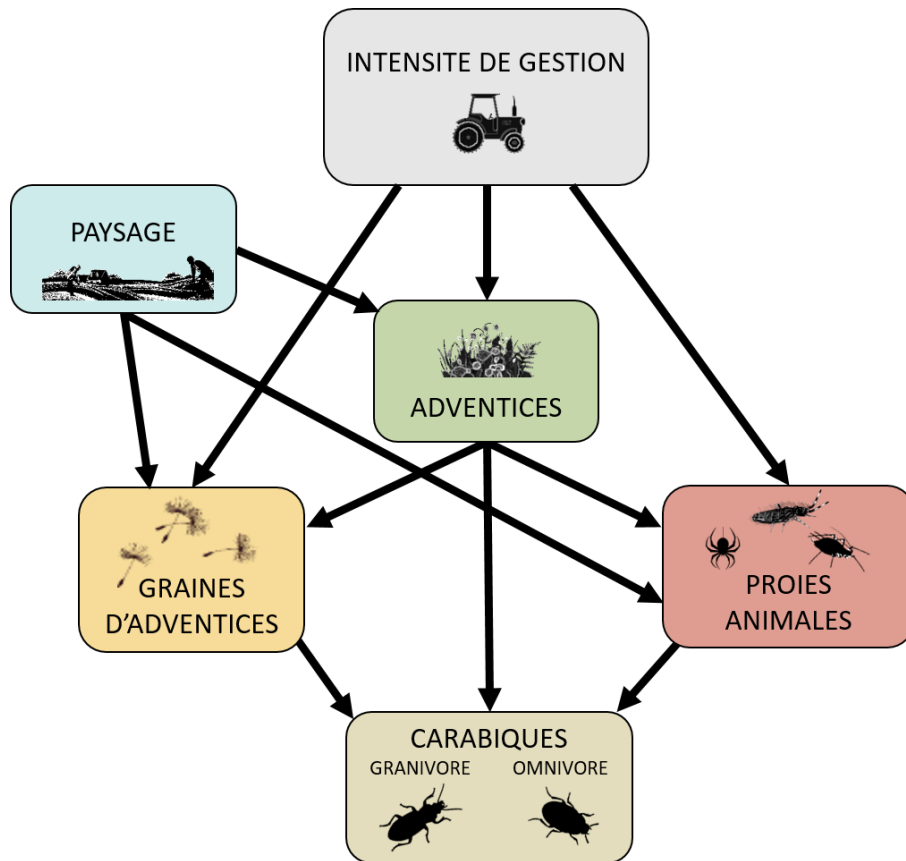


Fig. 24. Représentation schématique d'une vision plus globale des effets directs et indirects des pratiques de gestion sur les carabiques, reconstituée à l'identique à partir de Carbone et al. (2022). Ce cadre conceptuel permet une distinction plus précise entre les effets trophiques (proies, graines d'adventices) et les effets structurels de la végétation, en lien avec l'habitat.

Par ailleurs, notre étude s'est concentrée sur les coléoptères pour explorer les relations plantes-insectes, mais il serait judicieux d'utiliser des indicateurs intégrant l'ensemble de la biodiversité. En effet, comme nous l'avons constaté, chaque groupe d'espèces répond de manière spécifique aux pratiques agricoles (Rey et al., 2019). Dans une perspective de conservation, il peut donc être difficile de déterminer quelles pratiques cibler en priorité, car un groupe peut répondre positivement sans que ce ne soit le cas pour les autres. Des indices synthétiques de diversité multi-trophique pourraient permettre de généraliser les résultats que nous avons mis en évidence dans cette thèse. Par exemple, Sirami et al. (2019) ont démontré que la diversité culturelle dans le paysage avait un impact positif sur un indice de diversité multi-trophique évaluant la réponse de sept groupes avec des fonctions écologiques distinctes (plantes, abeilles, papillons, syrphes, carabiques, araignées et oiseaux).

L'étude des réseaux d'interaction entre espèces pourrait être une approche plus intégrative d'un grand nombre de groupes taxonomiques. Par exemple, les oiseaux eurasiens sont dépendants des coléoptères comme source de nourriture, bien que cela ne constitue qu'une faible part de leur régime alimentaire, comme l'a montré Laroche (1980) avec l'observation de 203 espèces d'oiseaux consommant 183 espèces de coléoptères. Certains oiseaux dépendraient aussi directement des adventices pour leur survie (Marshall et al., 2003). Cela souligne l'importance de l'étude des réseaux trophiques à plusieurs niveaux et à grande échelle pour mieux comprendre les pratiques à l'origine du déclin indirect des oiseaux et plus largement de la biodiversité dans son ensemble. Les changements phénologiques à l'échelle des communautés de plantes identifiés dans le chapitre 2 pourraient conduire à un effondrement des réseaux plantes-pollinisateurs, comme cela a été démontré sur une période de 120 ans aux États-Unis (Burkle et al., 2013). L'étude des réseaux d'interaction permet d'aller au-delà des critères de conservation classiques, tels que la richesse spécifique ou la rareté des espèces (Martínez-Núñez et al., 2019), car un réseau avec de nombreuses espèces spécialistes n'est pas nécessairement plus robuste. Par exemple, Redhead et al. (2018) ont montré que les traits permettant la persistance des pollinisateurs dans les paysages avec une forte couverture agricole confèrent également de la robustesse aux réseaux, grâce à une plus grande généralité des espèces pollinisatrices. Les réseaux pourraient être étudiés à différentes échelles spatiales et temporelles pour mieux caractériser les tendances à long terme ainsi que les changements saisonniers. Par exemple, certains carabiques peuvent être omnivores en début de saison,

puis carnivores une fois que les proies ont augmenté, ce qui suggère que les réseaux d'interaction peuvent varier au cours de la saison. Les outils moléculaires pourraient être d'une grande aide pour élucider ces variations en lien avec la ressource trophique (Evans & Kitson, 2020; Thomsen & Sigsgaard, 2019).

CONCLUSION DE LA THÈSE

Cette thèse a permis de mieux comprendre la réponse des communautés végétales de bords de champs au climat, au sol, au paysage et aux pratiques agricoles à différentes échelles spatiales (résolution et étendue) et dans le temps. Nous avons pu mettre en évidence que les effets agricoles sont spécifiques à chaque région et que certains, comme la fertilisation azotée, impactent les communautés de plantes à large échelle. Nous avons également montré que le changement climatique est à l'origine de la plupart des changements de composition fonctionnelle des plantes en France entre 2013 et 2021. Les espèces sélectionnées par le changement climatique sont plus vulnérables aux pratiques agricoles, telles que la gestion de la bordure et la fertilisation. Enfin, nous avons mis en évidence que les pratiques agricoles impactent les communautés de coléoptères de manière indirecte, par leur effet sur la flore. L'enherbement des parcelles de vigne géré par pâturage était la pratique la plus bénéfique à l'ensemble de la biodiversité (plantes et coléoptères). Cette thèse démontre l'importance des impacts agricoles sur la biodiversité des milieux semi-naturels, soulignant également la nécessité d'adapter la gestion des terres agricoles aux défis du changement climatique.

RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION ET DE LA DISCUSSION GÉNÉRALE

- 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? *Applied Vegetation Science*, 11(3), 375–386. <https://doi.org/10.3170/2008-7-18486>
- Aavik, T., & Liira, J. (2009). Agrotolerant and high nature-value species—Plant biodiversity indicator groups in agroecosystems. *Ecological Indicators*, 9(5), 892–901. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.10.006>
- Ackerly, D. D., & Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10(2), 135–145. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.01006.x>
- Agreste. (2017). *Les régions agricoles (RA), petites régions agricoles (PRA)*. <https://agreste.agriculture.gouv.fr/agreste-web/methodon/Z.1/!searchurl/listeTypeMethodon/>
- Alignier, A., & Baudry, J. (2015). Changes in management practices over time explain most variation in vegetation of field margins in Brittany, France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 211, 164–172. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.008>
- Altieri, M. A. (1999). *The ecological role of biodiversity in agroecosystems*. 13.
- Amarasekare, P. (2003). Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. *Ecology Letters*, 6(12), 1109–1122. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00530.x>
- Ambiaud, E., & Grosman, J. (2016). Pratiques culturales en viticulture 2013—La météo favorise un recours accru aux herbicides dans les vignes. *Agreste Primeur*, 336.
- Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Bar-Hen, A., Chadoeuf, J., Cyllly, D., Cluzeau, D., Fried, G., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J., & Monestiez, P. (2021). A real-world implementation of a nationwide, long-term monitoring program to assess the impact of agrochemicals and agricultural practices on biodiversity. *Ecology and Evolution*, 11(9), 3771–3793. <https://doi.org/10.1002/ece3.6459>

- Angert, A. L., Huxman, T. E., Chesson, P., & Venable, D. L. (2009). Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(28), 11641–11645. <https://doi.org/10.1073/pnas.0904512106>
- Archaux, F., Henry, P.-Y., & Gimenez, O. (2012). When can we ignore the problem of imperfect detection in comparative studies? *Methods in Ecology and Evolution*, *3*(1), 188–194. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00142.x>
- Atika, Kamis, A., Syamwil, R., Widowati, Fadia, I. S., & Milannis, A. S. (2022). Weeds as an environmentally friendly alternative dyes. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, *969*(1), 012037. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/969/1/012037>
- Avgin, S. S., & Luff, M. L. (2010). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators of human impact. *Munis Entomology & Zoology*, *5*(1), 209–215.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., & Schmid, B. (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, *9*(10), 1146–1156. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00963.x>
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *141*(3–4), 455–460. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.04.012>
- Benton, T. G., Vickery, J. A., & Wilson, J. D. (2003). Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, *18*(4), 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., & Kunin, W. E. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, *313*(5785), 351–354. <https://doi.org/10.1126/science.1127863>
- Blaix, C., Moonen, A. C., Dostatny, D. F., Izquierdo, J., Le Corff, J., Morrison, J., Von Redwitz, C., Schumacher, M., & Westerman, P. R. (2018). Quantification of regulating ecosystem services provided by weeds in annual cropping systems using a systematic map approach. *Weed Research*, *58*(3), 151–164. <https://doi.org/10.1111/wre.12303>

- BNVD. (2021). *Achats de pesticides par code postal*. Système d'Information sur l'Eau. <https://geo.data.gouv.fr/fr/datasets/bdc2c6f21f70accf73445f68a5f0d6ee5b7c1>
- Bommarco, R., Lundin, O., Smith, H. G., & Rundlöf, M. (2012). Drastic historic shifts in bumblebee community composition in Sweden. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1727), 309–315. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0647>
- Bopp, M. (2023). *Dynamique spatio-temporelle des communautés d'espèces adventices en réponse aux pratiques de gestion des sols dans les vignobles: Une approche fonctionnelle* [Doctoral thesis, Montpellier, SupAgro]. <https://www.theses.fr/s225831>
- Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., & Fried, G. (2022). Relative importance of region, seasonality and weed management practice effects on the functional structure of weed communities in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 330, 107892. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107892>
- Borgy, B. (2011). *Dynamique et assemblage des communautés adventices: Approche par modélisation statistique* [Doctoral thesis, Université de Bourgogne]. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1738.1601>
- Bourgeois, B., Gaba, S., Plumejeaud, C., & Bretagnolle, V. (2020). Weed diversity is driven by complex interplay between multi-scale dispersal and local filtering. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1930), 20201118. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1118>
- Breitbach, N., Laube, I., Steffan-Dewenter, I., & Böhning-Gaese, K. (2010). Bird diversity and seed dispersal along a human land-use gradient: High seed removal in structurally simple farmland. *Oecologia*, 162(4), 965–976. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1547-y>
- Bretagnolle, V., Berthet, E., Gross, N., Gauffre, B., Plumejeaud, C., Houte, S., Badenhauer, I., Monceau, K., Allier, F., Monestiez, P., & Gaba, S. (2018). Towards sustainable and multifunctional agriculture in farmland landscapes: Lessons from the integrative approach of a French LTSER platform. *Science of The Total Environment*, 627, 822–834. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.01.142>
- Bretagnolle, V., & Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3), 891–909. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0302-5>
- Brooks, D. R., Storkey, J., Clark, S. J., Firbank, L. G., Petit, S., & Woiwod, I. P. (2012). Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national

- scale. *Journal of Animal Ecology*, 81(1), 4–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01897.x>
- Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science*, 339(6127), 1611–1615. <https://doi.org/10.1126/science.1232728>
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 48(5), 1079–1087. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02048.x>
- Cambecèdes, J., Largier, G., & Lombard, A. (2012). *Plan national d'actions en faveur des plantes messicoles* (p. 242). 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.
- Carbonne, B., Bohan, D. A., Foffová, H., Daouti, E., Frei, B., Neidel, V., Saska, P., Skuhrovec, J., & Petit, S. (2022). Direct and indirect effects of landscape and field management intensity on carabids through trophic resources and weeds. *Journal of Applied Ecology*, 59(1), 176–187. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14043>
- Cerabolini, E. L. B., & Pierce, S. (2015). *Plant strategies as biological indicators of ecosystem services*. Presented at the conference European Ecological Federation / Italian Society of Ecology at the Interface held in Rome, Italy in 2015.
- Chase, J. M. (2014). Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 319–322. <https://doi.org/10.1111/jvs.12159>
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., & Pietro, F. D. (2016). Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 19(4), 644–654. <https://doi.org/10.1111/avsc.12244>
- Chauvel, B., Guillemin, J.-P., Gasquez, J., & Gauvrit, C. (2012). History of chemical weeding from 1944 to 2011 in France: Changes and evolution of herbicide molecules. *Crop Protection*, 42, 320–326. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.07.011>
- Chauvelier, C., & Manil, L. (2014). *Inventaire de l'entomofaune en bordure de champs et mise au point d'une méthode d'inventaire simplifiée des insectes bio-indicateurs en milieu agricole: Lépidoptères et Coléoptères des plantes basses* [Unpublished expert report].
- Collingham, Y. C., Wadsworth, R. A., Huntley, B., & Hulme, P. E. (2000). Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: Issues of spatial scale and extent.

- Journal of Applied Ecology*, 37, 13–27. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00556.x>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Corcós, D., Lami, F., Nardi, D., Boscutti, F., Sigura, M., Giannone, F., Pantini, P., Tagliapietra, A., Busato, F., Sibella, R., & Marini, L. (2021). Cross-taxon congruence between predatory arthropods and plants across Mediterranean agricultural landscapes. *Ecological Indicators*, 123, 107366. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107366>
- Coupin, H. (1894). *L'amateur de coléoptères: Guide pour la chasse, la préparation et la conservation*. J.B. Baillière et fils.
- Currie, C. R., Spence, J. R., & Niemelä, J. (1996). Competition, Cannibalism and Intraguild Predation among Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae): A Laboratory Study. *The Coleopterists Bulletin*, 50(2), 135–148.
- da Silva, P. M., Oliveira, J., Ferreira, A., Fonseca, F., Pereira, J. A., Aguiar, C. A. S., Serrano, A. R. M., Sousa, J. P., & Santos, S. A. P. (2017). Habitat structure and neighbor linear features influence more carabid functional diversity in olive groves than the farming system. *Ecological Indicators*, 79, 128–138. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.022>
- Damgaard, C. (2019). A Critique of the Space-for-Time Substitution Practice in Community Ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(5), 416–421. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.013>
- Damgaard, C., Strandberg, B., Ehlers, B., Hansen, R. R., & Strandberg, M. T. (2022). Effect of nitrogen and glyphosate on the plant community composition in a simulated field margin ecosystem: Model-based ordination of pin-point cover data. *Environmental Pollution*, 315, 120377. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.120377>
- De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I., & Milbau, A. (2006). Effect of margin strips on soil mineral nitrogen and plant biodiversity. *Agronomy for Sustainable Development*, 26(2), 117–126. <https://doi.org/10.1051/agro:2006004>
- de Jong, F. M. W., de Snoo, G. R., & van de Zande, J. C. (2008). Estimated nationwide effects of pesticide spray drift on terrestrial habitats in the Netherlands. *Journal of Environmental Management*, 86(4), 721–730. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2006.12.031>

- de la Riva, E. G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I. M., Navarro-Fernández, C. M., Olmo, M., Anten, N. P. R., Marañón, T., & Villar, R. (2016). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27(1), 187–199. <https://doi.org/10.1111/jvs.12341>
- Denhartigh, C. (2014). *Adaptation de l'agriculture aux changements climatiques—Recueil d'expériences territoriales*. Réseau Action Climat France.
- Díaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9(1), 113–122. <https://doi.org/10.2307/3237229>
- Díaz, S., Fargione, J., Iii, F. S. C., & Tilman, D. (2006). Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being. *PLoS Biology*, 4(8), e277. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040277>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., ... Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 161-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., & Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(52), 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>
- Dirzo, R., Young, H. S., Galetti, M., Ceballos, G., Isaac, N. J. B., & Collen, B. (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345(6195), 401–406. <https://doi.org/10.1126/science.1251817>
- Djouidi, E. A., Plantegenest, M., Aviron, S., & Petillon, J. (2019). Local vs. Landscape characteristics differentially shape emerging and circulating assemblages of carabid beetles in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 270, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.022>
- Donald, P. F., Evans, A. D., Muirhead, L. B., Buckingham, D. L., Kirby, W. B., & Schmitt, S. I. A. (2002). Survival rates, causes of failure and productivity of Skylark *Alauda arvensis* nests on lowland farmland. *Ibis*, 144(4), 652–664. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2002.00101.x>

- Dupont, Y. L., Strandberg, B., & Damgaard, C. (2018). Effects of herbicide and nitrogen fertilizer on non-target plant reproduction and indirect effects on pollination in *Tanacetum vulgare* (Asteraceae). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 262, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.04.014>
- Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tscharntke, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J. (2016). How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 55, pp. 43–97). Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250416300204>
- Evans, D. M., & Kitson, J. J. (2020). Molecular ecology as a tool for understanding pollination and other plant–insect interactions. *Current Opinion in Insect Science*, 38, 26–33. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2020.01.005>
- Eyre, M. D., Luff, M. L., & Leifert, C. (2013). Crop, field boundary, productivity and disturbance influences on ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in the agroecosystem. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 165, 60–67. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.12.009>
- 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: Heterogeneity and biodiversity. *Ecology Letters*, 14(2), 101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Rantier, Y., Nabucet, J., & Burel, F. (2014). Connectivity and propagule sources composition drive ditch plant metacommunity structure. *Acta Oecologica*, 61, 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.10.006>
- Fernández-Mena, H., Frey, H., Celette, F., Garcia, L., Barkaoui, K., Hossard, L., Naulleau, A., Métral, R., Gary, C., & Metay, A. (2021). Spatial and temporal diversity of service plant management strategies across vineyards in the south of France. Analysis through the Coverage Index. *European Journal of Agronomy*, 123, 126191. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126191>
- Fletcher Jr., R. J., Betts, M. G., Damschen, E. I., Hefley, T. J., Hightower, J., Smith, T. A. H., Fortin, M.-J., & Haddad, N. M. (2023). Addressing the problem of scale that emerges with habitat fragmentation. *Global Ecology and Biogeography*, 32(6), 828–841. <https://doi.org/10.1111/geb.13658>

- Forsythe, T. G. (1983). Locomotion in ground beetles (Coleoptera carabidae): An interpretation of leg structure in functional terms. *Journal of Zoology*, 200(4), 493–507. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1983.tb02811.x>
- Fountain-Jones, N. M., Baker, S. C., & Jordan, G. J. (2015). Moving beyond the guild concept: Developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. *Ecological Entomology*, 40(1), 1–13. <https://doi.org/10.1111/een.12158>
- Fraser, L. H., & Grime, J. P. (1999). Interacting effects of herbivory and fertility on a synthesized plant community. *Journal of Ecology*, 87(3), 514–525. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.1999.00373.x>
- Fried, G. (2019). *Apports des approches fonctionnelles pour l'évaluation des risques associés aux changements de végétation induits par les activités humaines* [Mémoire pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches]. Université de Montpellier.
- Fried, G., Armengot, L., Storkey, J., Bourgeois, B., Gaba, S., Violle, C., & Munoz, F. (2021). Do ecological specialization and functional traits explain the abundance–frequency relationship? Arable weeds as a case study. *Journal of Biogeography*, 48(1), 37–50. <https://doi.org/10.1111/jbi.13980>
- Fried, G., Blanchet, C., Cazenave, L., Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., Christen, M., Alard, D., & Cordeau, S. (2022). Consistent response of weeds according to Grime's CSR strategies along disturbance and resource gradients in Bordeaux vineyards. *Weed Research*, 62(5), 347–359. <https://doi.org/10.1111/wre.12549>
- Fried, G., Kazakou, E., & Gaba, S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 158, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238–243.
- Fried, G., Petit, S., & Reboud, X. (2010). A specialist-generalist classification of the arable flora and its response to changes in agricultural practices. *BMC Ecology*, 10(1), 20. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-10-20>
- Fried, G., Plantureux, C., Caillol, P., Hénin, S., Leroy, C., & André, N. (2022). La flore des bords de champs en région méditerranéenne: Diversité floristique et réponse aux pratiques

- agricoles. *Carnets botaniques (Société botanique d'Occitanie)*.
<https://doi.org/10.34971/G64W-YD25>
- Fried, G., & Reboud, X. (2007). Évolution de la composition des communautés adventices des cultures de colza sous l'influence des systèmes de culture. *Oléagineux, Corps gras, Lipides*, 14(2), 130-138. <https://doi.org/10.1051/ocl.2007.0098>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021>
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., & Navas, M.-L. (2014). Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(1), 103–119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemain, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., & Reboud, X. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: A review of current knowledge. *Weed Research*, 57(3), 123–147. <https://doi.org/10.1111/wre.12245>
- Gao, X., Hu, F., Zhang, S., Luo, J., Zhu, X., Wang, L., Zhang, K., Li, D., Ji, J., Niu, L., Wu, C., & Cui, J. (2021). Glyphosate exposure disturbs the bacterial endosymbiont community and reduces body weight of the predatory ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Science of The Total Environment*, 790, 147847. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147847>
- Garcia, L., Celette, F., Gary, C., Ripoche, A., Valdés-Gómez, H., & Metay, A. (2018). Management of service crops for the provision of ecosystem services in vineyards: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 251, 158–170. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.030>
- Garnier, E., & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Ghannem, S., Touaylia, S., & Boumaiza, M. (2018). Beetles (Insecta: Coleoptera) as bioindicators of the assessment of environmental pollution. *Human and Ecological Risk*

- Assessment: An International Journal*, 24(2), 456–464.
<https://doi.org/10.1080/10807039.2017.1385387>
- Gorné, L. D., Díaz, S., Minden, V., Onoda, Y., Kramer, K., Muir, C., Michaletz, S. T., Lavorel, S., Sharpe, J., Jansen, S., Slot, M., Chacon, E., & Boenisch, G. (2022). The acquisitive–conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Annals of Botany*, 129(6), 709–722. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaa198>
- Gouveia, C., Fonseca, A., Câmara, A., & Ferreira, F. (2004). Promoting the use of environmental data collected by concerned citizens through information and communication technologies. *Journal of Environmental Management*, 71(2), 135–154. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2004.01.009>
- Grace, J. B. (1991). A Clarification of the Debate Between Grime and Tilman. *Functional Ecology*, 5(5), 583–587. <https://doi.org/10.2307/2389475>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194.
- Grime, J. P. (1979). *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons.
- Grime, J. P. (1988). The C-S-R model of primary plant strategies—Origins, implications and tests. In L. D. Gottlieb & S. K. Jain (Eds.), *Plant Evolutionary Biology* (pp. 371–393). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1207-6_14
- Guedes, R. N. C., Smagghe, G., Stark, J. D., & Desneux, N. (2016). Pesticide-Induced Stress in Arthropod Pests for Optimized Integrated Pest Management Programs. *Annual Review of Entomology*, 61(1), 43–62. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010715-023646>
- Gunton, R. M., Petit, S., & Gaba, S. (2011). Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science*, 22(3), 541–550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01273.x>
- Hackett, M., & Lawrence, A. (2016). *Multifunctional role of field margins in arable farming* [Poster]. https://issuu.com/cropprotection/docs/multifunctional_field_margins_in_ar
- Hammerton, J. L. (1967). Environmental Factors and Susceptibility to Herbicides. *Weeds*, 15(4), 330–336. <https://doi.org/10.2307/4041001>

- Hanson, H. I., Palmu, E., Birkhofer, K., Smith, H. G., & Hedlund, K. (2016). Agricultural Land Use Determines the Trait Composition of Ground Beetle Communities. *PLoS One*, *11*(1), e0146329. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146329>
- Harchaoui, S., & Chatzimpiros, P. (2019). Energy, Nitrogen, and Farm Surplus Transitions in Agriculture from Historical Data Modeling. France, 1882–2013. *Journal of Industrial Ecology*, *23*(2), 412–425. <https://doi.org/10.1111/jiec.12760>
- Hassaan, M. A., & El Nemr, A. (2020). Pesticides pollution: Classifications, human health impact, extraction and treatment techniques. *The Egyptian Journal of Aquatic Research*, *46*(3), 207–220. <https://doi.org/10.1016/j.ejar.2020.08.007>
- Hévin, N., Hansen, S., Addison, P., Benoit, L., Kergoat, G., & Haran, J. (2022). Late Cenozoic environmental changes drove the diversification of a weevil genus endemic to the Cape Floristic Region. *Zoologica Scripta*, *51*, 724–740. <https://doi.org/10.1111/zsc.12563>
- Holland, J. M. (2002). Carabid beetles: Their ecology, survival and use in agroecosystems. In *The agroecology of carabid beetles* (Vol. 62, pp. 1–40). Intercept Limited.
- Holyoak, M., Leibold, M. A., & Holt, R. D. (2005). *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press.
- Hubbell, S. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press.
- Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O. St., Wild, R., Hammond, P. M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L., & Vogler, A. P. (2007). A Comprehensive Phylogeny of Beetles Reveals the Evolutionary Origins of a Superradiation. *Science*, *318*(5858), 1913–1916. <https://doi.org/10.1126/science.1146954>
- Huston, M. (1979). A General Hypothesis of Species Diversity. *The American Naturalist*, *113*(1), 81–101. <https://doi.org/10.1086/283366>
- Huston, M. A. (1994). *Biological Diversity: The Coexistence of Species*. Cambridge University Press.
- Huston, M. A. (1999). Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos*, *86*(3), 393. <https://doi.org/10.2307/3546645>

- Jeannel, R. (1941). *Coléoptères Carabiques. Première partie* (Faune de France, Vol. 39). Librairie de la Faculté des sciences.
- Jeannel, R. (1942). *Coléoptères Carabiques. Deuxième partie* (Faune de France, Vol. 40). Librairie de la Faculté des sciences.
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., & Metay, A. (2016). A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Botany Letters*, 163(4), 373–388. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1232205>
- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kleijn, D., & Verbeek, M. (2000). Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 37(2), 256–266. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00486.x>
- Klein, A.-M., Brittain, C., Hendrix, S. D., Thorp, R., Williams, N., & Kremen, C. (2013). Wild pollination services to California almond rely on semi-natural habitat. *Journal of Applied Ecology*, 723–732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02144.x>
- Kraft, N. J. B., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5), 592–599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- Kromp, B. (1999). Carabid beetles in sustainable agriculture: A review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1), 187–228. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00037-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00037-7)
- Kuiper, M. W. (2015). *The value of field margins for farmland birds* [Doctoral thesis]. Wageningen University.
- Kulkarni, S. S., Dossall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, 63(2), 355–376. <https://doi.org/10.1614/WS-D-14-00067.1>
- Kunkel, B. A., Held, D. W., & Potter, D. A. (2001). Lethal and Sublethal Effects of Bendiocarb, Halofenozide, and Imidacloprid on *Harpalus pennsylvanicus* (Coleoptera: Carabidae) Following Different Modes of Exposure in Turfgrass. *Journal of Economic Entomology*, 94(1), 60–67. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-94.1.60>

- Labruyere, S. (2016). *Déterminants multi-échelles de la dynamique spatio-temporelle des coléoptères carabiques prédateurs de graines d'adventices* [Doctoral thesis, Université de Bourgogne]. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01424305>
- Larochelle, A. (1980). A list of birds of Europe and Asia as predators of carabid beetles including Cicindelini (Coleoptera:Carabidae). *Cordulia*, 6, 1–19.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Functional Ecology*, 22(1), 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Lazcano, C., Gonzalez-Maldonado, N., Yao, E. H., Wong, C. T. F., Merrilees, J. J., Falcone, M., Peterson, J. D., Casassa, L. F., & Decock, C. (2022). Sheep grazing as a strategy to manage cover crops in Mediterranean vineyards: Short-term effects on soil C, N and greenhouse gas (N₂O, CH₄, CO₂) emissions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 327, 107825. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107825>
- Le Roux, X., Barbault, R., Baudry, J., Burel, F., Doussan, I., Garnier, E., Herzog, F., Lavorel, S., Lifran, R., & Roger-Estrade, J. (2008). *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies* [Synthèse d'une expertise scientifique collective]. INRA.
- Lefevre, M. (2021). *Biodiversité des coléoptères en bordures de champs agricoles en France: Liens entre diversité et pratiques agricoles* [Mémoire de stage de Master 2]. Université de Montpellier.
- Leibold, M. A., & Chase, J. M. (2017). *Metacommunity Ecology, Volume 59*. Princeton University Press.
- Liira, J., Schmidt, T., Aavik, T., Arens, P., Augenstein, I., Bailey, D., Billeter, R., Bukáček, R., Burel, F., Blust, G., Cock, R., Dirksen, J., Edwards, P. J., Hamerský, R., Herzog, F., Klotz, S., Kühn, I., Le Coeur, D., Miklová, P., ... Zobel, M. (2008). Plant functional group composition and large-scale species richness in European agricultural landscapes. *Journal of Vegetation Science*, 19(1), 3–14. <https://doi.org/10.3170/2007-8-18308>
- Longley, M., Čilgi, T., Jepson, P. C., & Sotherton, N. W. (1997). Measurements of pesticide spray drift deposition into field boundaries and hedgerows: 1. Summer applications. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16(2), 165–172. <https://doi.org/10.1002/etc.5620160210>

- MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101(921), 377–385. <https://doi.org/10.1086/282505>
- Macfadyen, S., Craze, P. G., Polaszek, A., van Achterberg, K., & Memmott, J. (2011). Parasitoid diversity reduces the variability in pest control services across time on farms. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1723), 3387–3394. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2673>
- MacLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., & Dehnen-Schmutz, K. (2020). An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 40(4), 24. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00631-6>
- Mahaut, L. (2018). *Dynamiques temporelles de l'assemblage des communautés de plantes adventices: Interactions entre pratiques agricoles et processus écologiques au cours des séquences culturales* [Doctoral thesis, Université Bourgogne Franche-Comté]. <https://theses.hal.science/tel-02305979>
- Mahaut, L., Fried, G., & Gaba, S. (2018). Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches. *Oikos*, 127(1), 147–159. <https://doi.org/10.1111/oik.04415>
- Mahaut, L., Gaba, S., & Fried, G. (2019). A functional diversity approach of crop sequences reveals that weed diversity and abundance show different responses to environmental variability. *Journal of Applied Ecology*, 56(6), 1400–1409. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13389>
- Mahaut, L., Pironon, S., Barnagaud, J.-Y., Bretagnolle, F., Khoury, C. K., Mehrabi, Z., Milla, R., Phillips, C., Renard, D., Rieseberg, L. H., & Violle, C. (2021). *Global mismatches between crop distributions and climate suitability*. bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2021.04.15.439966>
- Mahé, I., Gauvrit, C., Angevin, F., & Chauvel, B. (2020). Quels enseignements tirer du retrait de l'atrazine dans le cadre de l'interdiction prévue du glyphosate? *Cahiers Agricultures*, 29, 29. <https://doi.org/10.1051/cagri/2020026>
- Marshall, E. J. P., Brown, V. K., Boatman, N. D., Lutman, P. J. W., Squire, G. R., & Ward, L. K. (2003). The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research*, 43(2), 77–89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>

- Marshall, E. J. P., & Moonen, A. C. (2002). Field margins in northern Europe: Their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *89*(1–2), 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- Martínez-Núñez, C., Manzaneda, A. J., Lendínez, S., Pérez, A. J., Ruiz-Valenzuela, L., & Rey, P. J. (2019). Interacting effects of landscape and management on plant–solitary bee networks in olive orchards. *Functional Ecology*, *33*(12), 2316–2326. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13465>
- Mauchamp, L., Mouly, A., Badot, P.-M., & Gillet, F. (2016). Impact of nitrogen inputs on multiple facets of plant biodiversity in mountain grasslands: Does nutrient source matter? *Applied Vegetation Science*, *19*(2), 206–217. <https://doi.org/10.1111/avsc.12214>
- McCrary, K. W. (2018). A Review of Sampling and Monitoring Methods for Beneficial Arthropods in Agroecosystems. *Insects*, *9*(4), 170. <https://doi.org/10.3390/insects9040170>
- Menne, K., & Köcher, H. (2007). HRAC classification of herbicides and resistance development. *Modern Crop Protection Compounds*, 5–26. <https://doi.org/10.1002/9783527619580.ch1>
- Metay, A., Garcia, L., Kazakou, E., & Fried, G. (2022). Effet des couverts sur la flore en viticulture. *Agronomie, Environnement & Sociétés*, *12*(1). <https://hal-montpellier-supagro.archives-ouvertes.fr/hal-03776173>
- Mihaela, C. (2019). Pratiques culturales en grandes cultures 2017—IFT et nombre de traitements. *Agreste Chiffres et Données*, 2019–3.
- Milotic, T., Baltzinger, C., Eichberg, C., Eycott, A. E., Heurich, M., Müller, J., Noriega, J. A., Menendez, R., Stadler, J., Ádám, R., Bargmann, T., Bilger, I., Buse, J., Calatayud, J., Ciubuc, C., Boros, G., Jay-Robert, P., Kruus, M., Merivee, E., ... Hoffmann, M. (2019). Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the Western Palaearctic. *Journal of Biogeography*, *46*(1), 70–82. <https://doi.org/10.1111/jbi.13452>
- Mod, H. K., Chevalier, M., Luoto, M., & Guisan, A. (2020). Scale dependence of ecological assembly rules: Insights from empirical datasets and joint species distribution modelling. *Journal of Ecology*, *108*(5), 1967–1977. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13434>

- Morin, P. J. (2009). *Community ecology*. John Wiley & Sons.
- Muneret, L., Ricci, B., Vialatte, A., Aviron, S., Ducourtieux, C., Biju-Duval, L., & Petit, S. (2023). Carabid beetles have hump-shaped responses to disturbance and resource gradients within agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, *60*(4), 581-591. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14357>
- Münkemüller, T., Gallien, L., Lavergne, S., Renaud, J., Roquet, C., Abdulhak, S., Dullinger, S., Garraud, L., Guisan, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Van Es, J., Vittoz, P., Willner, W., Wohlgemuth, T., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2014). Scale decisions can reverse conclusions on community assembly processes: Scale choice in community ecology. *Global Ecology and Biogeography*, *23*(6), 620–632. <https://doi.org/10.1111/geb.12137>
- Munoz, F., Fried, G., Armengot, L., Bourgeois, B., Bretagnolle, V., Chadoeuf, J., Mahaut, L., Plumejeaud, C., Storkey, J., Violle, C., & Gaba, S. (2020). Ecological Specialization and Rarity of Arable Weeds: Insights from a Comprehensive Survey in France. *Plants*, *9*(7), 824. <https://doi.org/10.3390/plants9070824>
- Navntoft, S., Esbjerg, P., & Riedel, W. (2006). Effects of reduced pesticide dosages on carabids (Coleoptera: Carabidae) in winter wheat. *Agricultural and Forest Entomology*, *8*(1), 57–62. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9555.2006.00282.x>
- New, T. R. (2006). Beetles and conservation. In *Beetle Conservation* (pp. 1–4). Dordrecht: Springer Netherlands.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, *141*(6), 1461–1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Oberprieler, R. G., Marvaldi, A. E., & Anderson, R. S. (2007). Weevils, weevils, weevils everywhere. *Zootaxa*, *1668*(1), 491–520. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.24>
- Ostandie, N., Giffard, B., Bonnard, O., Joubard, B., Richart-Cervera, S., Thiéry, D., & Rusch, A. (2021). Multi-community effects of organic and conventional farming practices in vineyards. *Scientific Reports*, *11*(1), 11979. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91095-5>
- Pakeman, R. J., & Stockan, J. A. (2014). Drivers of carabid functional diversity: Abiotic environment, plant functional traits, or plant functional diversity? *Ecology*, *95*(5), 1213–1224. <https://doi.org/10.1890/13-1059.1>
- Paulian, R. (1988). *Biologie des coléoptères* (Lechevalier).

- Petchey, O. L., Evans, K. L., Fishburn, I. S., & Gaston, K. J. (2007). Low Functional Diversity and No Redundancy in British Avian Assemblages. *Journal of Animal Ecology*, *76*(5), 977–985.
- Petersen, S., Axelsen, J. A., Tybirk, K., Aude, E., & Vestergaard, P. (2006). Effects of organic farming on field boundary vegetation in Denmark. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *113*(1), 302–306. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.09.016>
- Pierce, S., Negreiros, D., Cerabolini, B. E. L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., Shipley, B., Wright, S. J., Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., van Bodegom, P. M., Frenette-Dussault, C., Weiher, E., Pinho, B. X., Cornelissen, J. H. C., Grime, J. P., Thompson, K., Hunt, R., Wilson, P. J., ... Tampucci, D. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, *31*(2), 444–457. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12722>
- Poggio, S., Enrique, J., & Claudio, M. (2013). The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *166*, 55–64.
- Poisvert, C., Curie, F., & Moatar, F. (2017). Annual agricultural N surplus in France over a 70-year period. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, *107*(1), 63–78. <https://doi.org/10.1007/s10705-016-9814-x>
- Popay, A. I., & Roberts, E. H. (1970). Ecology of *Capsella Bursa-Pastoris* (L.) Medik. And *Senecio Vulgaris* L. in Relation to Germination Behaviour. *Journal of Ecology*, *58*(1), 123–139. <https://doi.org/10.2307/2258172>
- Porcher, E., Vermeersch, R. L., Billaud, O., & Pinard, C. (2019). Observer pour comprendre les interactions de la biodiversité avec les pratiques agricoles: Premiers résultats de l’Observatoire Agricole de la Biodiversité. *Innovations Agronomiques*, *75*, 125–136.
- Pujol, J. (2017). Apports de produits phytosanitaires en viticulture et climat: Une analyse à partir des enquêtes pratiques culturelles. *Agreste Chiffres et Données*, *39*.
- Rader, R., Birkhofer, K., Schmucki, R., Smith, H. G., Stjernman, M., & Lindborg, R. (2014). Organic farming and heterogeneous landscapes positively affect different measures of plant diversity. *Journal of Applied Ecology*, *51*(6), 1544–1553. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12344>
- Rainio, J., & Niemelä, J. (2003). Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, *12*, 487–506.

- Rands, S. A., & Whitney, H. M. (2011). Field Margins, Foraging Distances and Their Impacts on Nesting Pollinator Success. *PLoS One*, 6(10), e25971. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025971>
- Redhead, J. W., Woodcock, B. A., Pocock, M. J. O., Pywell, R. F., Vanbergen, A. J., & Oliver, T. H. (2018). Potential landscape-scale pollinator networks across Great Britain: Structure, stability and influence of agricultural land cover. *Ecology Letters*, 21(12), 1821–1832. <https://doi.org/10.1111/ele.13157>
- Rey, P. J., Manzaneda, A. J., Valera, F., Alcántara, J. M., Tarifa, R., Isla, J., Molina-Pardo, J. L., Calvo, G., Salido, T., Gutiérrez, J. E., & Ruiz, C. (2019). Landscape-moderated biodiversity effects of ground herb cover in olive groves: Implications for regional biodiversity conservation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 277, 61–73. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.03.007>
- Richard, D., & Maquart, P.-O. (2019). *La vie des coléoptères d'Europe*. Delachaux et Niestlé.
- Rieucou, L. (1962). Où en est le remembrement rural en France? *L'Information Géographique*, 26(4), 161–165. <https://doi.org/10.3406/ingeo.1962.2169>
- Rouabah, A., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., & Lasserre-Joulin, F. (2015). Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.011>
- Rundlöf, M., Bengtsson, J., & Smith, H. G. (2008). Local and landscape effects of organic farming on butterfly species richness and abundance: Scale-dependent effects of organic farming. *Journal of Applied Ecology*, 45(3), 813–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01448.x>
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8–27. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020>
- Satake, A., Sasaki, A., & Iwasa, Y. (2001). Variable Timing of Reproduction in Unpredictable Environments: Adaption of Flood Plain Plants. *Theoretical Population Biology*, 60(1), 1–15. <https://doi.org/10.1006/tpbi.2001.1528>
- Schöller, M., & Flinn, P. W. (2000). Parasitoids and Predators. In B. Subramanyam & D. W. Hagstrum (Eds.), *Alternatives to Pesticides in Stored-Product IPM* (pp. 229–271). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4353-4_9

- Shaji, H., Chandran, V., & Mathew, L. (2021). Chapter 13—Organic fertilizers as a route to controlled release of nutrients. In F. B. Lewu, T. Volova, S. Thomas, & R. K.r., *Controlled Release Fertilizers for Sustainable Agriculture* (pp. 231–245). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-819555-0.00013-3>
- Shearin, A. F., Reberg-Horton, S. C., & Gallandt, E. R. (2007). Direct Effects of Tillage on the Activity Density of Ground Beetle (Coleoptera: Carabidae) Weed Seed Predators. *Environmental Entomology*, *36*(5), 1140–1146. [https://doi.org/10.1603/0046-225X\(2007\)36\[1140:DEOTOT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0046-225X(2007)36[1140:DEOTOT]2.0.CO;2)
- Sirami, C., Gross, N., Baillod, A. B., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Mignet, P., Vuillot, C., Alignier, A., Girard, J., Batáry, P., Clough, Y., Violle, C., Giralt, D., Bota, G., Badenhauer, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., ... Fahrig, L. (2019). Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(33), 16442–16447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>
- Sonnier, G., Shipley, B., & Navas, M.-L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science*, *21*(6), 1014–1024. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01210.x>
- Storkey, J., Meyer, S., Still, K. S., & Leuschner, C. (2011). The impact of agricultural intensification and land-use change on the European arable flora. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *279*(1732), 1421–1429. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1686>
- Tarmi, S., Helenius, J., & Hyvönen, T. (2009). Importance of edaphic, spatial and management factors for plant communities of field boundaries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *131*(3), 201–206. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.01.016>
- Tarmi, S., Helenius, J., & Hyvönen, T. (2011). The potential of cutting regimes to control problem weeds and enhance species diversity in an arable field margin buffer strip. *Weed Research*, *51*(6), 641–649. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00888.x>
- Tautenhahn, S., Heilmeyer, H., Götzenberger, L., Klotz, S., Wirth, C., & Kühn, I. (2008). On the biogeography of seed mass in Germany – distribution patterns and environmental correlates. *Ecography*, *31*(4), 457–468. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.05439.x>

- Thomsen, P. F., & Sigsgaard, E. E. (2019). Environmental DNA metabarcoding of wild flowers reveals diverse communities of terrestrial arthropods. *Ecology and Evolution*, *9*(4), 1665–1679. <https://doi.org/10.1002/ece3.4809>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Tilman, D. (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press.
- Toussaint, E. F. A., Seidel, M., Arriaga-Varela, E., Hájek, J., Král, D., Sekerka, L., Short, A. E. Z., & Fikáček, M. (2017). The peril of dating beetles. *Systematic Entomology*, *42*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/syen.12198>
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., & Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, *14*(3), 235–245. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.02.002>
- Tscharntke, T., Klein, A., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity—Ecosystem service management. *Ecology Letters*, *8*(8), 857–874. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Tschumi, M., Albrecht, M., Entling, M. H., & Jacot, K. (2015). High effectiveness of tailored flower strips in reducing pests and crop plant damage. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1814), 20151369. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1369>
- Van Toor, R. F. (2006). The effects of pesticides on Carabidae (Insecta Coleoptera) predators of slugs (Mollusca Gastropoda) literature review. *New Zealand Plant Protection*, *59*, 208–216. <https://doi.org/10.30843/nzpp.2006.59.4543>
- Verpy, A., & Dewasme, C. (2022). Bilan de dix années de protection de la vigne. *Phytoma*, *756*, 8.
- Viana, D. S., & Chase, J. M. (2019). Spatial scale modulates the inference of metacommunity assembly processes. *Ecology*, *100*(2), e02576. <https://doi.org/10.1002/ecy.2576>
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, *116*(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Wisnoski, N. I., & Shoemaker, L. G. (2022). Seed banks alter metacommunity diversity: The interactive effects of competition, dispersal and dormancy. *Ecology Letters*, 25(4), 740–753. <https://doi.org/10.1111/ele.13944>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Ziska, L. H. (2014). Increasing minimum daily temperatures are associated with enhanced pesticide use in cultivated soybean along a latitudinal gradient in the mid-western United States. *PloS One*, 9(2), e98516. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098516>

ANNEXE 1 – Supplementary Material of Chapter 1



Photo de vigne désherbée au glyphosate dans les rangs et inter-rangs (Hérault, avril 2022).

Appendix A. Details about the sampling protocol and available data in the 500-ENI network.

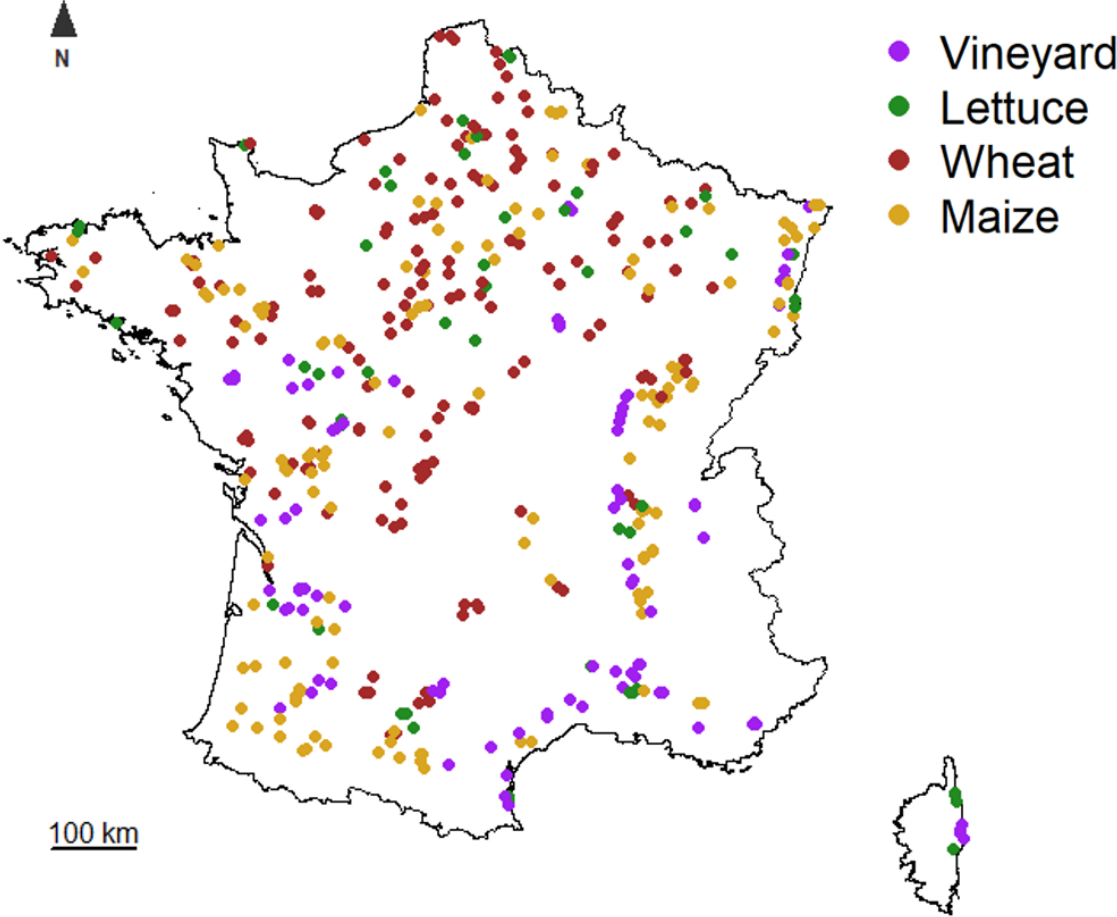


Fig. A.1. Distribution of fields monitored at least five years between 2013 and 2019 in continental France. Purple: vineyards (n = 93), green: market gardening crops (n = 50), brown: winter wheat in rotation (n = 178), yellow: maize in rotation (n = 141).

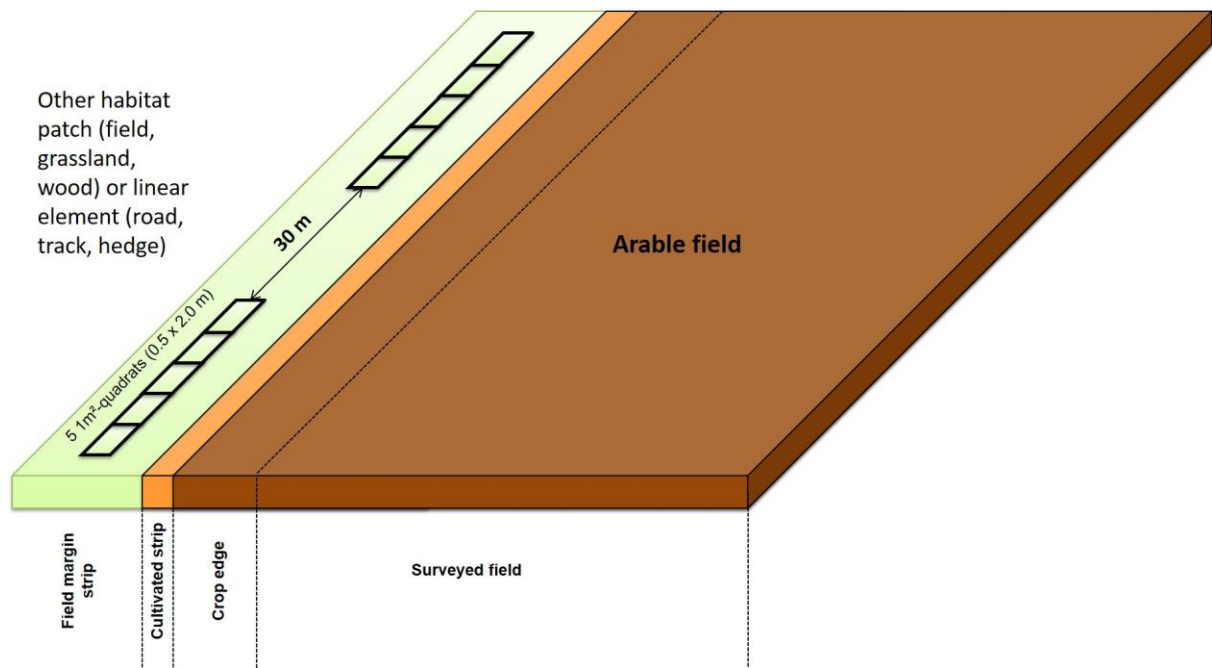


Fig. A.2. Details about the sampling protocol within each field margin (Andrade et al., 2021). The *crop edge* is the 1-6 first meters of the crop. The *cultivated strip* or *crop strip* is outside the last row of crops and is mostly composed of bare soil usually colonized by weed species from the field. The *field margin strip* is the uncultivated herbaceous strip between the *cultivated strip* and the *adjacent habitat*.

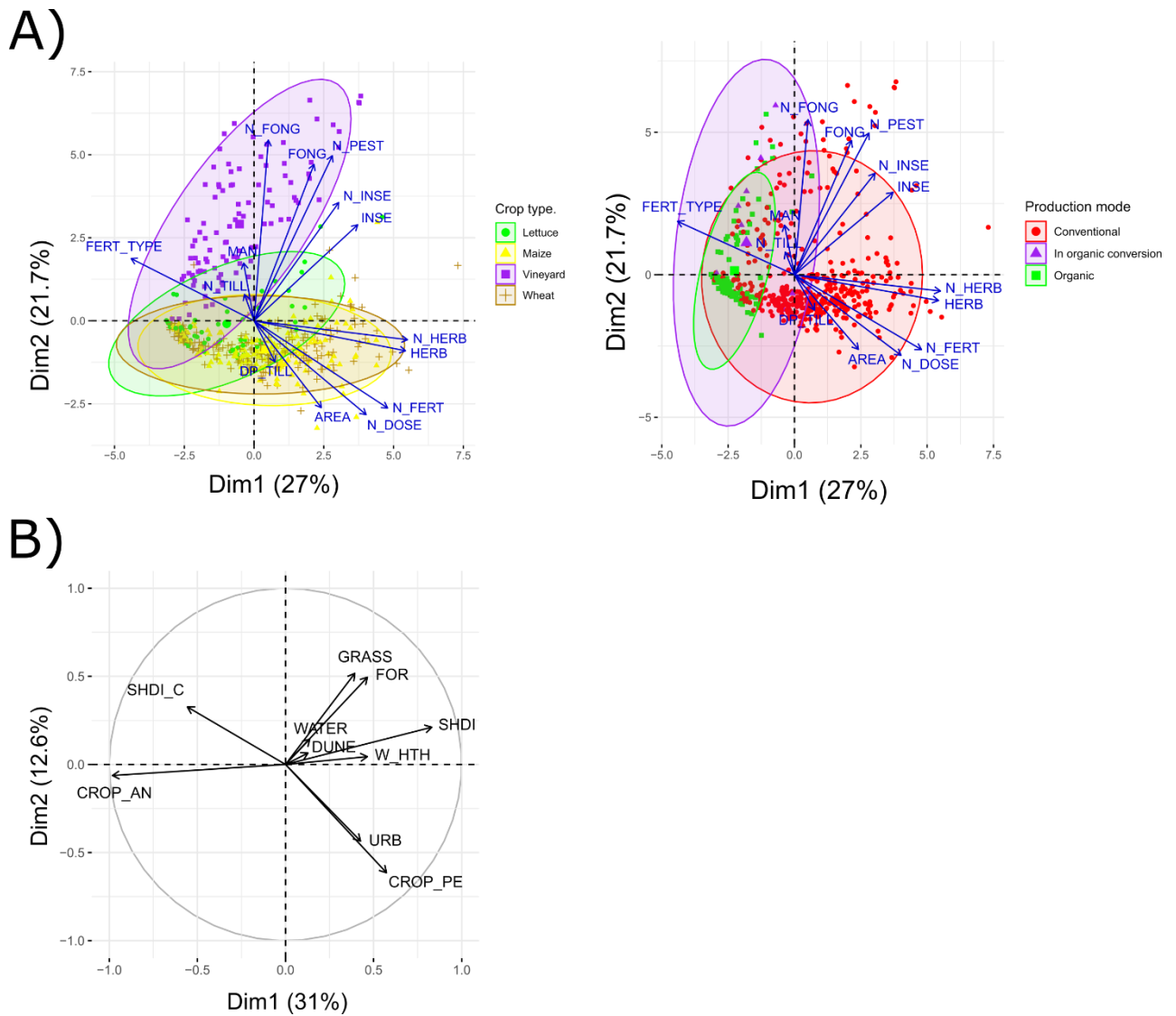


Fig. A.3. PCA on the main types of factors. Points stand for the 543 sites. A) Agricultural practices, B) Landscape. In A), agricultural practices are discriminated by crop type and production mode depicted by colored ellipses. For landscape, the SHDI was computed on 8 habitat classes (annual crops, perennial crops, forests, urban, grasslands, water, beaches and dunes, woody heaths) and the SHDI_C on 17 crop groups (maize, winter cereals, spring cereals, winter rapeseed, spring rapeseed, sunflower, beet, oilseed, grapevine, flax, arboriculture, fiber plants, vegetables or flowers, aromatic/medicinal/perfume plants, other crops, fallows and grasslands).

Abbreviations for agricultural practices

AREA = Field area

DP_TILL = Maximum depth of tillage

FERT_TYPE = Type of fertilization (mineral VS organic)

FONG = Fungicide treatment frequency index

HERB = Herbicide treatment frequency index

INSE = Insecticide treatment frequency index

MAN = Number of margin managements

N_DOSE = Nitrogen dose (fertilization and amendments)

N_FERT = Number of fertilizations and amendments

N_FONG = Number of fungicide applications

N_HERB = Number of herbicide applications

N_INSE = Number of insecticide applications

N_PEST = Number of pesticide applications

N_TILL = Number of tillage events

Abbreviations for landscape

CROP_AN = Annual crops

CROP_PE = Perennial crops (vineyards and orchards)

DUNE = Beaches and dunes

FOR = Forests

GRASS = Grasslands and lawns

SHDI = Shannon landscape diversity index

SHDI_C = Shannon crops diversity index

URB = Urban, roads, mineral surfaces

W_HTH = Woody heaths

WATER = Streams, rivers, lakes

Table A.1. Details about calculation of each explanatory factor included in analyses (see **Table 1**).

Factors	Calculation
Mean annual temperature	
Soil pH (water)	
Shannon's habitat diversity index	$-\sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$ <p>With p_i the proportion of the habitat i in the landscape</p>
Shannon's crop diversity index	$-\sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$ <p>With p_i the proportion of crop i in the agricultural area</p>
Dose of nitrogen (fertilization and amendments)	$\frac{\text{Quantity} \times N \text{ of the formulation}}{100}$
Treatment Frequency Index of herbicides	$\frac{\text{Applied dose of used products} \times \text{treated area}}{\text{certified dose} \times \text{plot area}}$ <p>For herbicides in vineyards, the treated area accounts for one third of the plot area if the treatment is done on the rows and two thirds if it is done on the inter-rows. In case of missing information, the treatment is supposed to involve only the rows (i.e. the most frequent practice).</p>
Number of management events	All types of management (mowing, grazing...)
Spatial structure	Based on geographical coordinates, see Appendix C for more details

References

Andrade, C., Villers, A., Balent, G., Bar-Hen, A., Chadoeuf, J., Cyllly, D., Cluzeau, D., Fried, G., Guillocheau, S., Pillon, O., Porcher, E., Tressou, J., Yamada, O., Lenne, N., Jullien, J., & Monestiez, P. (2021). A real-world implementation of a nationwide, long-term monitoring program to assess the impact of agrochemicals and agricultural practices on biodiversity. *Ecology and Evolution*, 11(9), 3771–3793. <https://doi.org/10.1002/ece3.6459>

Appendix B. Method of imputation for missing values.

We used the R package mice (function of the same name) to impute the missing values from our dataset. This method relates on multiple imputations by chained equations in which each incomplete variable is imputed by a separate model. The algorithm imputes an incomplete variable using other variables as predictors. Variables are imputed in a random order. If predictors are incomplete themselves, the most recently generated imputations are used to complete the predictors prior to imputation of the target variable. The number of iterations is the number of times each variable is computed (until convergence). Given the large number of incomplete predictors in our dataset, we fixed this number to 10 (instead of 5 by default). The function offers a wide range of available methods depending on the nature of the data to be imputed. Here, we chose the Random forest algorithm, as a reliable method to avoid overfitting by ensemble learning (Shah et al., 2014). We imputed the missing data 100 times to control for the variability of imputations. The ultimate imputed value for each observation is the one that occurs most frequently among the 100 imputations. To further improve the imputation, we included some complete factors not used in the analyses (climate, soil, landscape, adjacent habitat, width margin, field area, geographical coordinates, and all practices including the total number of fertilizations, insecticide, herbicide and fungicide applications, tillage and management events one year before the observation). The final dataset given in input included 44 variables and 13119 observations (observations from other groups than plants were added to improve the learning ability of the algorithm).

The robustness of the method has been tested for 3013 observations. We ensured that the percentage of missing values in each factor did not change from the full dataset. We checked the differences between observed and imputed values. We saw that the error rate of a variable is partly correlated to its percentage of missing values but never exceeds 10% of the total values imputed, and 2.2% of the total dataset (3013 observations).

We also ensured that the imputations by observation did not change significantly the mean values by site. We focused on a subset of 58 sites for which we were able to compute the difference in percentage of the imputed value with the correct value (sites for which at least 5 years of data were available for all variables of interest). It results in 91% of the sites having an estimate of nitrogen dose within 10% of the correct value (100% of the sites for other variables). When differences were tested over the whole dataset (means before VS after

imputation), it results in a change of less than 25% from the original value for 98% of the sites, except for nitrogen dose for which it was 76% of sites.

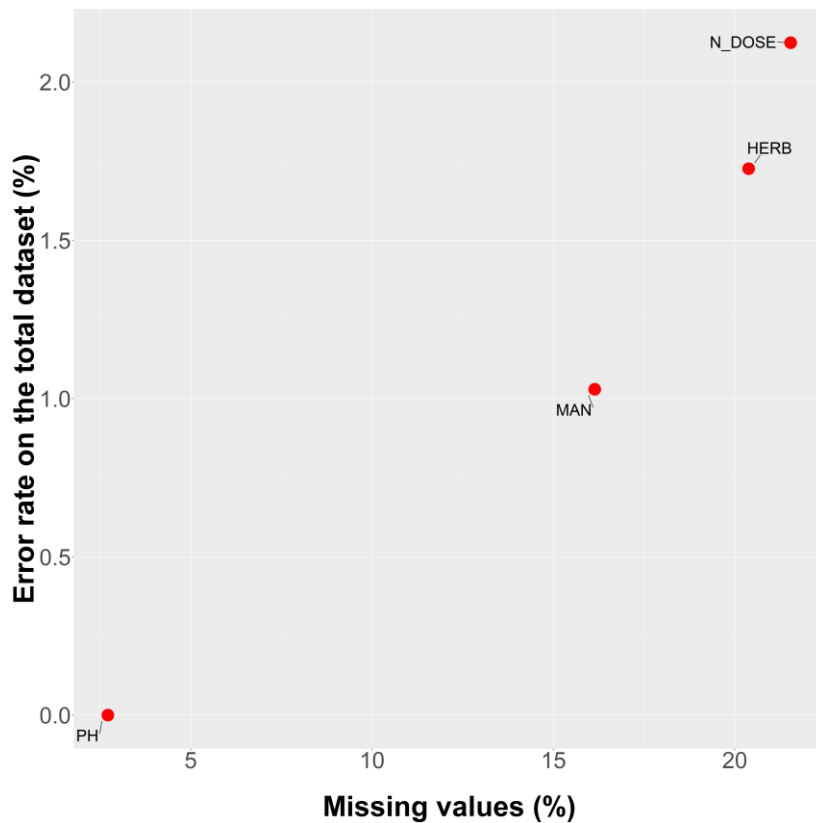


Fig. B.1. Error rate of imputed values estimated for the total used dataset according to the percentage of missing values of each variable.

References

Shah, A. D., Bartlett, J. W., Carpenter, J., Nicholas, O., & Hemingway, H. (2014). Comparison of Random Forest and Parametric Imputation Models for Imputing Missing Data Using MICE: A CALIBER Study. *American Journal of Epidemiology*, 179(6), 764–774. <https://doi.org/10.1093/aje/kwt312>

Appendix C. Spatial parameters for SAR and methodology for partial regression analyses.

Spatial correlograms were used to choose the maximal distance for the spatial neighborhood matrix at each resolution. We tested several distances around the visual estimate for each spatial resolution and selected the one that produced the lower AIC in a spatial regression with no other predictors (Kissling & Carl, 2008; **Table SC.1**). Similarly, we used AIC to select one of two weight functions ($1/x$ and $1/x^2$) for the neighborhood matrix.

Table C.1. Maximum distances for spatial neighborhood matrix. The selected weight function was always $1/x$.

	0	25	40	60	75
Maximum distance (in km)	25	25	40	80	100

We followed the methodology described in Borcard *et al.* (1992) to partition the R^2 of the model in several parts, each of them attributed to a single explanatory variable or to the spatial component itself (spatial autocorrelation). For GDM, we used the explained deviance, whereas we used the pseudo- R^2 of Nagelkerke for SAR. This allows us to tease out the effects of each factor and their interaction by building the following models :

- 1) M1 = model with all variables
- 2) M2 = model with all variables minus the variable of interest

The R^2 attributed solely to the variable of interest is the R^2 of M1 minus M2.

Then, we can tease out the spatial component from the effects of environmental predictors by building the following models :

- 1) M3 = model with all variables (with the spatial component)
- 2) M4 = model with all variables (without the spatial component)

In the case of SAR, the spatial component cannot be removed directly, so M4 was a linear model. The R^2 of Nagelkerke is equivalent to the classical R^2 of a linear regression (Nagelkerke,

1991), so we used this latter for M4. To test for the significance of spatial structure, we performed a Moran test on residuals of M4.

In the case of GDM, the spatial structure is directly included as a predictor by a matrix of geographic distances between sites/cells. Significance can be assessed by permutation tests as for other predictors.

Due to approximations in a few cases, the total R^2 of a complete model may appear to be slightly below the total of environmental and spatial parts of variance explained. In the opposite case (R^2 greater than the sum of variances explained by environment and spatial structure), it implies that there are some interaction parts among components, i.e. variance explained jointly by several factors (these parts are not shown here). Also, some fractions of variance can be negative in case of non-linear dependencies and are set to zero for the sake of interpretation.

References

- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992). Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, *73*(3), 1045–1055. <https://doi.org/10.2307/1940179>
- Kissling, W. D., & Carl, G. (2008). Spatial autocorrelation and the selection of simultaneous autoregressive models. *Global Ecology and Biogeography*, *17*(1), 59–71. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00334.x>
- Nagelkerke, N. J. (1991). A note on a general definition of the coefficient of determination. *Biometrika*, *78*(3), 691–692.

Appendix D. Details about the sampling at each spatial resolution and test of the robustness of our analyses to sampling biases related to the spatial resolution.

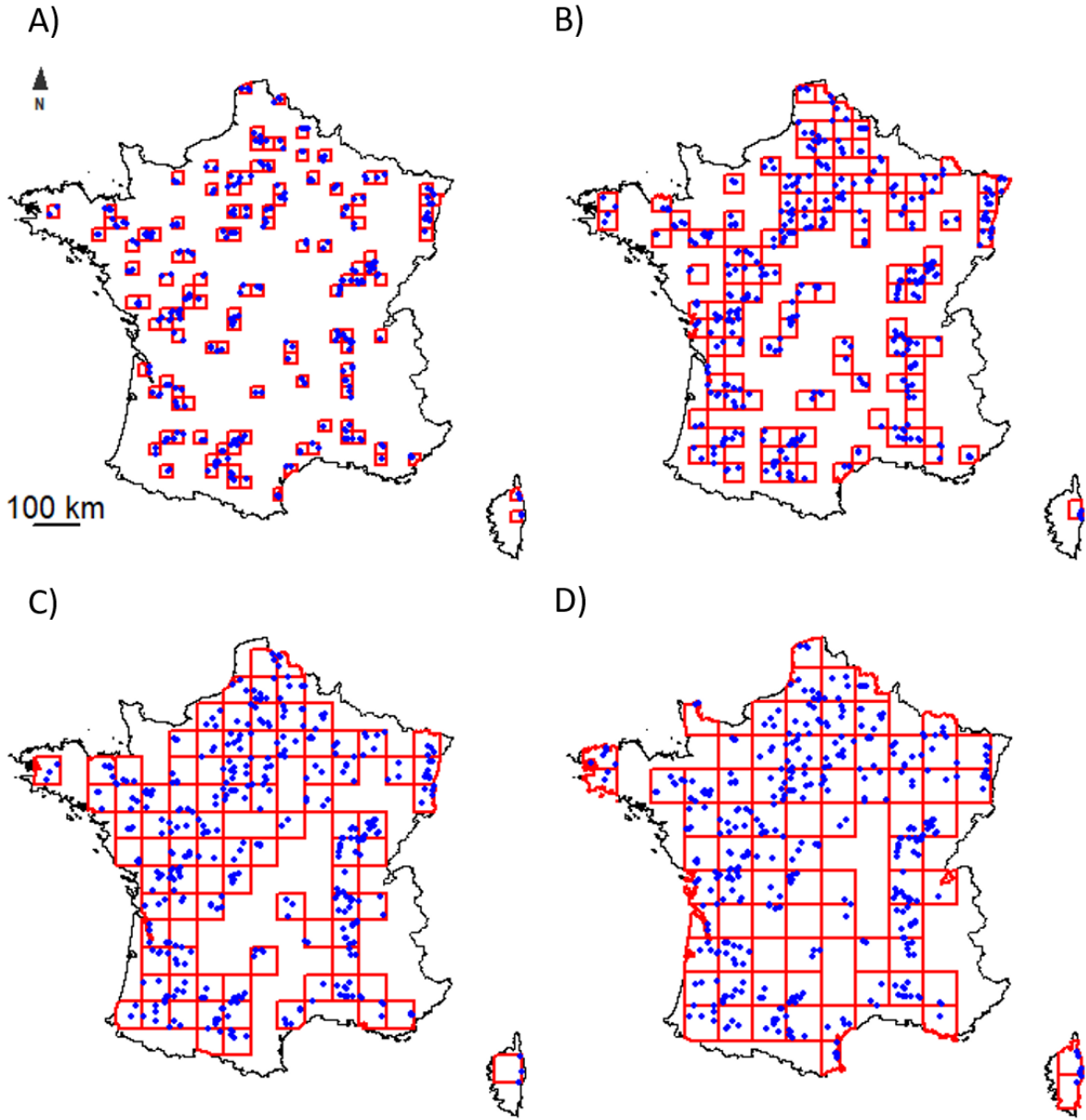


Fig. D.1. Distribution maps of the field margins (blue points) surveyed in grids (red) of different resolutions. A) 25 km, B) 40 km, C) 60 km and D) 75 km. The grid position has been shifted three times in analysis for each resolution. We shifted the initial grid position towards the northeast by half the length of a cell and towards the northwest by a quarter the length of a cell.

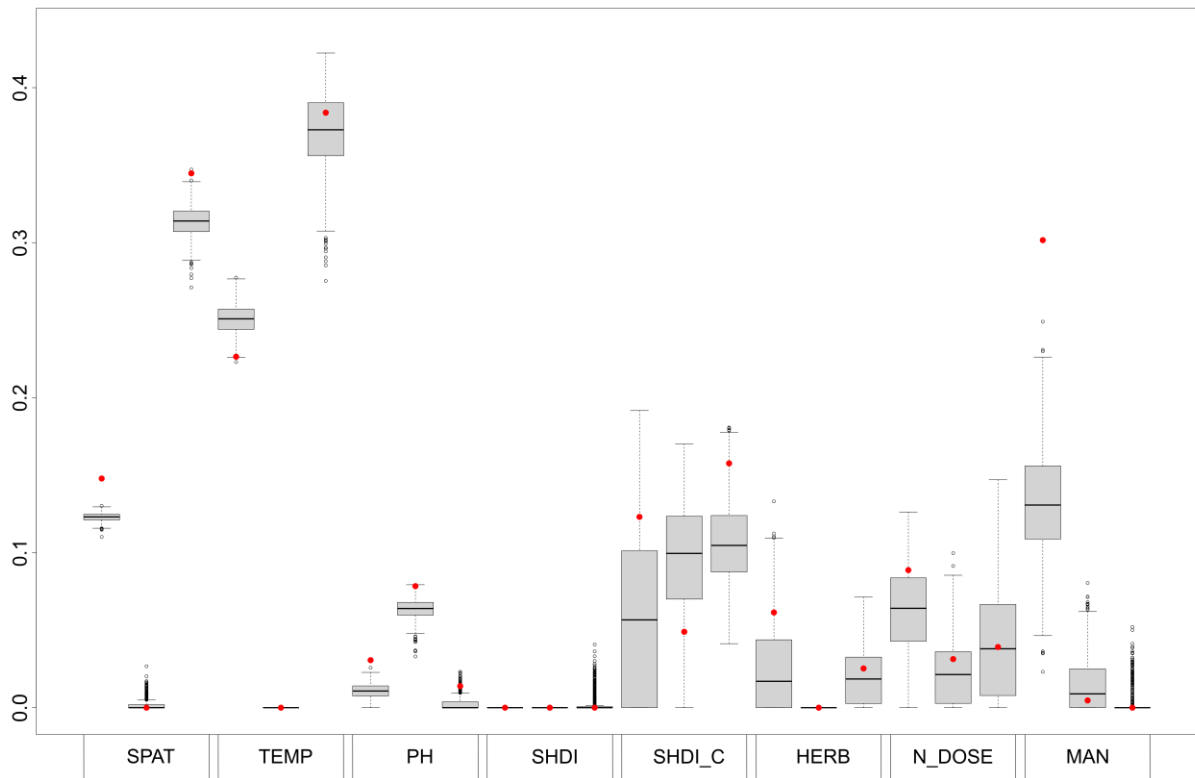
To help the reader understand our selection of resolutions, we clarify the factors that influenced our decision. First, we set the minimum and maximum resolutions at the site-level and 75 km, respectively, as larger grid cells would have resulted in too few cells for analysis. A Mantel correlogram on composition and a variogram on species richness (at the site-resolution) revealed that spatial autocorrelation was significant up to about 40-50 km, so we found it useful to include some resolutions below and above this threshold, while trying to keep resolution intervals more or less equally spaced. We wanted to include at least a couple of intermediate resolutions so that we made sure that the results were a logic progression between both ends, and not just some random variations due to a sampling / aggregation artifact. This is why we ended up with the 5 following resolutions: plot-level, 25, 40, 60 and 75 km. For simplicity, and because the 25 and 60 km resolutions only displayed minor differences with resolutions that preceded and followed them, we decided to present only the site-level, 40 km, and 75 km resolutions in the text.

Different biases can result from this analysis method built around the influence of spatial resolution. Indeed, the number of sites differs between cells and are not uniformly distributed in the cell. This could potentially lead to a lack of precision in cells containing fewer sites or sites that are not evenly distributed spatially. To test for this bias, we randomly drew 2 sites in each cell of the 25 km resolution, before running analyses and repeated the procedure 1000 times. We focused on the 25 km resolution as it is the most concerned by the low number of sites by cell (**Table D.1**). For each type of model (GDM and SAR), we plotted the distribution of parameters over these 1000 runs and compared it to the observed values. We can see that the bootstrap procedure induces little variation of the model parameters and that it is particularly true for SAR models (**Fig. D.2**).

Table D.1. Sample size for each resolution. Grid positions in the aggregated resolutions were shifted to obtain three different positions of the grid system. Means and standard deviations below reflect variations across these grids within each resolution.

Spatial resolution	Site-level	25 km	40 km	60 km	75 km
Mean number of sites by cell		2.7 ± 0,1	3.3 ± 0,1	4.6 ± 0,1	5.8 ± 0,1
Mean number of sites	462	306 ± 10	387 ± 9	418 ± 12	428 ± 1
Mean number of cells		87 ± 7	105 ± 3	86 ± 2	71 ± 2

A) Composition (GDM)



B) Species richness (SAR)

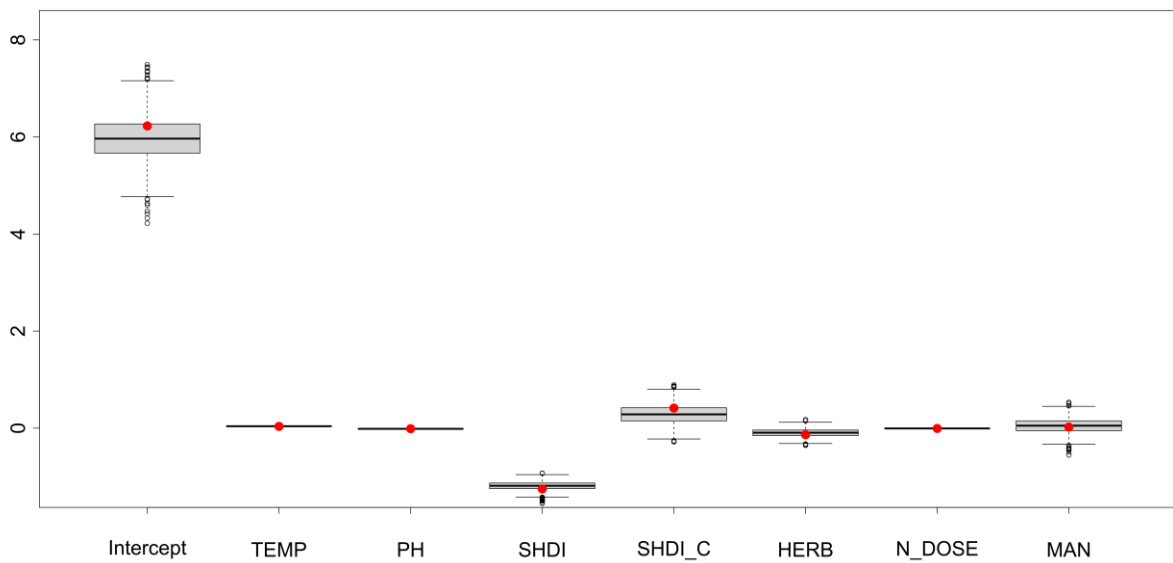
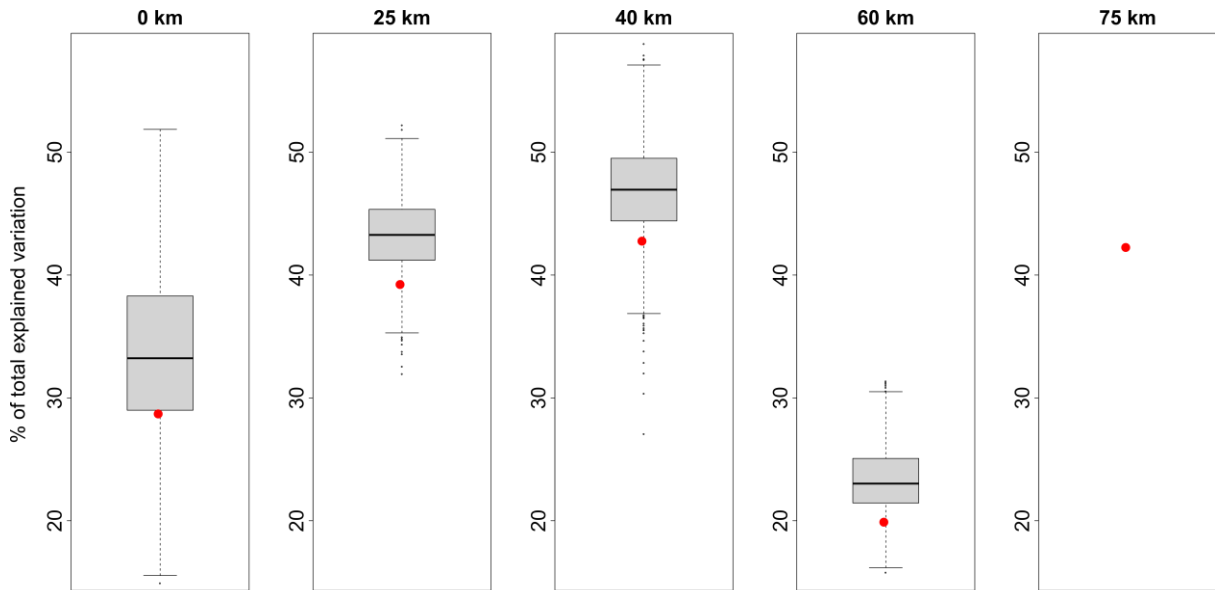


Fig. D.2. Variation of the A) GDM and B) SAR parameters over the 1000 resamplings. The red points are the observed coefficients. See **Table 1** for coefficient abbreviations. A) For GDM, each explanatory factor has three parameters, corresponding to three I-spline basis functions (see Ferrier et al., 2007).

A second bias that we wanted to test is the influence of the number of cells on the coefficients and R^2 / explained deviance of the models. Indeed, the R^2 of a model can be artefactually inflated when the sampling power is too low, which is a problem when we aim to compare spatial resolutions with different number of spatial units. Consequently, we randomly draw 71 cells at each resolution (except for the coarsest one) as it is the mean number of cells for the resolution with the least one (75 km resolution). We performed analyses for the resolutions 0, 25, 40 and 60 km and repeated the procedure 1000 times. For each type of model (GDM and SAR), we plotted the distribution of the global R^2 / explained deviance over these 1000 runs and compared it to the observed values. We can see that the bootstrap procedure induces little variation of the total explained variance with a slight bias towards overestimation (**Fig. D.3**). However, the relative differences in explained variance between spatial resolutions are preserved with these resamplings, which comforts us in the fact that we can reliably compare spatial resolutions despite a different number of samples.

A) Composition (GDM)



B) Species richness (SAR)

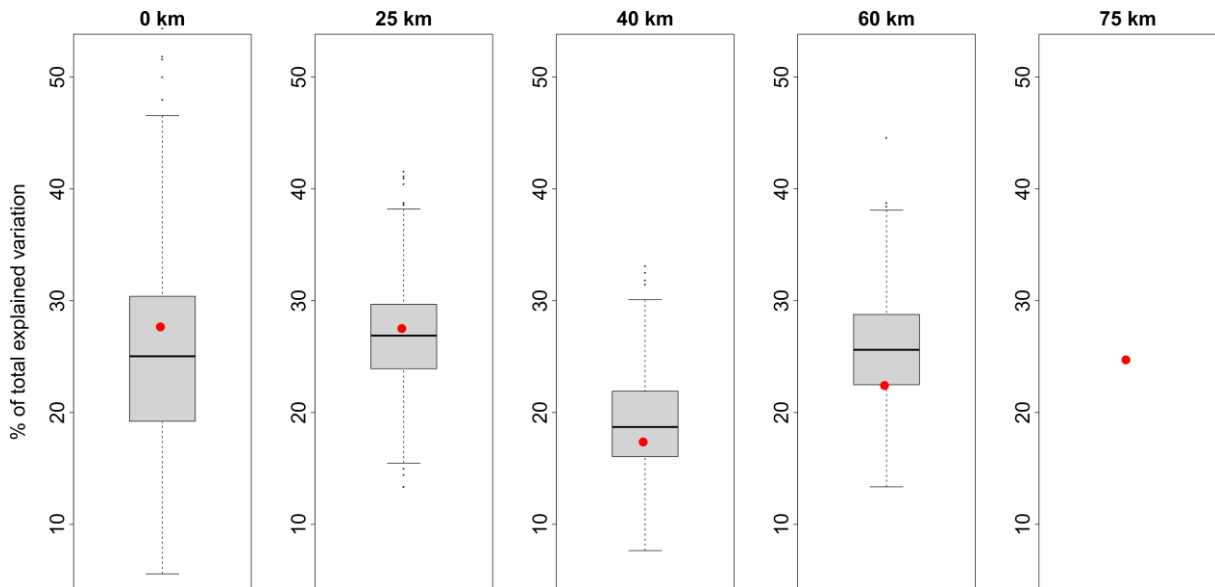


Fig. D.3. Variation of the A) GDM and B) SAR explained variance over the 1000 resamplings. The red points are the observed R^2 / explained deviance.

Another potential shortcoming was that the means computed within aggregated grid cells might not fully represent the regional pool or agricultural region. Indeed, the monitoring sites were stratified to represent the main crops and practices at the national level and not at the landscape or regional level. Checking the representativeness of the sites with the regional context is thus key to assess the relevance of the results. Unfortunately, we were unable to perform this validation with the available dataset.

Appendix E. Detailed outputs of GDM and SAR.

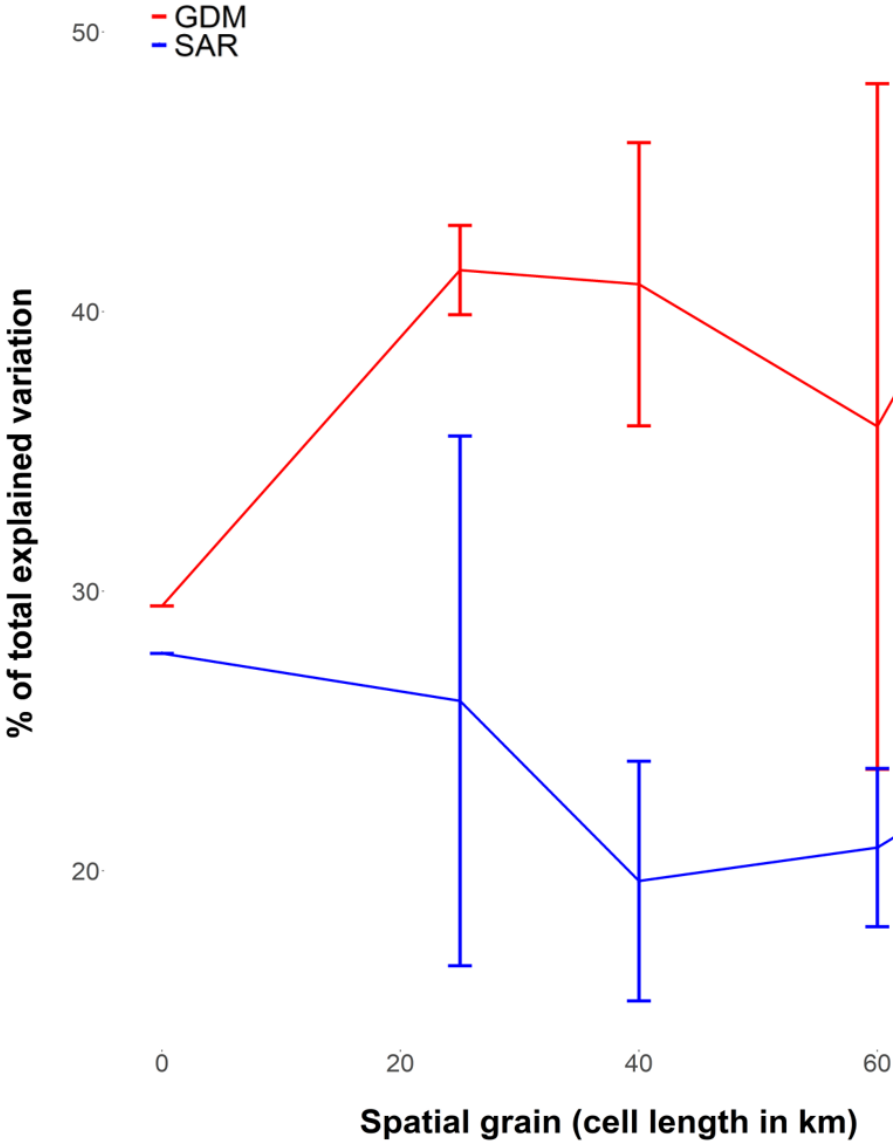


Fig. E.1. Total percentage of explained variance according to the spatial resolution of analyses (for GDM and SAR). Standard deviations were computed from the three resamplings of grids.

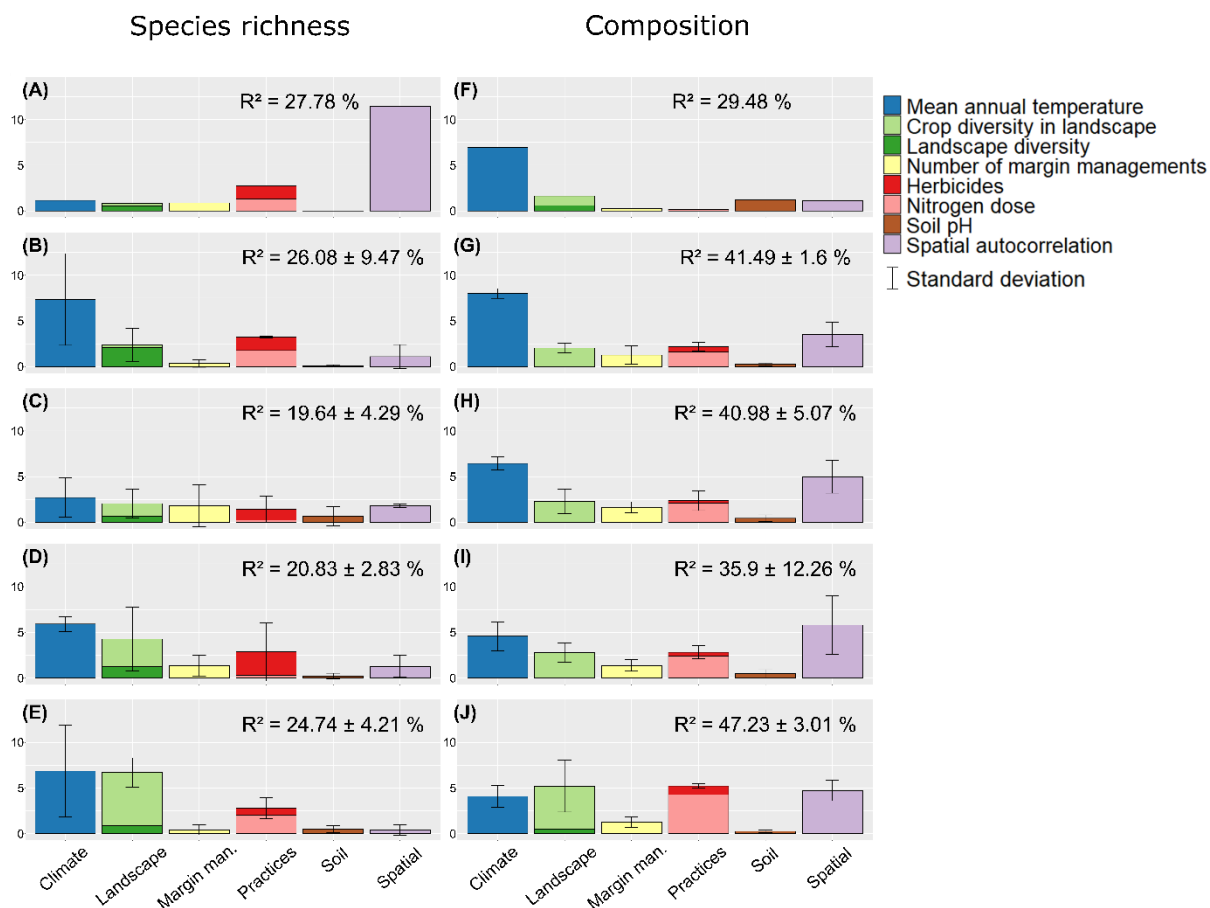


Fig. E.2. Percentage of explained variance of species richness and composition by each factor for each spatial resolution. (A, F) 0 km; (B, G) 25 km; (C, H) 40 km; (D, I) 60 km; (E, J) 75 km. Standard deviations are computed from the three resamplings of grids.

Table E.1. Significance of each predictor (in row) for each spatial resolution (in column, in km). For species richness in A), the direction of the relationship is indicated by +/- . The number of +/-/* indicates the number of times the predictor was significant over the three grid shifts. We only report significant relationships with p-values in brackets (the average p-value when significant in multiple grids).

A) Species richness

	0	25	40	60	75
Temperature	+ (0.004)	++ (0.002)	+ (0.010)	+++ (0.012)	++ (0.011)
Ph					
Landscape diversity		- (0.041)			
Crop diversity				++ (0.027)	+++ (0.017)
Herbicides	- (0.002)	- (0.048)	- (0.031)	- (0.006)	
Nitrogen dose	- (0.004)				- (0.044)
Margin management	+ (0.018)		+ (0.019)		
Spatial structure	(< 0.001)				

B) Composition

	0	25	40	60	75
Temperature	(< 0.001)	*** (< 0.001)	*** (< 0.001)	*** (0.013)	*** (0.020)
Ph	(< 0.001)				
Landscape diversity	(< 0.001)				
Crop diversity	(< 0.001)	** (< 0.001)	** (< 0.001)	** (0.010)	*** (0.020)
Herbicides					
Nitrogen dose		*** (0.030)	** (< 0.001)	** (0.020)	*** (0.010)
Margin management		* (0.020)	* (< 0.001)		
Spatial structure	(< 0.001)	*** (< 0.001)	*** (< 0.001)	*** (< 0.001)	*** (< 0.001)

Table E.2. Mean percentages \pm standard deviations of explained variance of A) species richness and B) composition by each factor (in row) for each spatial resolution (in column, in km). Means and standard deviations are computed from the three grids. We included the portion of variance that results from the combined influence of multiple factors, which is commonly referred to as "Interactions."

A) Species richness

	0	25	40	60	75
Temperature	1.15	7.35 \pm 5.02	2.71 \pm 2.15	5.90 \pm 0.82	6.85 \pm 5.01
Ph	0	0.09 \pm 0.12	0.66 \pm 1.05	0.21 \pm 0.3	0.51 \pm 0.38
Landscape diversity	0.53	2.08 \pm 1.42	0.67 \pm 0.65	1.21 \pm 0.98	0.86 \pm 0.95
Crop diversity	0.31	0.30 \pm 0.44	1.37 \pm 0.97	3.05 \pm 2.65	5.83 \pm 1.14
Herbicides	1.47	1.47 \pm 1.46	1.21 \pm 1.53	2.56 \pm 3.29	0.80 \pm 0.81
Nitrogen dose	1.28	1.76 \pm 1.53	0.23 \pm 0.16	0.29 \pm 0.3	1.99 \pm 1.95
Margin management	0.87	0.33 \pm 0.41	1.83 \pm 2.3	1.32 \pm 1.16	0.42 \pm 0.55
Spatial structure	11.43	1.09 \pm 1.32	1.8 \pm 0.19	1.28 \pm 1.22	0.38 \pm 0.59
Interactions	10.74	11.61 \pm 3.05	9.16 \pm 6.49	5.02 \pm 4.49	7.11 \pm 6.93
R²	27.78	26.08 \pm 9.47	19.64 \pm 4.29	20.83 \pm 2.83	24.74 \pm 4.21

B) Composition

	0	25	40	60	75
Temperature	6.93	8.01 \pm 0.53	6.44 \pm 0.7	4.56 \pm 1.59	4.08 \pm 1.22
Ph	1.23	0.25 \pm 0.15	0.43 \pm 0.38	0.46 \pm 0.45	0.25 \pm 0.15
Landscape diversity	0.59	0 \pm 0	0.01 \pm 0.02	0.04 \pm 0.04	0.51 \pm 0.59
Crop diversity	1.05	2.04 \pm 0.52	2.29 \pm 1.37	2.73 \pm 1.06	4.69 \pm 2.27
Herbicides	0.04	0.55 \pm 0.56	0.29 \pm 0.26	0.40 \pm 0.29	0.95 \pm 0.54
Nitrogen dose	0.14	1.63 \pm 0.30	2.07 \pm 0.91	2.42 \pm 0.44	4.28 \pm 0.79
Margin management	0.22	1.26 \pm 1.01	1.65 \pm 0.59	1.37 \pm 0.64	1.28 \pm 0.57
Spatial structure	1.09	3.55 \pm 1.34	4.98 \pm 1.79	5.79 \pm 3.22	4.73 \pm 1.13
Interactions	18.2	24.2 \pm 3.31	22.81 \pm 4.47	18.13 \pm 6.26	26.48 \pm 6.92

Explained deviance	29.48	41.49 ± 1.6	40.98 ± 5.07	35.9 ± 12.26	47.23 ± 3.01
---------------------------	-------	-------------	--------------	--------------	--------------

Table. E.3. Percentages of explained variance of A) species richness and B) composition by each factor (in row) for each biogeographic region and for national extent (in column, see **Fig. 1** for abbreviations of region names). We included the portion of variance that results from the combined influence of multiple factors, which is commonly referred to as "Interactions."

A) Species richness

	BPN	BPS	MA	ZM	ZNE	ZSO	France
Temperature	0.70	1.13	0.18	0	2.74	6.25	1.15
Ph	0.86	2.44	0	0	2.01	3.41	0
Landscape diversity	6.49	1.23	0	2.95	3.13	0.49	0.53
Crop diversity	0.96	1.55	1.53	1.03	2.14	1.35	0.31
Herbicides	5.95	1.27	0	0	3.54	1.20	1.47
Nitrogen dose	0.64	2.79	0.02	12.88	3.02	1.65	1.28
Margin management	6.58	1.25	0	7.07	2.07	4.46	0.87
Spatial structure	0.64	2.58	1.65	0.02	10.36	11.4	11.43
Interactions	1.00	8.32	11.67	14.84	0	2.86	10.74
R²	23.82	22.56	15.05	38.79	26.81	33.07	27.78

B) Composition

	BPN	BPS	MA	ZM	ZNE	ZSO	France
Temperature	0.79	1.36	0.13	6.19	0.88	0.74	6.93
Ph	0.26	1.90	0.21	0.84	0.08	0.41	1.23
Landscape diversity	1.86	0.02	2.17	2.23	0.75	0.07	0.59
Crop diversity	1.05	0	0.79	1.65	1.04	1.04	1.05
Herbicides	1.12	0.08	0.81	0.01	1.54	0	0.04
Nitrogen dose	0	1.37	0.11	1.11	0.72	0	0.14
Margin management	0.62	0.17	6.87	5.58	0	0.98	0.22

Spatial structure	7.83	4.83	2.32	7.30	3.30	9.41	1.09
Interactions	9.53	3.51	4.64	19.67	2.29	4.00	18.19
Explained deviance	23.06	13.24	18.05	44.58	10.60	16.65	29.48

Appendix F. Range of values of explanatory variables within spatial resolutions and biogeographic regions.

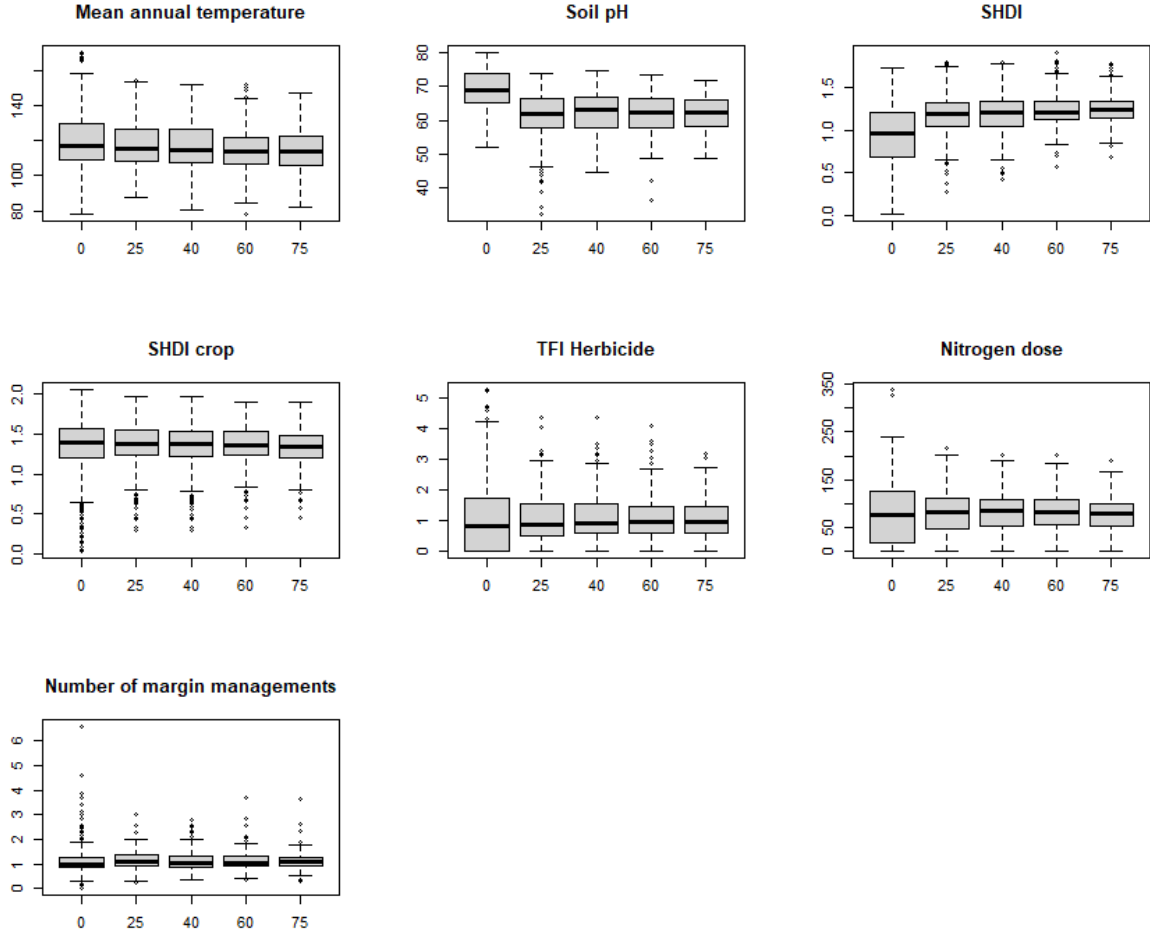


Fig. F.1. Boxplot of environmental predictors by spatial resolution (in km). See **Table 1** for units.

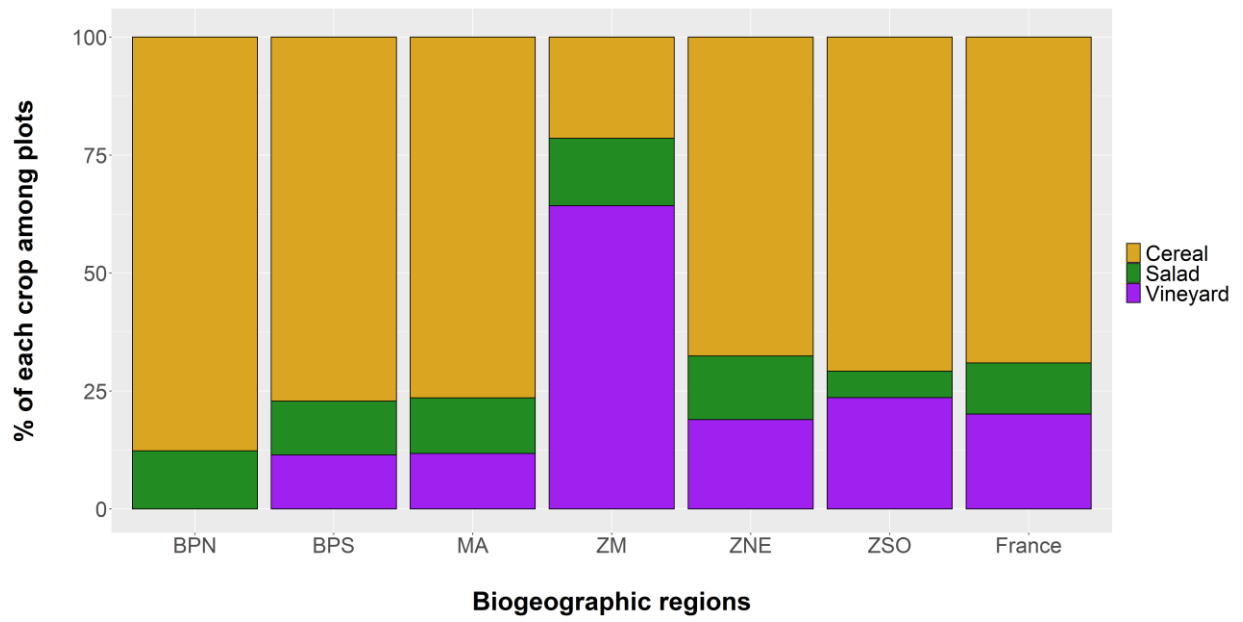


Fig. F.2. Percentages of each crop type among sites surveyed within each biogeographic region. See **Fig. 1** for abbreviations of region names.

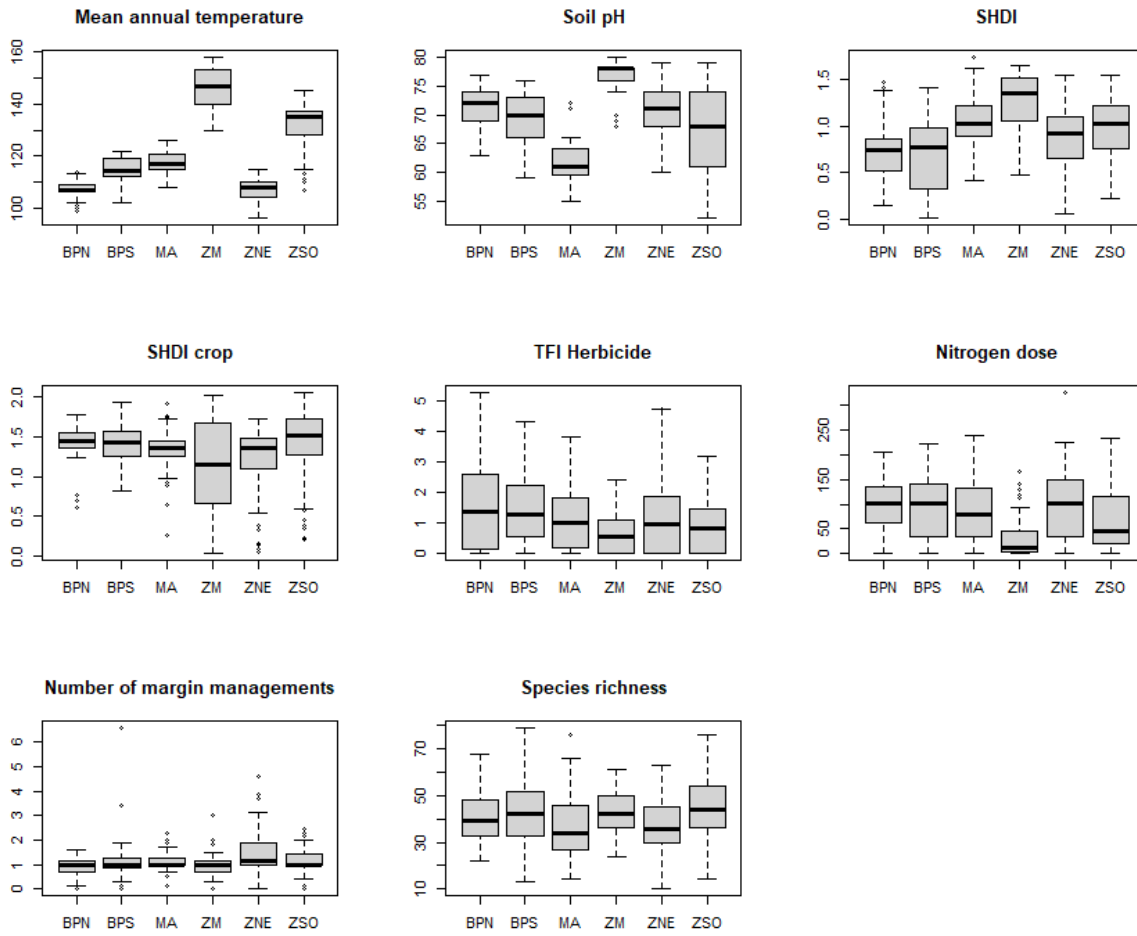


Fig. F.3. Boxplot of environmental predictors by biogeographic region. See **Fig. 1** for abbreviations of region names and **Table 1** for units.

ANNEXE 2 – Supplementary Material of Chapter 2



Womboart. Climate change and agricultural practices. <https://dream.ai>

Appendix A. Details about the sampling protocol in the 500-ENI network.

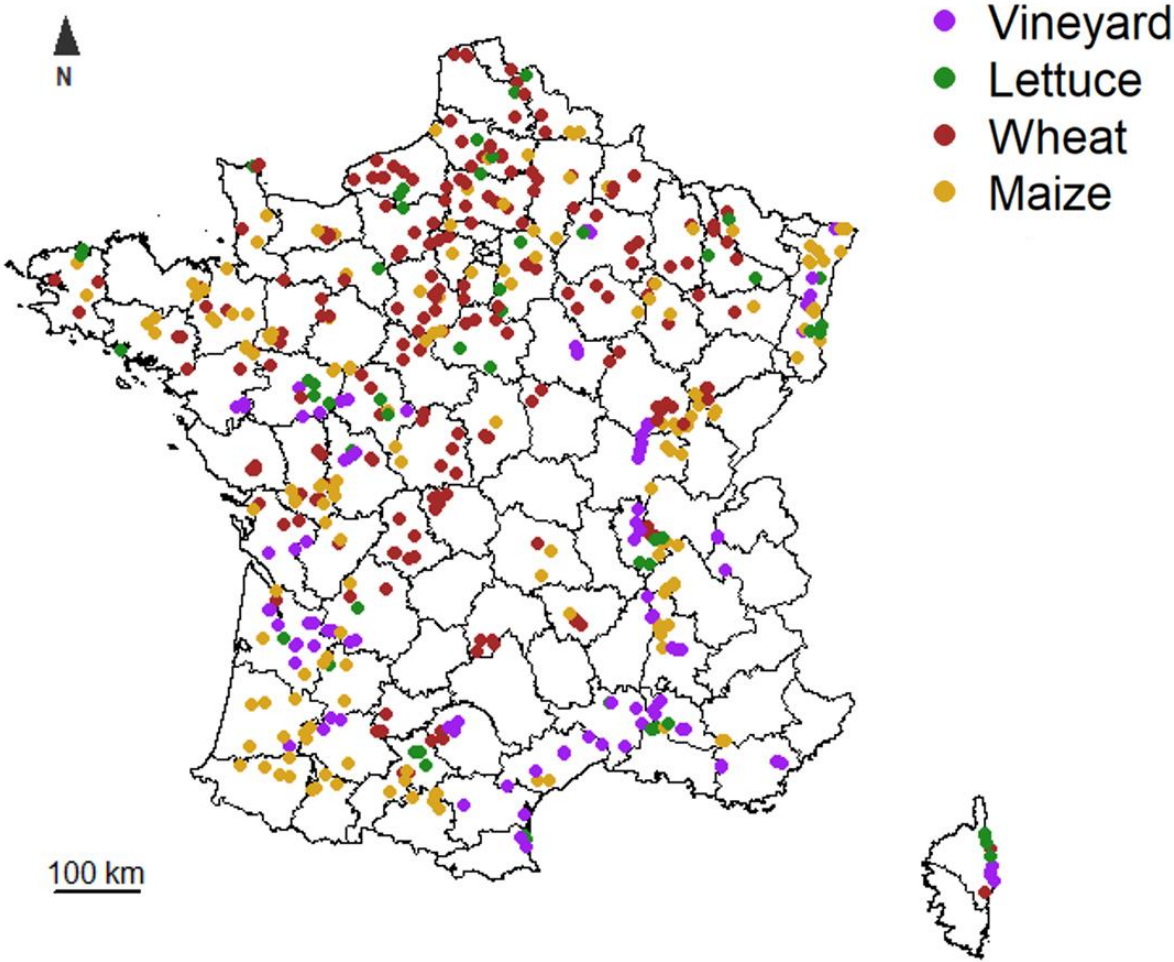


Fig. A.1. Distribution map of the 555 field margins monitored at least one year between 2013 and 2021 in continental France. The black lines represent the limits of departments, a French administrative unit dividing continental France into 95 units. Purple: vineyards (n = 93), green: market gardening crops (n = 50), brown: winter wheat in rotation (n = 178), yellow: maize in rotation (n = 141).

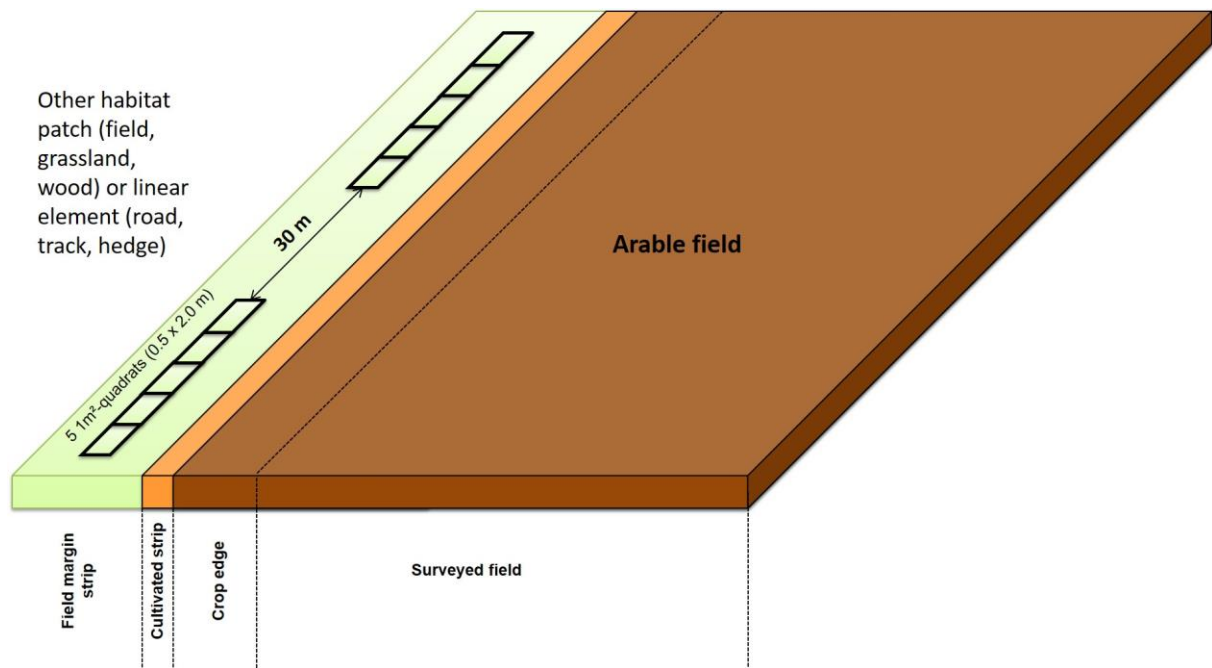
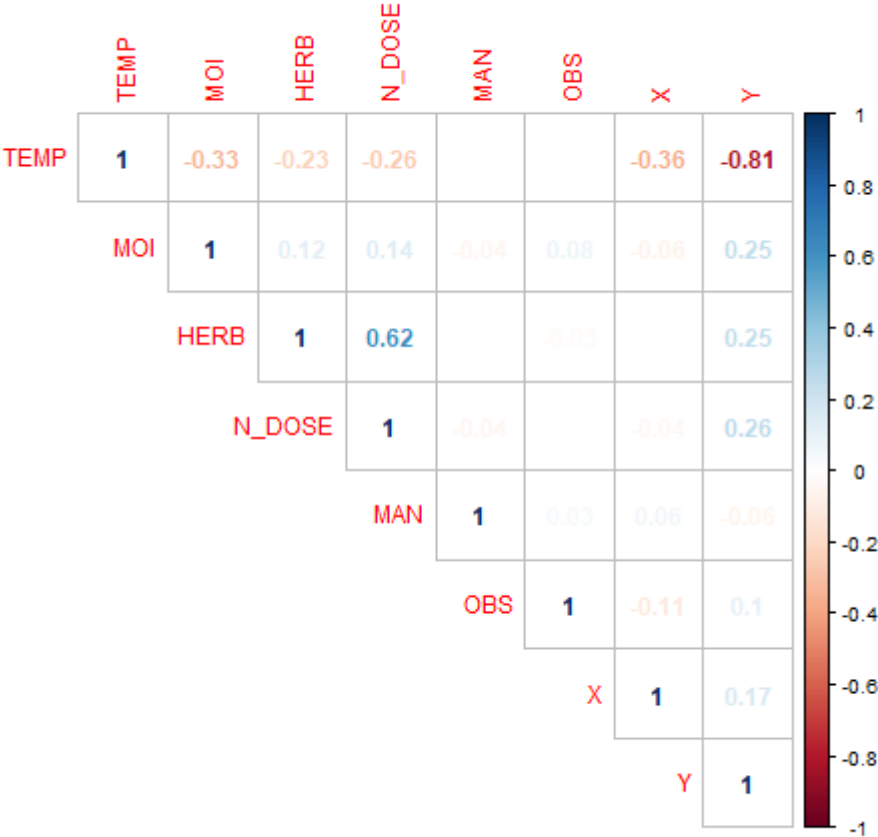


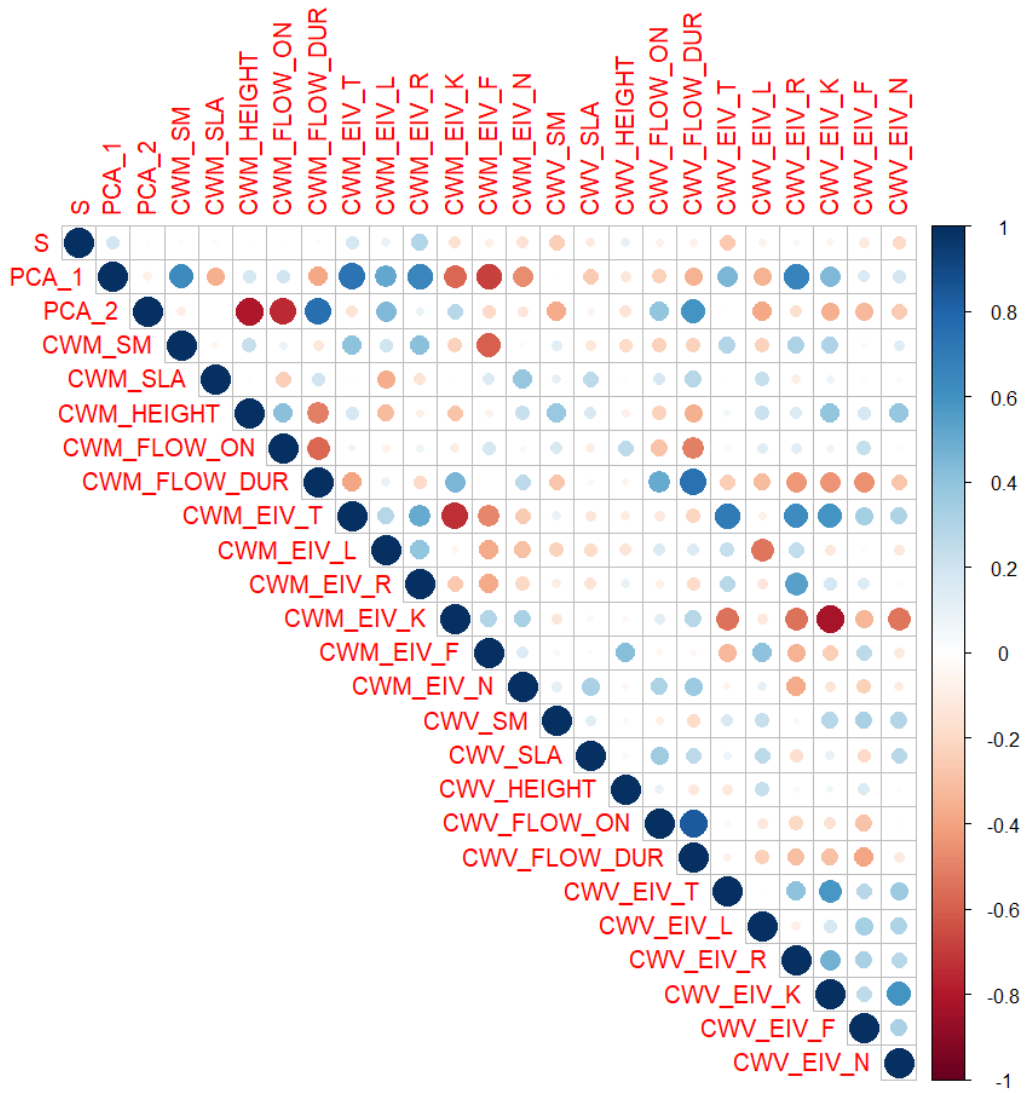
Fig. A.2. Details about the sampling protocol within each field margin (Andrade et al., 2021). The *crop edge* is the 1-6 first meters of the crop. The *cultivated strip* or *crop strip* is outside the last row of crops and is mostly composed of bare soil usually colonized by weed species from the field. The *field margin strip* is the uncultivated herbaceous strip between the *cultivated strip* and the *adjacent habitat*.

Appendix B. Correlation matrix (with Spearman) of (A, C) predictors and (B, D) response variables on the whole dataset at a (A, B) spatial (by site) and (C, D) temporal (by observation) levels. For the spatial level, X and Y are the geographic coordinates of the sites. Abbreviations are in **Table 1**.

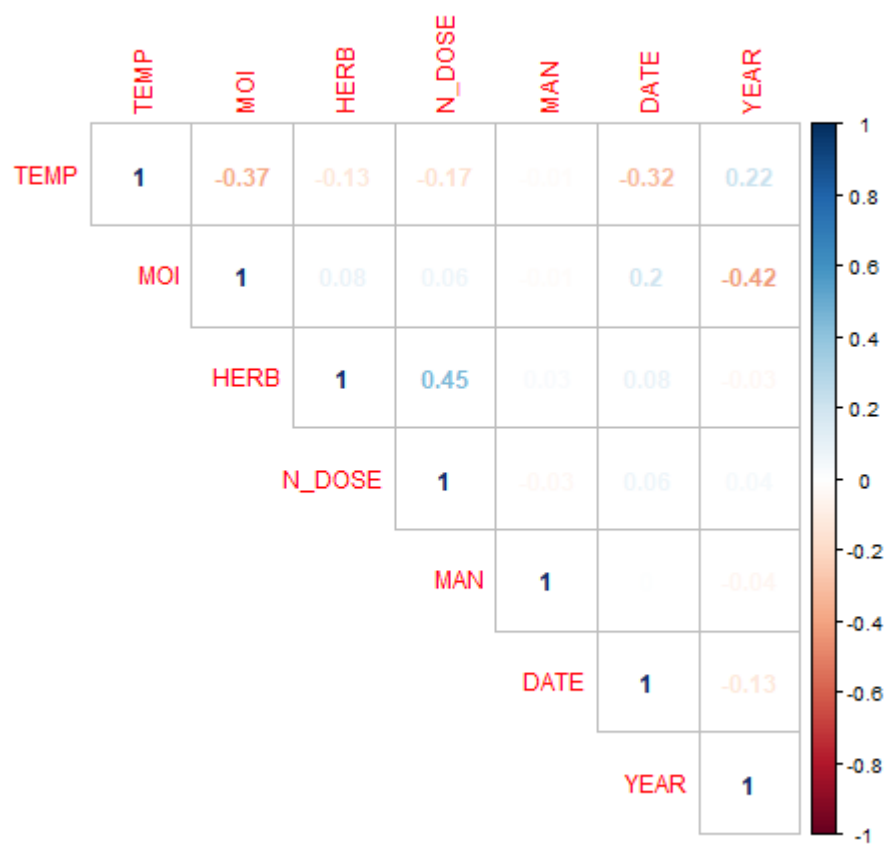
(A)



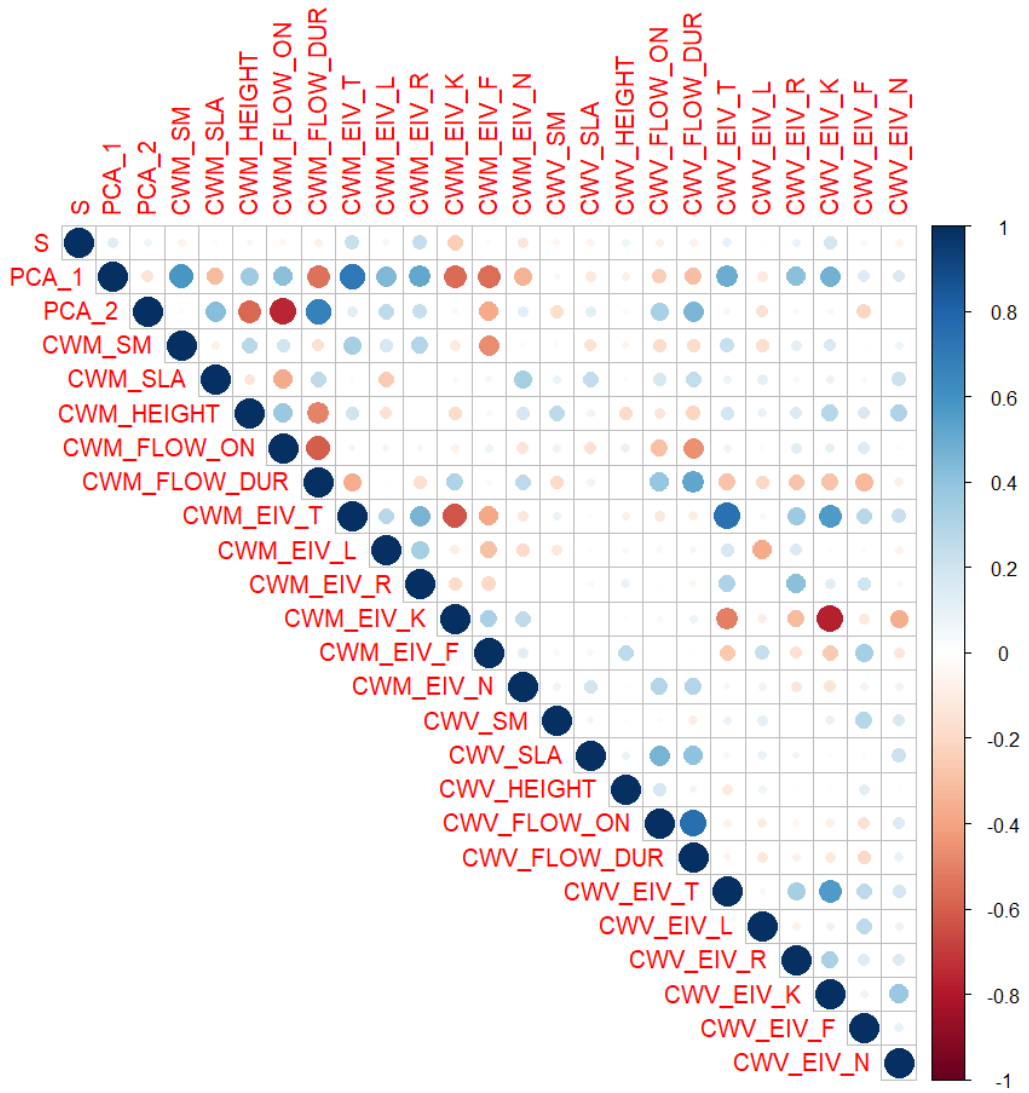
(B)



(c)



(D)



Appendix C. Details on the selection of explanatory variables and functional traits, including informations on data extraction and sources. We also include the references used to develop hypotheses of plant response to climatic and agricultural gradients.

For climatic variables, we decided to focus on temperature and soil moisture. Mean annual temperature and precipitation are known to be tightly related to floristic composition and richness in agroecosystems (Fried et al., 2008). However, we focused our attention on soil moisture rather than precipitation, as it is more integrative of the effective water availability to plants and reflects the interaction between temperature and precipitation (Moles et al., 2014). Concerning agricultural practices, we included the number of herbicide treatments, nitrogen dose applied in fertilizers (within adjacent agricultural fields) and the number of margin management events. These variables have consistently been reported to have a significant effect on field margin communities (Aavik & Liira, 2009; Bassa et al., 2011; Fried et al., 2018). Finally, we added the observation date of the floristic survey in temporal analyses, as some studies have reported a seasonal pattern in the succession of herbaceous species (Bopp et al., 2022; Delaney et al., 2015).

For functional traits, we extracted the specific leaf area (SLA) from LEDA (Kleyer et al., 2008), the maximum plant height from Flora Gallica (Tison & de Foucault, 2014), the seed mass from SID (Liu et al., 2019) and the flowering onset, flowering duration, chorology and Ellenberg values from Baseflor (Julve, 2015). SLA relates to the ability to acquire and use resources (Garnier & Navas, 2012), while maximum plant height at maturity reflects the species' competitive ability and depends on resources and disturbances (Fried et al., 2012; Gaba et al., 2014). Seed mass related to the trade-off between competition and dispersal, with small seeds more likely to recolonize after recurrent disturbances in agroecosystems (Fried et al., 2012; Gaba et al., 2014). Flowering phenology (onset and duration) is key in the response of plant species to agricultural disturbances. Early-flowering species with long flowering are more likely to escape management disturbances, as they produce seeds before the first vegetation management and even long after if their flowering period extends after the last intervention (Fried et al., 2012; Fried et al., 2022; Gaba et al., 2017). We added Ellenberg indicator values which estimate the optimal position of a species along particular environmental gradients (Ellenberg, 1974). We retained Ellenberg values for light (L), temperature (T), continentality

(K), moisture (F), pH (R) and nutrients (N). Most of these indices are expected to depend on climatic and edaphic factors.

References used to develop our hypotheses of plant response to agricultural and climatic gradients (see **Table 1** for abbreviations and colors, **R** = resource, **Di** = disturbance, **Dr** = drought, **T** = increasing temperature, **(+)** = positive relationship, **(-)** = negative relationship, **(+/-)** = relationship with contradictory observations in the literature):

- DATE: **R(-)** / **Di(-)** (Bopp et al., 2022)
- SLA: **R(+)** / **Di(+)** (Borgy et al., 2017; Garnier & Navas, 2012; Kazakou et al., 2016; Wheeler et al., 2023)
Dr(-) (Garnier et al., 2019; Kühn et al., 2021; Moreau et al., 2022)
T(+/-) (Alarcón Villora et al., 2019; Kühn et al., 2021)
- HEIGHT: **R(+)** / **Di(-)** (Gaba et al., 2014; Wheeler et al., 2023)
Dr(+/-) (Garnier et al., 2019; Kühn et al., 2021; Moreau et al., 2022)
T(+/-) (Alarcón Villora et al., 2019; Kühn et al., 2021)
- SM: **R(+)** / **Di(-)** (Gaba et al., 2014; MacLaren et al., 2020; Pakeman et al., 2009)
Dr(+) (Alarcón Villora et al., 2019; Cochrane et al., 2015; Garnier et al., 2019)
T(+) (Thuiller et al., 2005)
- FLOW_ON: **Di(-)** (Gaba et al., 2017; MacLaren et al., 2020)
Dr(+) / **T(+)** (Nordt et al., 2021; Peters et al., 2014)
- FLOW_DUR: **Di(+)** (Fried et al., 2022; MacLaren et al., 2020)
Dr(-) / **T(-)** (by opposition to flowering onset)
- EIV_N: **R(+)** (Fried et al., 2009)
- EIV_F: **Dr(-)** (Stanik et al., 2021)
- EIV_T: **Dr(+)** (Stanik et al., 2021)
T(+) (Fried et al., 2020; Martin et al., 2019)
- S: **R(+/-)** (Grime, 1988; Tilman, 1987)
Di(+/-) intermediate disturbance hypothesis (Connell, 1978 *in* Bassa et al., 2012)
Dr(+/-) / **T(+/-)** (Duchenne et al., 2021; Thuiller et al., 2005)
- CWM_C: **R(+)** / **Di(-)** / **Dr(-)** (Grime, 1977, 1988)
- CWM_S: **R(-)** / **Di(-)** / **Dr(+)** (Grime, 1977, 1988)

- CWM_R: **Di(+)** (Grime, 1977, 1988)

References

- Aavik, T., & Liira, J. (2009). Agrotolerant and high nature-value species—Plant biodiversity indicator groups in agroecosystems. *Ecological Indicators*, *9*(5), 892–901. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.10.006>
- Alarcón Villora, R., Hernández Plaza, E., Navarrete, L., Sánchez, M. J., & Sánchez, A. M. (2019). Climate and tillage system drive weed communities' functional diversity in a Mediterranean cereal-legume rotation. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *283*, 106574. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106574>
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *141*(3–4), 455–460. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.04.012>
- Bassa, M., Chamorro, L., José-María, L., Blanco-Moreno, J. M., & Sans, F. X. (2012). Factors affecting plant species richness in field boundaries in the Mediterranean region. *Biodiversity and Conservation*, *21*(4), 1101–1114. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0245-y>
- Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., & Fried, G. (2022). Relative importance of region, seasonality and weed management practice effects on the functional structure of weed communities in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *330*, 107892. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.107892>
- Borgy, B., Violle, C., Choler, P., Denelle, P., Munoz, F., Kattge, J., Lavorel, S., Loranger, J., Amiaud, B., Bahn, M., van Bodegom, P. M., Brisse, H., Debarros, G., Diquelou, S., Gachet, S., Jolivet, C., Lemauviel-Lavenant, S., Mikolajczak, A., Olivier, J., ... Garnier, E. (2017). Plant community structure and nitrogen inputs modulate the climate signal on leaf traits. *Global Ecology and Biogeography*, *26*(10), 1138–1152. <https://doi.org/10.1111/geb.12623>
- Cochrane, A., Yates, C. J., Hoyle, G. L., & Nicotra, A. B. (2015). Will among-population variation in seed traits improve the chance of species persistence under climate change?:

- Among-population variation in seed traits. *Global Ecology and Biogeography*, 24(1), 12–24. <https://doi.org/10.1111/geb.12234>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Delaney, J. T., Jokela, K. J., & Debinski, D. M. (2015). Seasonal succession of pollinator floral resources in four types of grasslands. *Ecosphere*, 6(11), 1–14. <https://doi.org/10.1890/ES15-00218.1>
- Duchenne, F., Martin, G., & Porcher, E. (2021). European plants lagging behind climate change pay a climatic debt in the North, but are favoured in the South. *Ecology Letters*, 24(6), 1178–1186. <https://doi.org/10.1111/ele.13730>
- Ellenberg, H. (1974). Indicator values of vascular plants in central Europe. *Scripta Geobotanica*, 9, 97.
- Fried, G., Blanchet, C., Cazenave, L., Bopp, M.-C., Kazakou, E., Metay, A., Christen, M., Alard, D., & Cordeau, S. (2022). Consistent response of weeds according to Grime's CSR strategies along disturbance and resource gradients in Bordeaux vineyards. *Weed Research*, 62(5), 347–359. <https://doi.org/10.1111/wre.12549>
- Fried, G., Chauvel, B., Munoz, F., & Reboud, X. (2020). Which Traits Make Weeds More Successful in Maize Crops? Insights from a Three-Decade Monitoring in France. *Plants*, 9(1), 40. <https://doi.org/10.3390/plants9010040>
- Fried, G., Kazakou, E., & Gaba, S. (2012). Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 158, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Fried, G., Norton, L. R., & Reboud, X. (2008). Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 128(1–2), 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., & Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*, 142(1), 238–243.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021>

- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., & Navas, M.-L. (2014). Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*, *34*(1), 103–119. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0166-5>
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretnolle, 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 Research*, *57*(3), 123–147. <https://doi.org/10.1111/wre.12245>
- Garnier, E., & Navas, M.-L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, *32*(2), 365–399. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0036-y>
- Garnier, E., Vile, D., Roumet, C., Lavorel, S., Grigulis, K., Navas, M.-L., & Lloret, F. (2019). Inter- and intra-specific trait shifts among sites differing in drought conditions at the north western edge of the Mediterranean Region. *Flora*, *254*, 147–160. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.07.009>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, *111*(982), 1169–1194.
- Grime, J. P. (1988). The C-S-R model of primary plant strategies—Origins, implications and tests. In L. D. Gottlieb & S. K. Jain, *Plant Evolutionary Biology* (pp. 371–393). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1207-6_14
- Julve, P. (2015). *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm>
- Kazakou, E., Fried, G., Richarte, J., Gimenez, O., Violle, C., & Metay, A. (2016). A plant trait-based response-and-effect framework to assess vineyard inter-row soil management. *Botany Letters*, *163*(4), 373–388. <https://doi.org/10.1080/23818107.2016.1232205>
- Kleyer, M., Bekker, R. m., Knevel, I. c., Bakker, J. p., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J. m., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G. m., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., ... Peco, B. (2008). The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of the Northwest

- European flora. *Journal of Ecology*, 96(6), 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Kühn, N., Tovar, C., Carretero, J., Vandvik, V., Enquist, B. J., & Willis, K. J. (2021). Globally important plant functional traits for coping with climate change. *Frontiers of Biogeography*, 13(4). <https://doi.org/10.21425/F5FBG53774>
- Liu, U., Cossu, T. A., & Dickie, J. B. (2019). Royal Botanic Gardens, Kew's Seed Information Database (SID): A compilation of taxon-based biological seed characteristics or traits. *Biodiversity Information Science and Standards*, 1. <https://go.gale.com/ps/i.do?p=AONE&sw=w&issn=25350897&v=2.1&it=r&id=GALE%7CA646393875&sid=googleScholar&linkaccess=abs>
- MacLaren, C., Storkey, J., Menegat, A., Metcalfe, H., & Dehnen-Schmutz, K. (2020). An ecological future for weed science to sustain crop production and the environment. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 40(4), 24. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00631-6>
- Martin, G., Devictor, V., Motard, E., Machon, N., & Porcher, E. (2019). Short-term climate-induced change in French plant communities. *Biology Letters*, 15(7), 20190280. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0280>
- Moles, A. T., Perkins, S. E., Laffan, S. W., Flores-Moreno, H., Awasthy, M., Tindall, M. L., Sack, L., Pitman, A., Kattge, J., Aarssen, L. W., Anand, M., Bahn, M., Blonder, B., Cavender-Bares, J., Cornelissen, J. H. C., Cornwell, W. K., Díaz, S., Dickie, J. B., Freschet, G. T., ... Bonser, S. P. (2014). Which is a better predictor of plant traits: Temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, 25(5), 1167–1180. <https://doi.org/10.1111/jvs.12190>
- Moreau, D., Busset, H., Matejcek, A., Prudent, M., & Colbach, N. (2022). Water limitation affects weed competitive ability for light. A demonstration using a model-based approach combined with an automated watering platform. *Weed Research*, 62(6), 381–392. <https://doi.org/10.1111/wre.12554>
- Nordt, B., Hensen, I., Bucher, S. F., Freiberg, M., Primack, R. B., Stevens, A., Bonn, A., Wirth, C., Jakubka, D., Plos, C., Sporbert, M., & Römermann, C. (2021). The PhenObs initiative: A standardised protocol for monitoring phenological responses to climate change using herbaceous plant species in botanical gardens. *Functional Ecology*, 35(4), 821–834. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13747>

- Pakeman, R. J., Lepš, J., Kleyer, M., Lavorel, S., Garnier, E., & Consortium, the V. (2009). Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 148–159. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05548.x>
- Peters, K., Breitsameter, L., & Gerowitt, B. (2014). Impact of climate change on weeds in agriculture: A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 34(4), 707–721. <https://doi.org/10.1007/s13593-014-0245-2>
- Stanik, N., Peppler-Lisbach, C., & Rosenthal, G. (2021). Extreme droughts in oligotrophic mountain grasslands cause substantial species abundance changes and amplify community filtering. *Applied Vegetation Science*, 24(4), e12617. <https://doi.org/10.1111/avsc.12617>
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., & Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
- Tilman, D. (1987). Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecological Monographs*, 57(3), 189–214. <https://doi.org/10.2307/2937080>
- Tison, J. M., & de Foucault, B. (2014). *Flora Gallica: Flore de France*. Biotope.
- Wheeler, G. R., Brassil, C. E., & Knops, J. M. H. (2023). Functional traits' annual variation exceeds nitrogen-driven variation in grassland plant species. *Ecology*, 104(2), e3886. <https://doi.org/10.1002/ecy.3886>

Appendix D. Null models to correct for CWV dependence on species richness.

Randomization was repeated 999 times to produce a random distribution of CWV values. From these simulated values, we computed an effect size (ES) with the following formula:

$$ES = \frac{\text{number}(\text{null} < \text{obs})}{999} - 0.5$$

Where *number (null < obs)* is the number of simulated CWV out of 999 that are smaller than the observed CWV. Positive ES values denote a convergence in the trait values within the community, while negative ES values indicate a divergence. We chose this form of standardization over Standardized Effect Sizes, because some of our null distributions were not normal and skewed (Bernard-Verdier et al., 2012; Perronne et al., 2017).

References

- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, *100*(6), 1422–1433. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12003>
- Perronne, R., Munoz, F., Borgy, B., Reboud, X., & Gaba, S. (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. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.01.004>

Appendix E. Details about removed values in predictors and analysis methods.

Table E.1. For spatial models (SARs). Here, the distribution was necessarily Gaussian. For some predictors, some values were removed, because the distribution of these variables was too skewed, resulting in model estimation errors for these values.

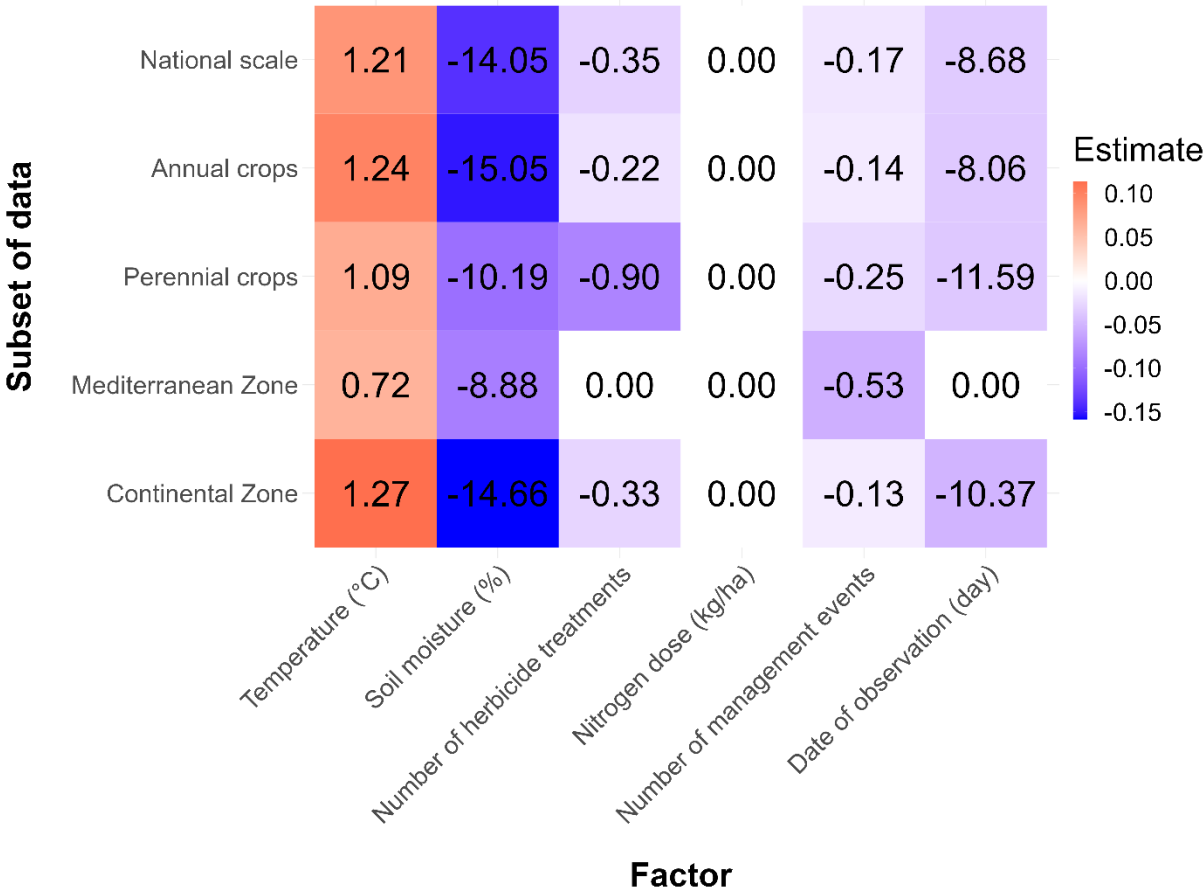
		Removed values	
CWM	}	Species richness	
		PCA Axis 1	
		PCA Axis 2	
		Seed mass	
		Specific leaf area	
		Maximum plant height	All values superior to 4m (two creepers species). These values were directly removed within traits and not CWM.
		Flowering onset	
		Flowering duration	
		Ellenberg-T	All values superior to 5.2 (high thermophily)
		Ellenberg-L	
		Ellenberg-R	
		Ellenberg-K	All values inferior to 4.8 (low continentality)
		Ellenberg-F	
		Ellenberg-N	
		All CWVs	

Table E.2. For temporal models (GAMMs). Some values of CWM of Ellenberg-K were removed as their frequency far exceeded that of all others, thus yielding to a non-Gaussian distribution.

	Removed values	Distribution law of the temporal model (GAMM)
Species richness		Negative binomial
PCA Axis 1		Gaussian
PCA Axis 2		Gaussian
Seed mass		Gamma (link = log)
Specific leaf area		Gaussian
Maximum plant height	All values superior to 4m (two creepers species) These values were directly removed within traits and not CWM.	Gaussian
Flowering onset		Gaussian
Flowering duration		Gaussian
Ellenberg-T		Gamma (link = log)
Ellenberg-L		Gaussian
Ellenberg-R		Gaussian
Ellenberg-K	All values equal to 5 (intermediate continentality)	Gaussian
Ellenberg-F		Gaussian
Ellenberg-N		Gaussian
All CWVs		Gaussian

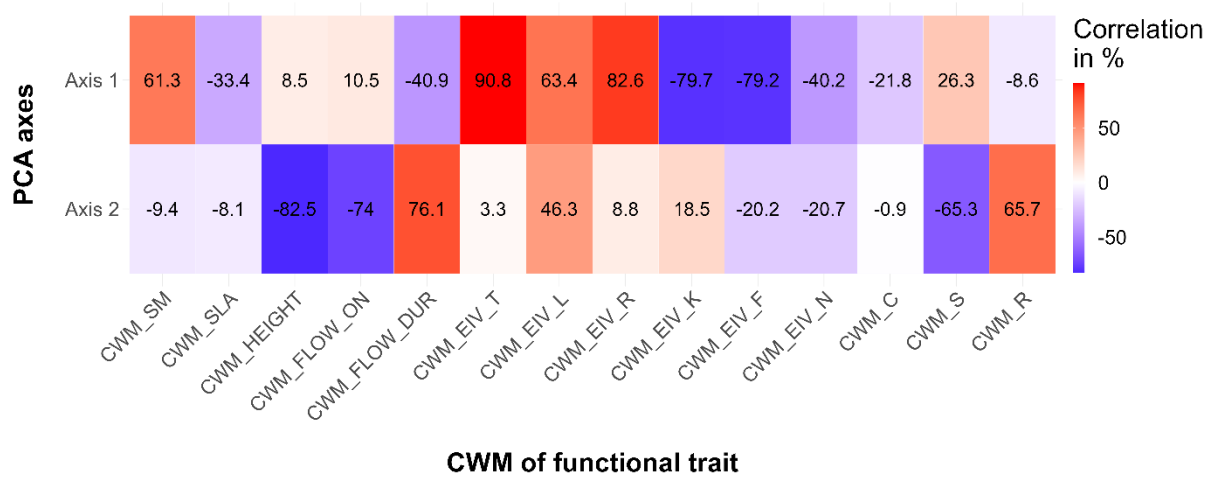
CWM {

Appendix F. Estimates of the temporal models (GAMM) of each predictor with the year as the only explanatory factor. Note that estimates are computed for a decade and are only comparable for the same predictor. In row, the different subsets of data (see **Fig. 1**) and in column, the explanatory factors. Non-significant coefficients are noted as 0.



Appendix G. Details about PCA on CWM of functional traits and PCA on functional traits of species. Abbreviations are in **Table 1**.

(A)



(B)

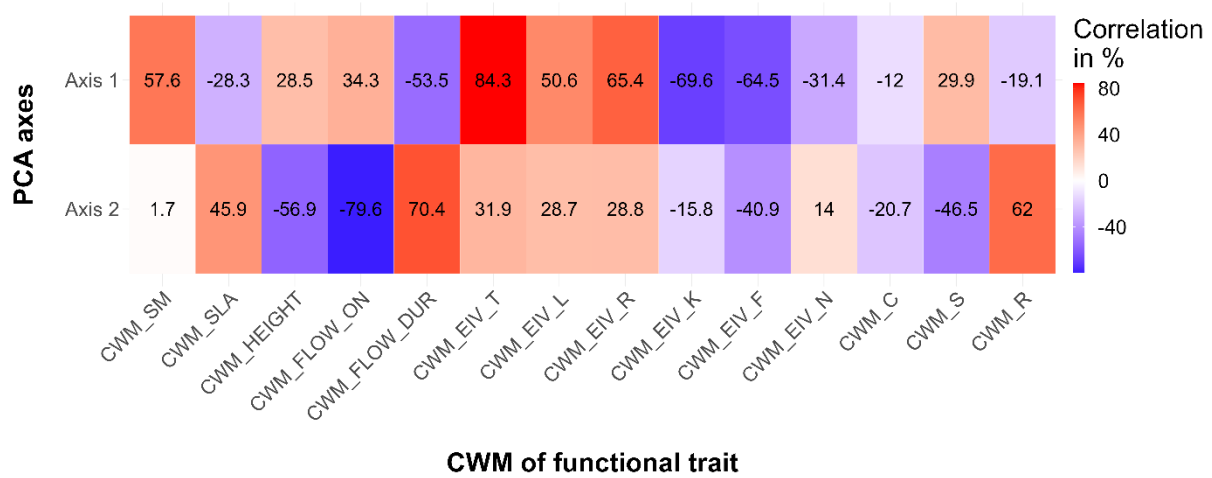


Fig. G.1. Correlation of each functional trait to PCA axes (**Fig. 3**), for (A) PCA on CWM of functional traits computed by site and (B) PCA on CWM of functional traits computed by observation.

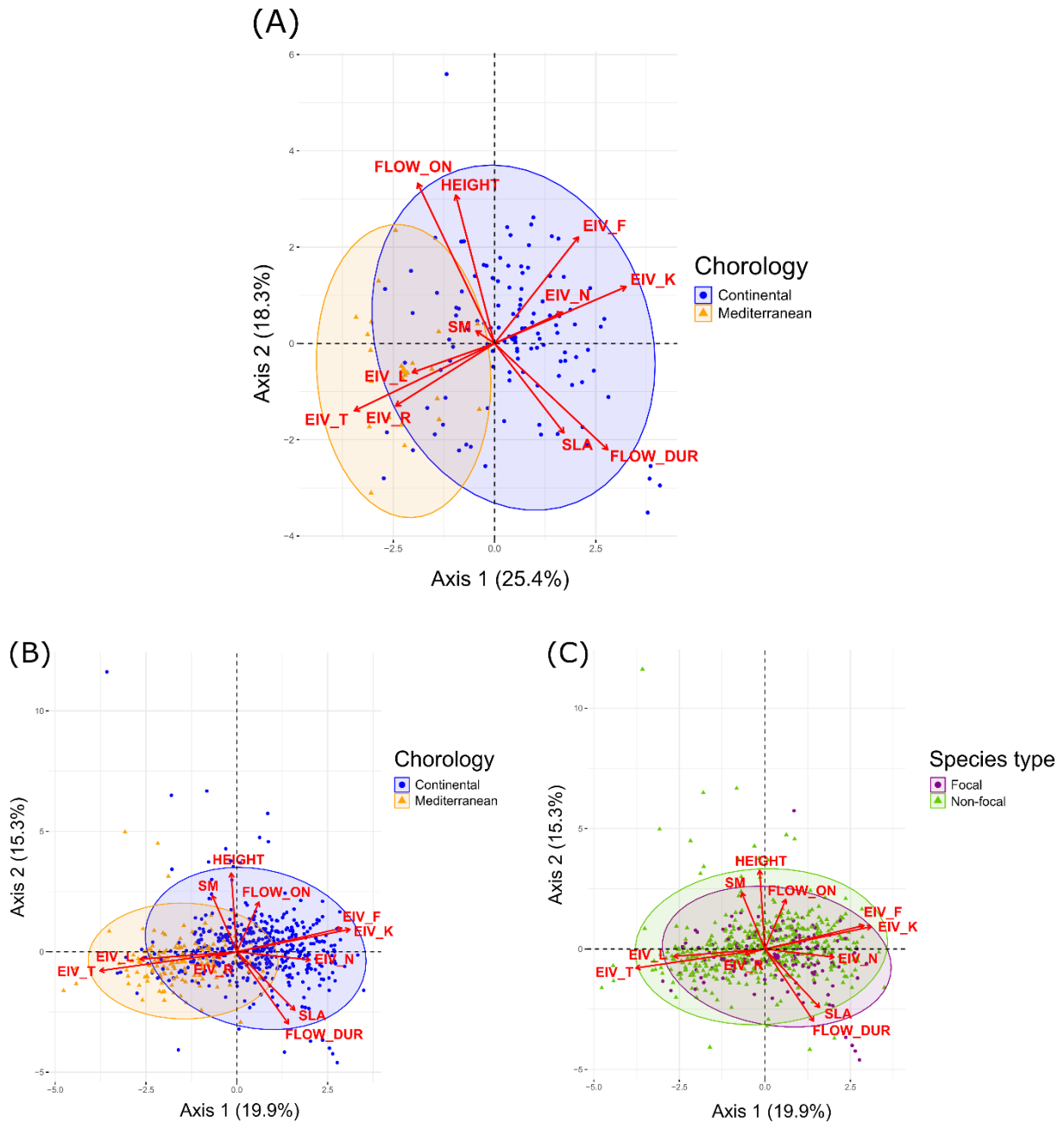


Fig. G.2. Normed PCA on functional traits of the (A) 140 focal species and (B-C) 601 species for which we have all the traits. The chorology of species was extracted from Baseflor (Julve, 2015) and is depicted by colored ellipses in (A) and (B). In (C), the set of focal species is compared to the set of non-focal species. The difference between the two sets of species was assessed with Wilcoxon tests and was significant for the axis 1 ($p = 0.001$) and 2 ($p = 0.003$). However, the results of temporal models, on the entire species dataset did not differ from those obtained with the focal species (not shown here).

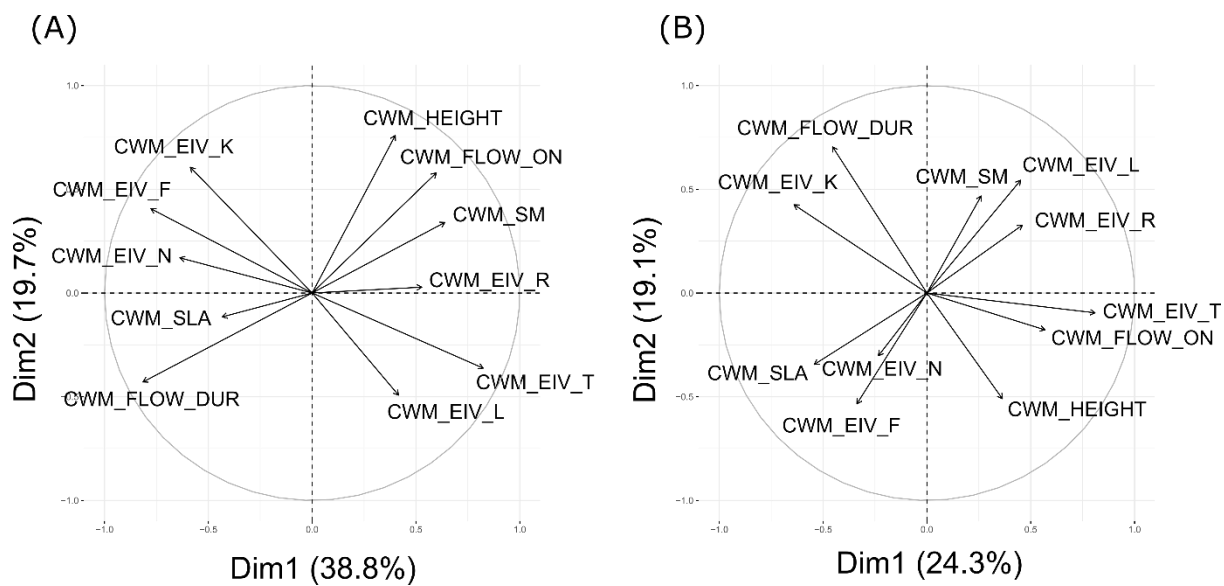
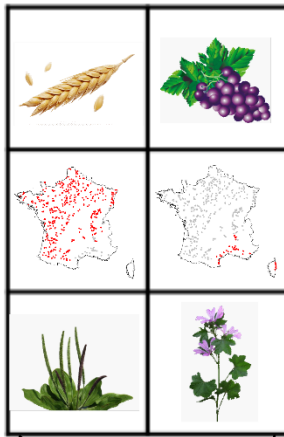


Fig. G.3. Normed PCA on CWM of functional traits computed by observation (first two axes), as in the **Fig. 3B**. (A) For annual species. (B) For perennial species.

Appendix H. Results of temporal models (GAMM) implemented on each response variable (in rows) as illustrated in **Fig. 4**, for different subset of data (**Fig. 1**). Explanatory factors are in columns. The legend indicates the corresponding order of cells with the order of data subsets. Trait names refer to the CWM (results on CWV not shown here). Colored cells are the significant estimates (p-value threshold of 0.01). Positive estimates are in red, negative estimates in blue, and the strength of the relationship (based on the standardized estimates) is reflected by the lightness of the color (weaker when lighter).

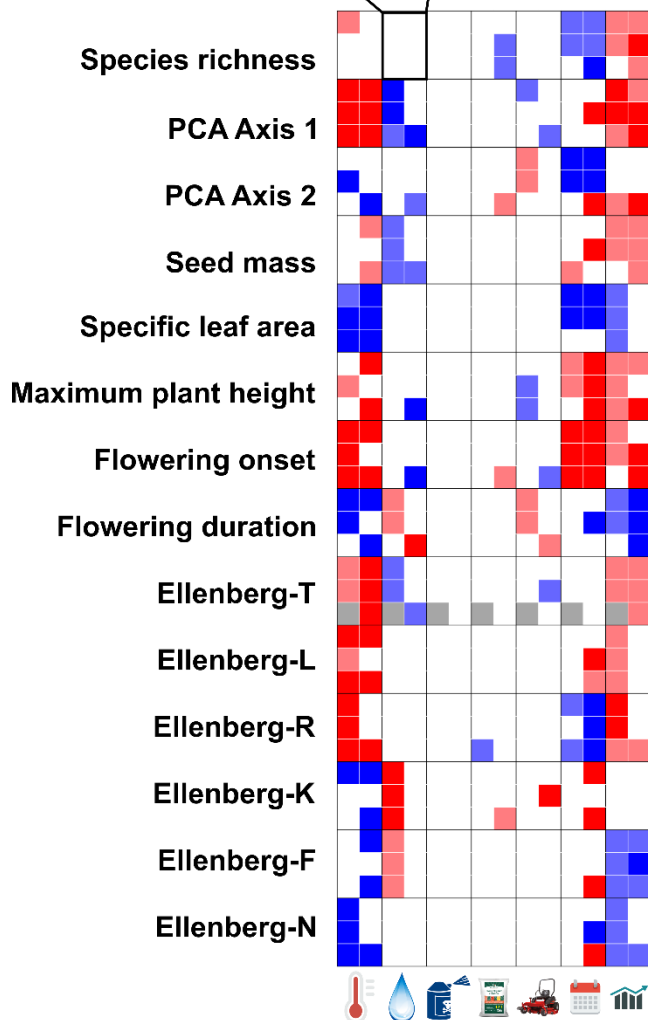
LEGEND










Annual VS perennial crop

Continental VS Mediterranean region

Perennial VS annual species



Legend

-  Temperature (°C)
-  Soil moisture (10%)
-  Number of herbicide treatments
-  Nitrogen dose (kg/ha)
-  Number of management events
-  Date of observation (day)
-  Decade (yearx10)

ANNEXE 3 – Supplementary Material of Chapter 3



Womboart. Beetle. <https://dream.ai>

Appendix A. Details about the sampling protocols.

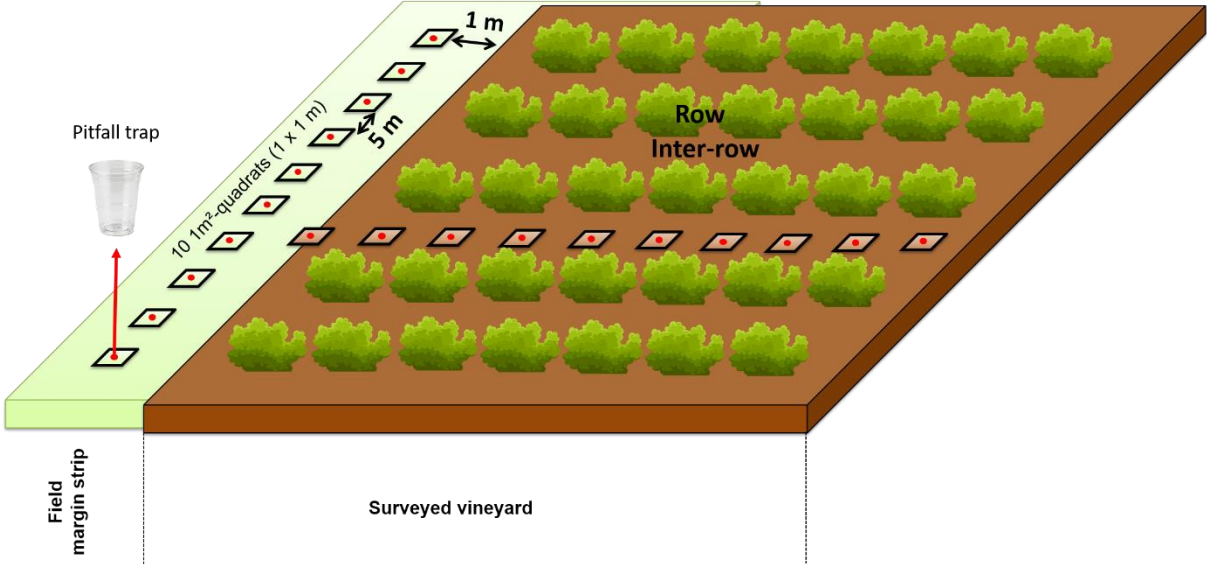


Fig. A.1. Details about the sampling protocol of flora and beetles within each vineyard in the local network. The *field margin strip* is the uncultivated herbaceous strip between the *surveyed vineyard* and the *adjacent habitat*.

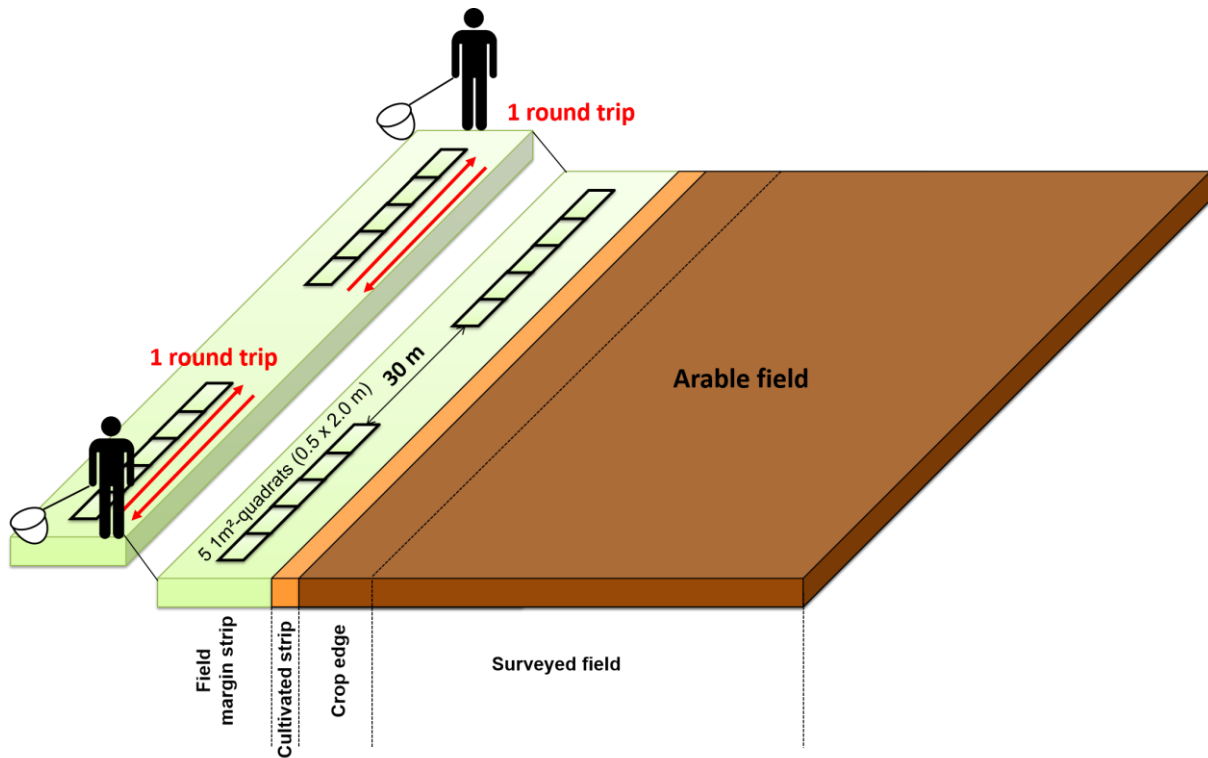


Fig. A.2. Details about the sampling protocol of flora and beetles within each field margin in the 500-ENI national network (Andrade et al., 2021). The *crop edge* is the 1-6 first meters of the crop. The *cultivated strip* or *crop strip* is outside the last row of crops and is mostly composed of bare soil usually colonized by weed species from the field. The *field margin strip* is the uncultivated herbaceous strip between the *cultivated strip* and the *adjacent habitat*. For each transect, the observer made a round trip with a sweep net.

Appendix B. List of beetle species identified in the local vineyard network.

Table B.1. List of weevil species.

Species name	Family
<i>Aspidapion radiolus</i>	Brentidae
<i>Baris laticollis</i>	Curculionidae
<i>Brachycerus muricatus</i>	Curculionidae
<i>Brachycerus undatus</i>	Curculionidae
<i>Brachypera dauci</i>	Curculionidae
<i>Brachypera zoilus</i>	Curculionidae
<i>Catapion sp.</i>	Brentidae
<i>Cleopomiarus plantarum</i>	Curculionidae
<i>Cleopomiarus sp.</i>	Curculionidae
<i>Coniocleonus excoriatus</i>	Curculionidae
<i>Coniocleonus nigrosuturatus</i>	Curculionidae
<i>Cycloderes guinardi</i>	Curculionidae
<i>Graptus triguttatus</i>	Curculionidae
<i>Hypera nigrirostris</i>	Curculionidae
<i>Hypera postica</i>	Curculionidae
<i>Ischnopteration sp.</i>	Brentidae
<i>Lixus angustus</i>	Curculionidae
<i>Lixus vilis</i>	Curculionidae
<i>Malvaevora timida</i>	Curculionidae
<i>Mecaspis alternans</i>	Curculionidae
<i>Mecinus circulatus</i>	Curculionidae
<i>Mecinus pyraster</i>	Curculionidae
<i>Oprohinus consputus</i>	Curculionidae
<i>Pachytychius hordei</i>	Curculionidae
<i>Protapion sp.</i>	Brentidae
<i>Pseudapion rufirostre</i>	Brentidae
<i>Pseudocleonus cinereus</i>	Curculionidae
<i>Pseudomeira flavipennis</i>	Curculionidae
<i>Sitona discoideus</i>	Curculionidae
<i>Sitona hispidulus</i>	Curculionidae
<i>Sitona humeralis</i>	Curculionidae
<i>Sitona lineatus</i>	Curculionidae
<i>Sitona puncticollis</i>	Curculionidae
<i>Sitona suturalis</i>	Curculionidae
<i>Smicronyx cyaneus</i>	Curculionidae
<i>Smicronyx reichi</i>	Curculionidae
<i>Stenophorus striatopunctatus</i>	Curculionidae

<i>Stenopterapion sp.</i>	Brentidae
<i>Strophomorphus porcellus</i>	Curculionidae
<i>Styphlus penicillus</i>	Curculionidae
<i>Tychius aureolus</i>	Curculionidae
<i>Tychius sp.</i>	Curculionidae

Table B.2. List of other beetle species (ground beetles, mainly carabids). Dietary preferences were partly obtained from Tronquet (2014) and expert knowledge (L.S.).

Species name	Family	Super-family	Diet
<i>Acinopus</i> (<i>Oedematicus</i>) <i>megacephalus</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Acrossus luridus</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Agriotes sordidus</i>	Elateridae	Elateroidea	phytophagous, larvae rhizophagous
<i>Amara aenea</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Amara eurynota</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Amphicerus</i> <i>bimaculatus</i>	Bostrichidae	Bostrichoidea	phytophagous
<i>Anchomenus dorsalis</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Aphodius</i> (<i>Melinopterus</i>) <i>consputus</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Aphodius</i> (<i>Melinopterus</i>) <i>tingens</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Aphodius</i> (<i>Nialus</i>) <i>varians</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Asaphidion stierlini</i>	Trechidae	Caraboidea	predator
<i>Asida</i> (<i>polasida</i>) <i>sericea</i>	Tenebrionidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Atholus</i> <i>duodecimstriatus</i>	Histeridae	Hydrophiloidea	predator
<i>Atomaria scutellaris</i>	Cryptophagidae	Cucujoidea	detritivore
<i>Badister bullatus</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Bembidion</i> (<i>Chlorodium</i>) <i>pygmaeum</i>	Trechidae	Caraboidea	predator
<i>Bembidion sp</i>	Trechidae	Caraboidea	predator

<i>Brachinus</i> (<i>Brachynidius</i>) <i>bodemeyeri</i>	Brachinidae	Caraboidea	predator
<i>Brachinus sclopeta</i>	Brachinidae	Caraboidea	predator
<i>Bruchidius tibialis</i>	Chrysomelidae	Chrysomeloidea	granivorous
<i>Bruchus atomarius</i>	Chrysomelidae	Chrysomeloidea	granivorous
<i>Calathus fuscipes</i> <i>punctipennis</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Carabus (Megodontus)</i> <i>purpurascens</i> <i>baeterrensis</i>	Carabidae	Caraboidea	predator
<i>Carabus auratus</i>	Carabidae	Caraboidea	predator
<i>Carterus fulvipes</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Chlaenius</i> (<i>Chlaeniellus</i>) <i>nigricornis</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Cicindela</i> <i>pseudomaroccana</i>	Cicindelidae	Caraboidea	predator
<i>Cidnopus pilosus</i>	Elateridae	Elateroidea	phytophagous, larvae rhizophagous
<i>Cordicomus instabilis</i>	Anthicidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Dermestes mustelinus</i>	Dermestidae	Bostrichoidea	scavenger
<i>Dermestes sardous</i>	Dermestidae	Bostrichoidea	scavenger
<i>Dixus clypeatus</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Drasterius</i> <i>bimaculatus</i>	Elateridae	Elateroidea	larvae terricolous and rhizophagous
<i>Dromius linearis</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Esymus merdarius</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Euonthophagus</i> <i>amyntas</i>	Scarabaeidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Harpalus dimidiatus</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Harpalus</i> <i>distinguendus</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Harpalus pygmaeus</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator
<i>Hirticollis hispidus</i>	Anthicidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Hirticollis</i> <i>quadriguttatus</i>	Anthicidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Hister</i> <i>quadrimaculatus</i>	Histeridae	Hydrophiloidea	predator
<i>Kissister minimus</i>	Histeridae	Hydrophiloidea	predator
<i>Leiodes sp</i>	Leiodidae	Staphylinoidea	detritivore
<i>Leptaleus rodriguessi</i>	Anthicidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Licinus granulatus</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator

<i>Margarinotus</i> (<i>Grammostethus</i>) <i>ruficornis</i>	Histeridae	Hydrophiloidea	predator
<i>Margarinotus</i> <i>merdarius</i>	Histeridae	Hydrophiloidea	predator
<i>Microlestes abeillei</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Microlestes fulvibasis</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Microlestes luctuosus</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Monotoma brevicollis</i>	Monotomidae	Cucujoidea	detritivore
<i>Morychus aeneus</i>	Byrrhidae	Byrrhoidea	detritivore
<i>Nalassus assimilis</i>	Tenebrionidae	Tenebrionoidea	detritivore and lichenophagous
<i>Nebria brevicollis</i>	Nebriidae	Caraboidea	predator
<i>Nebria salina</i>	Nebriidae	Caraboidea	predator
<i>Notiophilus biguttatus</i>	Nebriidae	Caraboidea	predator
<i>Notiophilus substriatus</i>	Nebriidae	Caraboidea	predator
<i>Ochthebius dilatatus</i>	Hydraenidae	Staphylinoidea	probably detritivore
<i>Olistophus fuscatus</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Onthophagus</i> (<i>Furconthophagus</i>) <i>furcatus</i>	Scarabaeidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Onthophagus</i> (<i>Palaeonthophagus</i>) <i>ruficapillus</i>	Scarabaeidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Onthophagus vacca</i>	Scarabaeidae	Scarabaeoidea	coprophagous
<i>Opatrum sabulosum</i>	Tenebrionidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Pedinus meridianus</i>	Tenebrionidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Phylan abbreviatus</i>	Tenebrionidae	Tenebrionoidea	detritivore
<i>Platyderus ruficollis</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Pleurophorus caesus</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	detritivore
<i>Poecilus cupreus</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Poecilus kugelanni</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Poecilus purpurascens</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Poecilus sericeus</i>	Harpalidae	Caraboidea	predator
<i>Rhyssemus germanus</i>	Aphodiidae	Scarabaeoidea	detritivore
<i>Scobicia chevrieri</i>	Bostrichidae	Bostrichoidea	phytophagous
<i>Silpha puncticollis</i>	Silphidae	Staphylinoidea	scavenger
<i>Spermophagus</i> <i>sericeus</i>	Chrysomelidae	Chrysomeloidea	granivorous
<i>Stenolophus teutonius</i>	Harpalidae	Caraboidea	granivorous predator

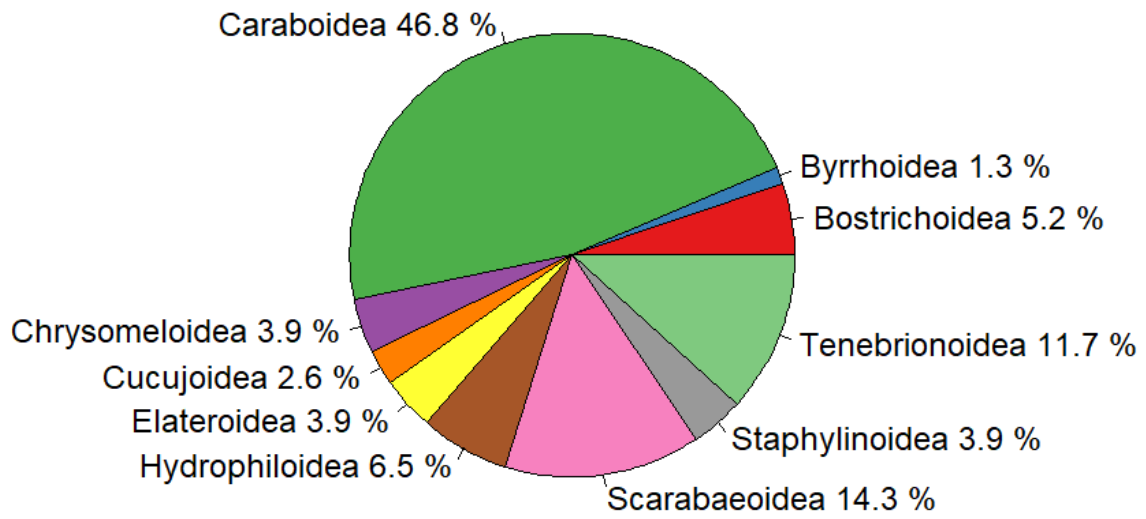
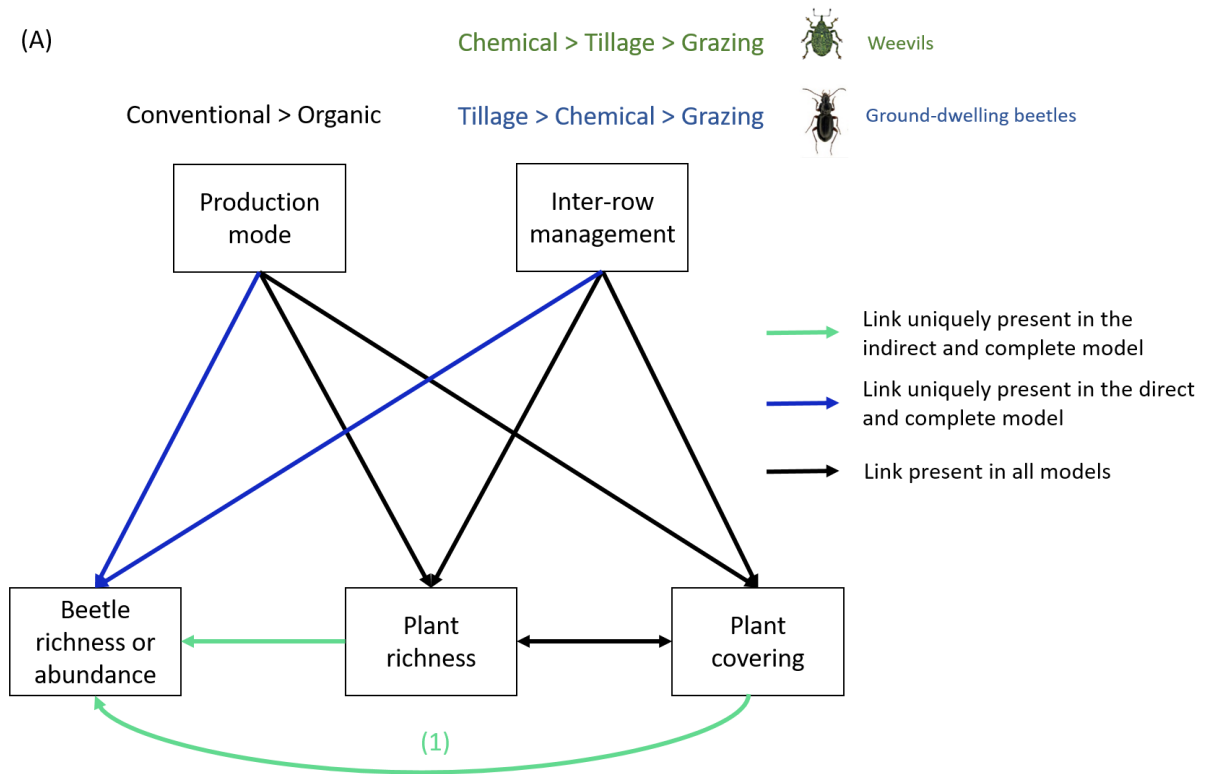


Fig. B.1. Distribution of the different super-families among ground beetles.

Table B.3. List of beetle species removed from the analysis. Some species were excluded due to imprecise identification (e.g. *Meligethes sp* encompasses multiple morpho-species). Other species were excluded because they belong to a family that cannot be adequately sampled using our capture method, such as flower beetles like Buprestidae and Cantharidae. We also removed *Oxythyrea funesta* and all *Tropinota* species because they were consistently present in our samples, attracted by the odor of alcohol in our traps.

Species name	Family
<i>Aleocharinae</i>	Staphylinidae
<i>Alticinae</i>	Chrysomelidae
<i>Anthaxia hungarica</i>	Buprestidae
<i>Atomaria sp</i>	Cryptophagidae
<i>Axinotarsus pulicarius</i>	Melyridae
<i>Cantharis livida</i>	Cantharidae
<i>Cantharis rufa</i>	Cantharidae
<i>Cassida stigmatica</i>	Chrysomelidae
<i>Catops sp</i>	Leiodidae
<i>Certallum ebulinum</i>	Cerambycidae
<i>Coccinella septumpunctata</i>	Coccinellidae
<i>Hippodamia variegata</i>	Coccinellidae
<i>Meligethes sp</i>	Nitiludidae
<i>Microlestes sp</i>	Carabidae
<i>Olibrus sp</i>	Phalacridae
<i>Oxythyrea funesta</i>	Scarabaeidae
<i>Platynaspis luteorubra</i>	Coccinellidae
<i>Podagrica sp</i>	Chrysomelidae
<i>Propylea quatuordecimpunctata</i>	Coccinellidae
<i>Psilothrix viridicoerulea</i>	Melyridae
<i>Ptilophorus dufourii</i>	Rhipiphoridae
<i>Scolytinae</i>	Curculionidae
<i>Trachys troglodytes</i>	Buprestidae
<i>Tropinota hirta</i>	Scarabaeidae
<i>Tropinota squalida</i>	Scarabaeidae
<i>Tytthaspis sedecimpunctata</i>	Coccinellidae

Appendix C. Construction of the SEM for the local vineyard network in (A) and for the national 500-ENI network in (B). Direct, indirect and complete models were compared for each group of beetles, using AICc. For each causal path, a number is provided which corresponds to the bibliographic references that supported the development of our hypotheses.



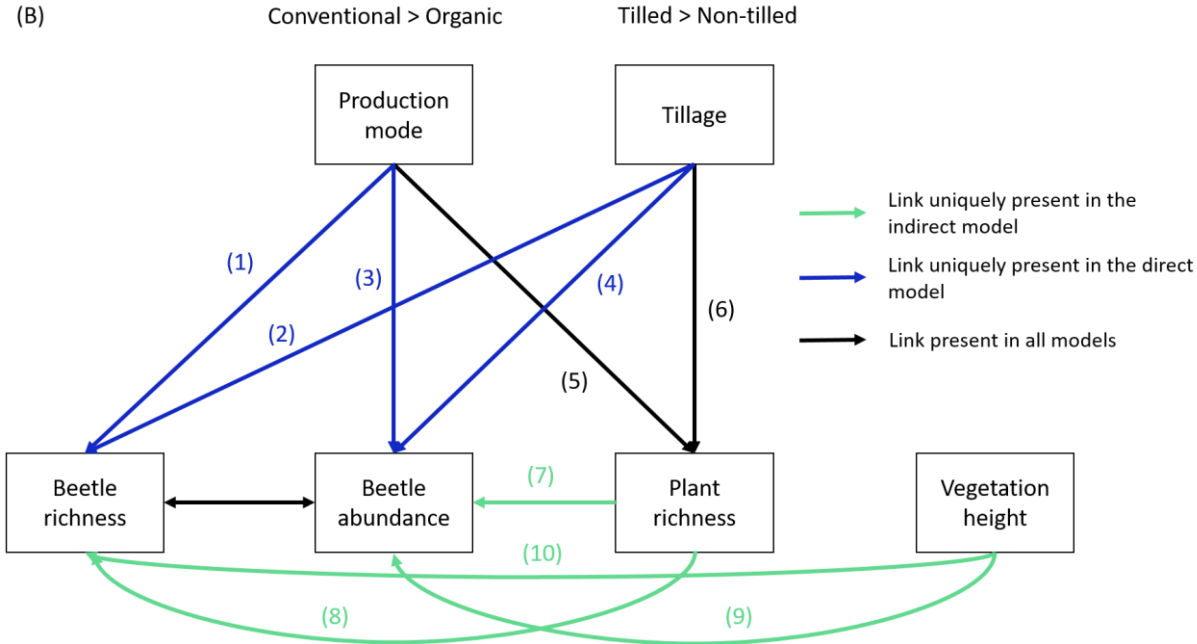
The inter-row management gradient differed between weevils and ground beetles, as preliminary findings showed that tillage had a more significant impact on ground beetles, while chemical weeding was more detrimental to weevils. Plant richness was excluded from ground beetle models due to poor fit, and as this generalist group does not include specialist phytophagous. A correlation among floristic richness and vegetation cover was included as the number of detected species is dependent on the sampled area. For a same sampled area, a soil completely covered with vegetation is expected to support more species than a nearly bare soil. We expected vegetation cover to depend on agricultural practices, but only in the inter-rows. As this local dataset included both margin and inter-row data, we included a causal link between farming practices and vegetation cover. For this dataset, the correlation between

beetle abundance and richness could not be included, as the number of samples was too low (16 transects vs. 380 sites in the national network). Abundance and richness were thus analyzed separately.

References:

(1) Ng et al., 2018; Rouabah et al., 2015; Sáenz-Romo et al., 2019

See (B) for the bibliographic references associated with the other paths.



In this national dataset, only the field margin was sampled and this is why we did not consider a link between vegetation height and agricultural practices. We assumed that vegetation height would mainly depend on direct margin management, such as mowing, rather than agricultural practices in the adjacent field. However, we included a causal path between the floristic richness in the margin and the practices within the field, as herbicides may drift into the margin and ploughing can impact species in the field that are connected to species in the margin through dispersal flows.

References:

- (1) Djoudi et al., 2018, 2019; Emmerson et al., 2016; Geiger et al., 2010; Kulkarni et al., 2015
- (2) Lalonde et al., 2012; Trichard et al., 2013
- (3) Djoudi et al., 2018, 2019; Kulkarni et al., 2015
- (4) Gongalsky & Cividanes, 2008; Kulkarni et al., 2015; Lalonde et al., 2012; Ostandie et al., 2021; Sáenz-Romo et al., 2019; Trichard et al., 2013
- (5) Aavik & Liira, 2010; Emmerson et al., 2016
- (6) Fried et al., 2019; Hall et al., 2020
- (7) Langellotto & Denno, 2004; Ng et al., 2018; Rouabah et al., 2015
- (8) Emmerson et al., 2016; Twardowski et al., 2020
- (9) Langellotto & Denno, 2004; Ng et al., 2018; Rouabah et al., 2015
- (10) Although there is currently no evidence of vertical stratification of beetle species along herbaceous vegetation, we included this link in our study. Our hypothesis was that taller vegetation may be more attractive to certain flying beetles than shorter vegetation, as it is indicative of an environment with more resources (flowers, preys...).

References

- Aavik, T., & Liira, J. (2010). Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 135(3), 178–186. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2009.09.005>
- Djoudi, E. A., Marie, A., Mangenot, A., Puech, C., Aviron, S., Plantegenest, M., & Pétilion, J. (2018). Farming system and landscape characteristics differentially affect two dominant taxa of predatory arthropods. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 259, 98–110. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.02.031>
- Djoudi, E. A., Plantegenest, M., Aviron, S., & Petillon, J. (2019). Local vs. Landscape characteristics differentially shape emerging and circulating assemblages of carabid beetles in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 270, 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.10.022>

- Emmerson, M., Morales, M. B., Oñate, J. J., Batáry, P., Berendse, F., Liira, J., Aavik, T., Guerrero, I., Bommarco, R., Eggers, S., Pärt, T., Tschardtke, T., Weisser, W., Clement, L., & Bengtsson, J. (2016). How Agricultural Intensification Affects Biodiversity and Ecosystem Services. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 55, pp. 43–97). Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065250416300204>
- Fried, G., Cordeau, S., Metay, A., & Kazakou, E. (2019). Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 275, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.01.006>
- Geiger, F., Bengtsson, J., Berendse, F., Weisser, W. W., Emmerson, M., Morales, M. B., Ceryngier, P., Liira, J., Tschardtke, T., Winqvist, C., Eggers, S., Bommarco, R., Pärt, T., Bretagnolle, V., Plantegenest, M., Clement, L. W., Dennis, C., Palmer, C., Oñate, J. J., ... Inchausti, P. (2010). Persistent negative effects of pesticides on biodiversity and biological control potential on European farmland. *Basic and Applied Ecology*, 11(2), 97–105. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2009.12.001>
- Gongalsky, K. B., & Cividanes, F. J. (2008). Distribution of carabid beetles in agroecosystems across spatial scales. A review. *Baltic Journal of Coleopterology (Latvia)*, 8(1).
- Hall, R. M., Penke, N., Kriechbaum, M., Kratschmer, S., Jung, V., Chollet, S., Guernion, M., Nicolai, A., Burel, F., Fertil, A., Lora, Á., Sánchez-Cuesta, R., Guzmán, G., Gómez, J., Popescu, D., Hoble, A., Bunea, C.-I., Zaller, J. G., & Winter, S. (2020). Vegetation management intensity and landscape diversity alter plant species richness, functional traits and community composition across European vineyards. *Agricultural Systems*, 177, 102706. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2019.102706>
- Inglada, J., Vincent, A., Arias, M., Tardy, B., Morin, D., & Rodes, I. (2017). Operational High Resolution Land Cover Map Production at the Country Scale Using Satellite Image Time Series. *Remote Sensing*, 9(1), 95. <https://doi.org/10.3390/rs9010095>
- Kulkarni, S. S., Dossall, L. M., & Willenborg, C. J. (2015). The Role of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Weed Seed Consumption: A Review. *Weed Science*, 63(2), 355–376. <https://doi.org/10.1614/WS-D-14-00067.1>
- Lalonde, O., Légère, A., Stevenson, F. C., Roy, M., & Vanasse, A. (2012). Carabid beetle communities after 18 years of conservation tillage and crop rotation in a cool humid

- climate. *The Canadian Entomologist*, 144(5), 645–657.
<https://doi.org/10.4039/tce.2012.55>
- Langellotto, G. A., & Denno, R. F. (2004). Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139(1), 1–10.
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Ng, K., McIntyre, S., Macfadyen, S., Barton, P. S., Driscoll, D. A., & Lindenmayer, D. B. (2018). Dynamic effects of ground-layer plant communities on beetles in a fragmented farming landscape. *Biodiversity and Conservation*, 27(9), 2131–2153.
<https://doi.org/10.1007/s10531-018-1526-x>
- Ostandie, N., Giffard, B., Bonnard, O., Joubard, B., Richart-Cervera, S., Thiéry, D., & Rusch, A. (2021). Multi-community effects of organic and conventional farming practices in vineyards. *Scientific Reports*, 11(1), 11979. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91095-5>
- Rouabah, A., Villerd, J., Amiaud, B., Plantureux, S., & Lasserre-Joulin, F. (2015). Response of carabid beetles diversity and size distribution to the vegetation structure within differently managed field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.011>
- Sáenz-Romo, M. G., Veas-Bernal, A., Martínez-García, H., Campos-Herrera, R., Ibáñez-Pascual, S., Martínez-Villar, E., Pérez-Moreno, I., & Marco-Mancebón, V. S. (2019). Ground cover management in a Mediterranean vineyard: Impact on insect abundance and diversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 283, 106571. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106571>
- Taranto, L., Rodrigues, I., Santos, S., Villa, M., & Pereira, J. A. (2023). Intermediate fragmentation surrounding vineyards favours the Coleoptera community within the crop. *Agricultural and Forest Entomology*, 25(1), 9–19.
<https://doi.org/10.1111/afe.12527>
- Trichard, A., Alignier, A., Biju-Duval, L., & Petit, S. (2013). The relative effects of local management and landscape context on weed seed predation and carabid functional groups. *Basic and Applied Ecology*, 14(3), 235–245.
<https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.02.002>
- Tronquet, M. (2014). *Catalogue des coléoptères de France*. Association Roussillonnaise d'Entomologie.

Twardowski, J. P., Gruss, I., & Hurej, M. (2020). Does vegetation complexity within intensive agricultural landscape affect rove beetle (Coleoptera: Staphylinidae) assemblages? *Biocontrol Science and Technology*, 30(2), 116–131.
<https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1695101>

Appendix D. Complementary results.

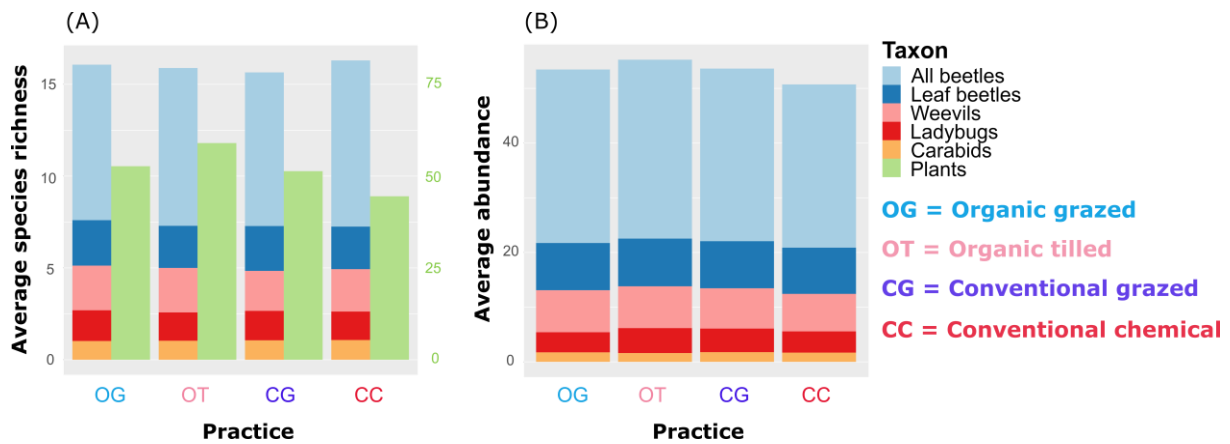


Fig. D.1. Barplots of plant and flying beetle richness and activity-densities of the national dataset as a function of agricultural practices. Scales for flora and beetles differ and are noted in green for plants and in grey for beetles. Because the number of sites was not equal between all the practice modalities, we represent the average rather than the cumulative richness and abundance. Significant differences in floristic richness were found between organic tilled and conventional tilled sites ($p < 0.001$), but not between organic tilled and conventional non-tilled sites. Similarly, a significant difference was observed between conventional tilled and non-tilled sites ($p = 0.014$), but not between organic tilled and non-tilled sites.

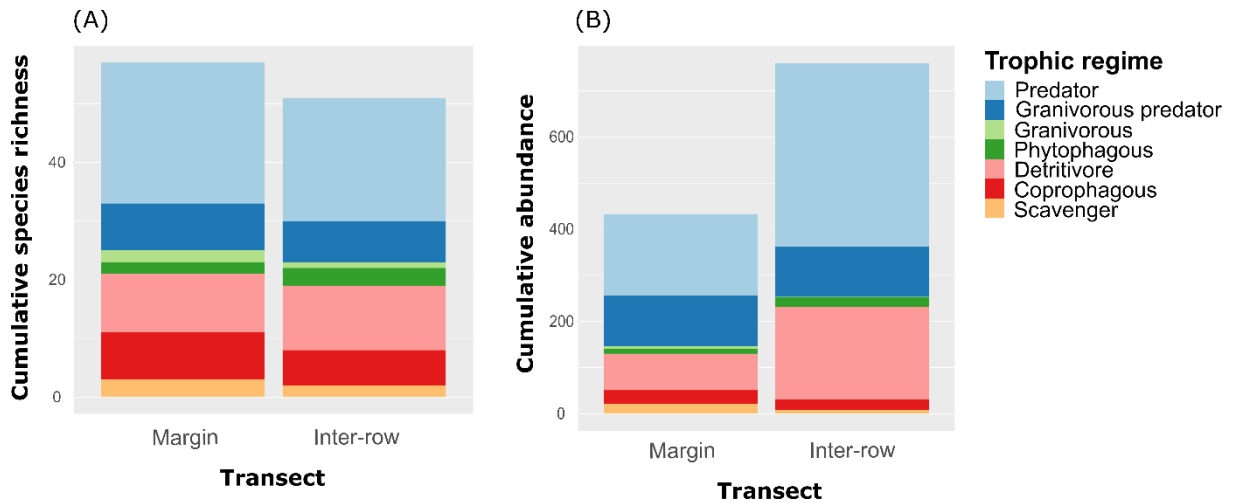


Fig. D.2. Barplots of cumulative ground beetle richness and activity-density according to their trophic regime and transect type. See **Fig. 3.** for the same graph with ordinate axes expressed as percentages rather than raw values.

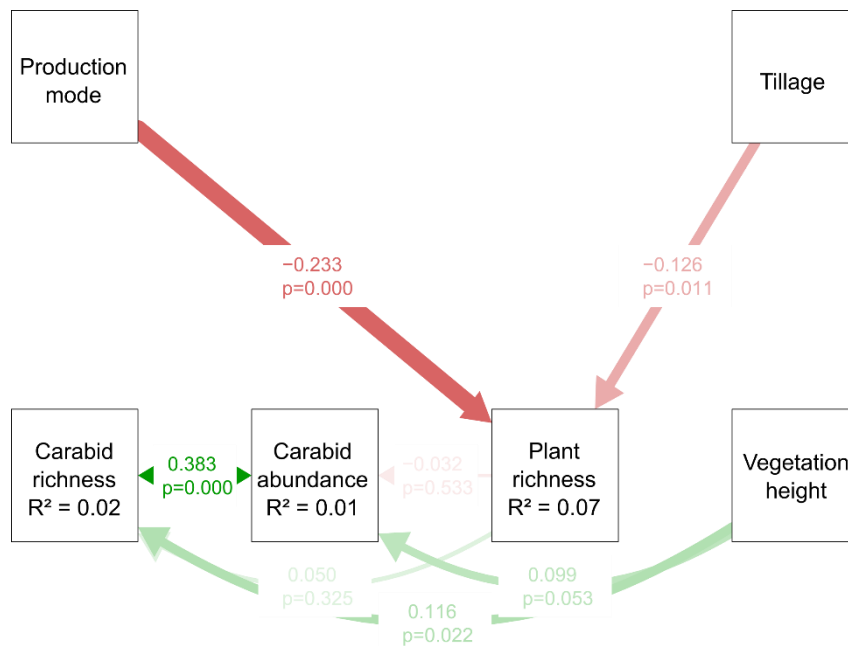


Fig. D.3. Graphical representation of SEM on the national dataset, for the carabids. We used standardized coefficients to report the strength and direction of the relationships, with negative relationships indicated in red and positive relationships in green. We also reported the corresponding p-values and R^2 values for the dependent variables. The transparency gradient of the lines reflects the strength of the relationship, with more transparent lines indicating weaker relationships.

We used spatial simultaneous autoregressive models to explore landscape effects on flying beetles of the national dataset. Landscape data were obtained from the OSO database (Inglada et al., 2017) for the year 2016, which included habitat types such as forests, grasslands and lawns, urban areas, annual crops and perennial crops. To capture potential activity range of flying beetles, we tested buffers of 250 m, 1 km and 5 km, as it has been previously shown that beetles can move beyond 1 km (Taranto et al., 2023). Effects emerging as significant were the following:

- Positive effect of urban areas (5 km) on ladybug richness
- Positive effect of grassland and lawns (250 m, 1 km, 5 km) on ladybug abundance

References

- Inglada, J., Vincent, A., Arias, M., Tardy, B., Morin, D., & Rodes, I. (2017). Operational High Resolution Land Cover Map Production at the Country Scale Using Satellite Image Time Series. *Remote Sensing*, 9(1), 95. <https://doi.org/10.3390/rs9010095>
- Taranto, L., Rodrigues, I., Santos, S., Villa, M., & Pereira, J. A. (2023). Intermediate fragmentation surrounding vineyards favours the Coleoptera community within the crop. *Agricultural and Forest Entomology*, 25(1), 9–19. <https://doi.org/10.1111/afe.12527>

**ANNEXE 4 – Article “The major types of field margin
vegetation in France and their relationships with
climate, agricultural landscapes and management
intensity”**



Photo de *Lathyrus nissolia*, espèce présente dans les bordures de champs mais en régression

The major types of field margin vegetation in France and their relationships with climate, agricultural landscapes and management intensity

Guillaume Fried^{1,*}, Isis Poinas^{1,2}, Laura Henckel³, Audrey Alignier⁴

¹ Anses, Laboratoire de la Santé des Végétaux, Unité Entomologie et Botanique, 755 avenue du Campus Agropolis, 34988 Montferrier-sur-Lez, France.

² Inrae, UMR CBGP, 755 avenue du Campus Agropolis, 34988 Montferrier-sur-Lez, France

³ Inrae, UMR Agroécologie, Dijon, France,

⁴ Inrae, UMR 0980 BAGAP, Inrae-Institut Agro—ESA, Rennes, France

*Corresponding author: Guillaume Fried (guillaume.fried@anses.fr)

Authors' contributions: GF conceived the ideas and analyzed the data; GF wrote the first draft with significant ideas and contributions from IP, LH and AA.

Abstract

Arable field margins are an ecologically important semi-natural habitat with multiple functions in agroecosystems. While their study has considerably progressed over the last 30 years, an analysis of field margins in terms of floristics and vegetation typology has been lacking so far. By taking advantage of a monitoring network covering metropolitan France (500 ENI network), we propose here a botanical synthesis of the flora of field margins. We used data from the first five years of the monitoring (2013-2017) based on the survey of 532 field margins. Compared to similar monitoring schemes within arable fields, field margin flora was more diverse both at the scale of France (711 distinct taxa, 12% of the French flora) and at the local scale of 10 m² (16 species on average). Although field margins contain few heritage species, many species with a decreasing trends and some rare threatened arable weed species may find refuge there confirming the need to conserve this habitat for its intrinsic botanical value and not only for its potential ecosystem services. Seven main types of field margins have been identified and were associated with different conditions of climate, soil, landscape and agricultural practices. Mediterranean field margins were clearly different from all others. In the main cluster, vineyard margins were also quite distinct from annual crop margins. In these latter, field margins in landscapes with a high proportion of grassland differed from margins of the more intensive large cereal plains. This typology can be used as a reference to measure the impacts of agricultural practices which can be different according to the type of field margins considered.

Keywords: agricultural practices; agroecosystem; arable weeds; flora; heritage species; typology

Introduction

Semi-natural elements bordering crop fields, referred here as field margins, have become an important study object in agroecology over the last 30 years (Greaves and Marshall 1987; Le Coeur et al. 1997; Marshall 2002; Mkenda et al. 2019) and field margins have become a field of study in themselves (“field margin ecology”). Various motivations have justified the study of field margins by different disciplines. Ecologists and conservation biologists considered field margin as a suitable habitat for a range of wildlife. For instance, field margins are used as a breeding habitat by threatened farmland birds (Zollinger et al. 2013). Field margins can increase the overall diversity of arthropods on agricultural lands by providing stable and complex habitat for species that would not survive in the agricultural landscape with only crop habitats present (Dennis and Fry 1992; Landis et al. 2000). Bordering crop fields, field margins have also attracted the interest of weed scientists. In particular, weed scientists have studied field margins as a potential source of weeds colonizing the fields (Cordeau Stéphane et al. 2011; Cordeau S. et al. 2012; Cirujeda et al. 2019) or on the contrary as a refuge for rare weed species that are threatened within cultivated fields (Kleijn and Van Der Voort 1997; Fried et al. 2009). At larger spatial scale, landscape ecologists considered field margins as corridors and their spatial arrangement in the landscape is used as a metric (i.e. configurational landscape heterogeneity) that can explain biological diversity patterns through improved connectivity between populations (Fahrig et al. 2011).

Despite the numerous studies cited above, field margins represent a complex habitat whose vegetation per se has been poorly analysed so far. Some studies have investigated the relative effects of agricultural practices and/or landscape factors on the diversity and composition of field margin vegetation (Tarmi et al. 2009; Aavik T. and Liira 2010; Fried et al. 2018; Boinot and Alignier 2023). Ecotoxicological studies have also been carried out to mimic the effect of herbicide drift and to understand the mechanisms of unintentional impact of management practices i.e. pesticides on field margin vegetation (Egan et al. 2014; Bohnenblust et al. 2016). Finally, some studies aim at managing field margins to optimize multiple ecosystem services at the field scale (Smith et al. 2008; Ramsden et al. 2015), by suggesting, for example, adjustments to the plant composition through the addition of nectar-producing plants, in order to favor both endangered birds and auxiliary insects (Olson and Wäckers 2007). These examples show that beyond their diversity (often approximated by

simple species richness), it is essential to describe and understand the nature and composition of the vegetation of field margins as a preliminary step to evaluate and even improve their functionalities and from a conservation point of view to safeguard the potential presence of rare or endangered species or prevent the risk of colonization by invasive species. Before proposing to plant new species to optimize field margins functions, it seems useful to us to better know and describe the baseline species pool of field margins, the major types of field margin communities that can be found and their association with environmental and agricultural conditions.

Field margins are clearly and physically delineated as the strip of vegetation immediately adjacent to a cultivated plot (Marshall & Moonen, 2002). As such, their vegetation composition is a mixture of: i) arable weed species from the neighbouring crop, ii) spontaneous species representing the wild expression of the local environment, and sometimes iii) sown species in the case of sown field margin strips. Importantly, these species of different ecological origins will not respond in the same way to management disturbances: some will be favored, others eliminated. Therefore, rather than assessing the quality of the field margins only by total species richness, Aavik Tsipe and Liira (2009) proposed to distinguish indicator species groups, opposing common agrotolerant species (i.e. common arable weeds) and nature-value species. Nature-value species include specialists of natural and semi-natural habitats and hemerophobic species (i.e. that does not tolerate human disturbances), but also rare weeds whose abundance has drastically decreased within the fields due to intensive agricultural management. While this emergent species group approach is robust and flexible, it would be useful to deepen mechanisms behind plant response along disturbance and resource gradients using functional approaches (Gaba et al. 2014). Using traits to understand what distinguishes agrotolerant and nature-value species, and more generally to distinguish broad types of field margin vegetation, can also help to place these species and communities more broadly within the well-known typologies used in functional ecology such as acquisitive versus conservative strategies (Reich et al. 1992) or the Grime's CSR strategies (Grime 1977).

Here, we analysed the vegetation of a broad spectrum of field margins using the “500 ENI” network. This network set up by the French Ministry of Agriculture aims to monitor the state of biodiversity in agroecosystems over the long term. In particular, it aims to measure

the impact of agricultural practices (including pesticides) on species not targeted by treatments (Andrade et al. 2021).

Our specific objectives were to: i) describe the field margin vegetation of France including diversity patterns, taxonomic affiliations, biological spectrum, species chorology (including native/alien status) and heritage value of the species, ii) to deepen the approach of Aavik Tsipe and Liira (2009) by analyzing the values of traits associated with agrotolerant species and species with natural values and iii) analyze large-scale geographical patterns in the composition of field margin vegetation and outline the main type of field margin communities and their relationships with climate, agricultural landscapes and management intensity.

Materials and Methods

Studied sites and crop selection

The 500 ENI survey covers the whole metropolitan France (including Corsica) with a total of 532 field margins sampled between 2013 and 2017 (**Fig. S1**). While the original goal was to sample 500 fields per year, the annual sample size is slightly below the target (2013: 487 fields, 2014: 476, 2015: 444, 2016: 478, 2017: 468) due to various constraints inherent to a network of this size (see Andrade et al., 2021). The network aims to be representative of the main climatic (atlantic, continental and mediterranean) and edaphic influences as well as of the main cropping systems in the different regions of France. The largest part of the network follows the field margins of annual crops with two reference crops: winter wheat (main crop sown in autumn in France) and maize (main crop sown in spring). Obviously, because of the rotations, other crops are grown on the monitored sites, but the wheat and maize reference sites represent different cropping systems. It was also desired to have a perennial crop (grape vine) because the phytosanitary pressure is different from that observed in annual crops. In a same way, part of the network covers market gardening crops, where more than one crop is grown during the growing season. The location of these four reference crops was proportional to their importance in each of the 22 administrative units of France in 2012. Therefore, 156 maize fields, 189 wheat fields, 100 vineyards and 57 lettuce fields were sampled in 2013, the

first year of the ENI survey. A ratio of 20% of plots in organic farming and 80% in conventional farming have also been respected in each region and at the national level.

Vegetation survey protocol

The area surveyed in this study focused on the *field margin strip*, which is the area of herbaceous vegetation between the cultivated strip and the adjacent landscape element (**Fig. 1**), the latter being either another cultivated field, a road or a track, another habitat (grassland, forest) or a field boundary (hedge, fence). Wild plant species are identified in ten 1m² quadrats located in the field margin strip. The ten quadrats are divided into two sets separated by 30m, each set consisting in five contiguous quadrats of 0.5m*2m (**Fig. 1A**). The quadrats are placed in the centre of the field margin strip (i.e. equidistant from the field and the adjacent habitat). Their position should be ideally maintained in the same field margin strip throughout all the years of the study, but their precise location may slightly differ from year to year. Only presence-absence of plant species is recorded for the ten quadrats, so that for each field margin, each species present is characterised by a frequency of occurrence ranging between 1 and 10. In the following, we will use this frequency of occurrence as a proxy for the local abundance of species. Surveys were performed at the peak of the flowering season for the majority of species. April-May is advised for Mediterranean regions, mid-May to June in regions with oceanic to continental climates, and July-August for mountain areas above 1000 m.

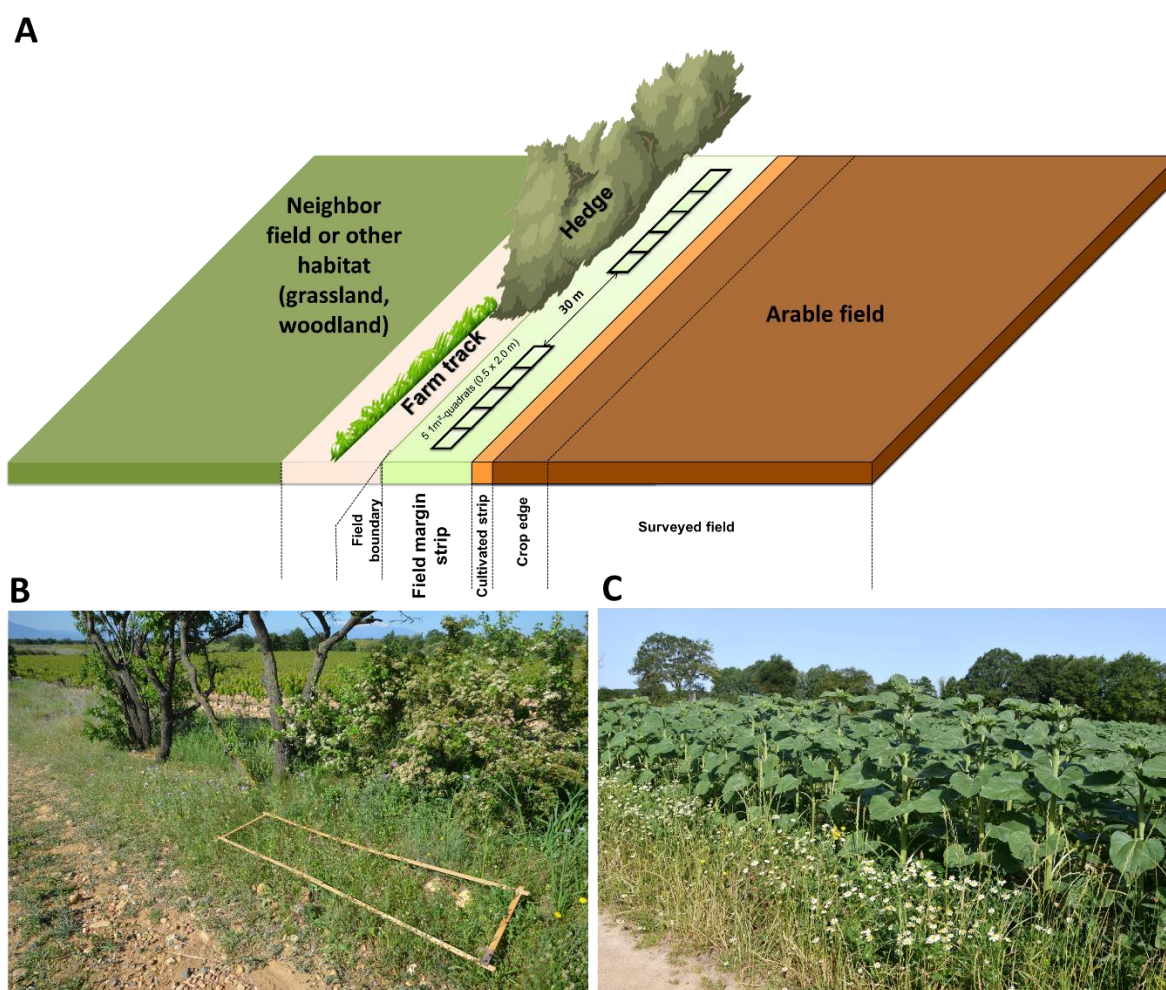


Fig. 1. A) Diagram representing the different elements of an agricultural field, in particular the elements in the external border of the plot, and the sampling protocol of the vegetation of the field margins in the 500 ENI network, B) example of a sampled field margin (with a 2 * 0,5 m quadrat) located between a hedge and a tilled vineyard edge, C) a field margin of a sunflower crop next to a farm track

Environmental data

In order to characterise the main types of field margin, we used climatic, landscape and agronomic data (see below 2.5). Climate was summarized by four bioclimatic variables: mean annual temperature, minimal temperature of the coldest month, annual precipitation, and precipitation of the driest quarter using the Worldclim dataset averaged for the years 1970-2000 at 2.5 resolution (Fick and Hijmans 2017). For soil, we used soil pH and texture

(percentages of sand, silt and clay) retrieved from the SoilGrids dataset at 250 m resolution (Hengl et al. 2017).

Landscape composition was described on the basis of the proportion of land cover (crop, grassland, woodland, etc.) within 250 m of the field margin. We used the percentage of crop, grassland, vineyard as well as the Shannon Index (SHDI) of diversity of the landscape composition. The HNV farmland indicator relies on the calculation and combination at the “commune” scale, i.e. typically a few km² landscape, of three components: crop diversity, degree of intensification of the farming practices (based on the level of pesticide use and the amount of fertilization according to the French Agricultural Statistical Service) and presence of landscape elements (proportion of semi-natural habitats) considered as beneficial to biodiversity (see Pointereau et al. (2010) for further details on the methodology). The higher the HNV indicator, the higher the expected level of biodiversity.

Field margins were characterized by i) the diversity of adjacent habitats using the number of distinct elements (e.g., hedges, ditches, natural grasslands), ii) sun exposure (full light versus semi-shaded), iii) margin width (in meters) and iv) margin management (number of management events per year whatever the nature of the management. Mowing was the dominant management with grazing only in n=11 margins and herbicides in n=12 margins). Farming practices were summarized by the main crop type (wheat, maize, market garden, vineyard), the mode of production (organic versus conventional), the Treatment Frequency Index of herbicides and the dose of nitrogen fertilisation (averaged between 2013 and 2017). We also used geographical coordinates (longitude, latitude), altitude and the biogeographic regions from the VégétalLocal map (Office français de la biodiversité, 2021).

Functional traits and other species features

In order to distinguish between common agrotolerant and nature value species, and to characterise the main types of field margin, we used seven traits and five ecological indicator values. The traits we used included those of the Leaf-Height-Seed (LHS) scheme of Westoby (1998). These three axes cover proxies of: i) relative growth rate with the Specific Leaf Area (SLA) taken from TRY (Kattge et al. 2011), ii) competition for light with maximum plant height taken from *Flora Gallica* (Tison and de Foucault 2014), and iii) the trade-off between establishment success (high seed mass, low seed output) and the capacity to colonize growth

opportunities at a distance (low seed mass, high seed output), with seed mass taken from the Seed Information database (Society for Ecological Restoration et al. 2023). We also used flowering onset and flowering duration (Tison & de Foucault, 2014), pollination mode and dispersal syndromes (Julve 1998). In addition to traits, we used the Ellenberg Indicator Values for light (EIV-L), temperature (EIV-T), soil moisture (EIV-F), continentality (EIV-K), soil reaction (EIV-R) and soil nutrients (EIV-N) (Tichý et al. 2023). Finally, we also use the Raunkiaer's life forms.

We also recorded for each species its native status (native versus alien) and its residence time (distinguishing between archaeophytes (introduced before 1500) and neophytes (introduced after 1500)) according to *Flora Gallica* (Tison & de Foucault, 2014). We also specified the chorology of the species (atlantic, circumboreal, cosmopolitan, (thermo)cosmopolitan, european, eurasiatic, holarctic, mediterranean, and subtropical) based on the baseflor database (Julve, 1998) and their heritage status by taking into account the species protected at the national level, the species evaluated on the red list of the vascular flora of France (UICN France et al. 2018) and the species listed by the national action plan for the conservation of *messicoles* i.e. rare and threatened arable weeds (Cambecèdes et al. 2012).

Data analysis

In this study, we focused on the first five years of the monitoring that covered 532 field margins between 2013 and 2017.

Species diversity. First, we computed the gamma diversity (γ), i.e. the total species richness at the scale of the whole network in France during the five first years. Second, we calculated the mean species richness per field margin (α -diversity) and compared it according to year to detect possible interannual variability using a Kruskal-Wallis test (followed by a Dunn test for post-hoc comparisons) . We also provide α -diversity for the field margins of the four reference crop types: wheat, maize, market gardening crops and vineyards.

Then, to understand how diversity was organized within field margins and between years, we developed a diversity partitioning analysis. Diversity partitioning provides the structure with which diversity can be measured at different levels of nested organisations. We followed the approach developed by Lande (1996) which partitions total diversity (γ) between

diversity within communities (α) and diversity between communities (β). This leads to an additive diversity partitioning model defining diversity β as the difference between diversity γ and diversity α : $\beta = \gamma - \alpha$. This analysis was computed for $n=372$ field margins with comprehensive data between 2013 and 2017 (i.e. we excluded all field margins for which data for one year or more was lacking). To perform these analyses, we distinguished four levels of organisation: (1) the 1 m² quadrat in field margin (α); (2) the 5 quadrats of 1m² in the same block (β_{Block}); (3) the 10 quadrats of 1m² regrouping the two blocks of 5 contiguous 1m² in the same field margin ($\beta_{\text{Field margin}}$); (4) finally, we considered the addition of species in the same field margin over the different years of the survey between 2013 and 2017 (β_{Year}); (5) the fifth and last level corresponds to the gamma diversity at the scale of the field margin over 5 years. The partitioning of diversity equals: $\gamma = \alpha + \beta_{\text{Block}} + \beta_{\text{Field margin}} + \beta_{\text{Year}}$

Taxonomic affiliations and life forms. For describing taxonomic affiliations of field margin flora, we compared the number of species belonging to different families in the field margins compared to the proportion expected based on the whole flora in France based on the baseflor database (Julve, 1998). Using Chi-square tests, we highlight whether certain families are over- or under-represented in field margins. This corresponds to the difference between the *sensu lato* or unfiltered species pool (here the flora of France) and the *sensu stricto* species pool or filtered pool, i.e. the set of species found in the field margins at the scale of France, and makes it possible to measure the filtering by habitat at this scale (Zobel 2016).

The biological spectrum represents the proportion of each life forms that makes up the vegetation cover, a way to understand the physiognomy and structure of the field margin vegetation and to compare it with other nearby habitats (arable fields, grasslands). We computed the biological spectrum at the level of the whole 500 ENI network (i.e. the species pool level) and at the level of the field margin (i.e. the community level). At the level of the species pool, the biological spectrum is the percentage of species of each Raunkiaer's life form (phanerophytes, nanophanerophytes, chamaephytes, geophytes, hemicryptophytes, therophytes). At the level of the community, the biological spectrum is the mean relative abundance of each life forms. In addition to the Raunkiaer's life forms, we analysed the relative proportion and abundance of graminoids (regrouping Poaceae, Cyperaceae and Juncaceae) versus forbs (including all other Angiosperms). Ferns ($n=5$ species) were not included in this analysis.

Agrotolerant species and their related trait value. Aavik & Liira (2009) proposed to define common agrotolerant species as species that are present in more than 10% of the arable fields of the studied region by opposition to nature-value species (including rare agrotolerant species and hemerophobic species). To identify common agrotolerant species in France, we used the Biovigilance Flore survey (Fried et al. 2008; Fried et al. 2019) that monitored arable weeds in annual crops and vineyards in France between 2002 and 2012. Then to better understand this classification, we sought to identify trait values specific to common agrotolerant species. For this purpose, we compared trait values of common agrotolerant versus nature-value species with a Wilcoxon test for quantitative traits and Fisher's exact test for qualitative traits (see 3.4. for the list of traits).

Field margin vegetation classification. In order to identify the mains types of field margin vegetation we used the cumulative species composition of each field margin between 2013 and 2017. To reduce the influence of the number of years of sampling we removed field margins that were only monitored once or twice, and focused on plots that were monitored at least 3 years (n=484 plots). A species is considered present in a field margin as soon as it has been observed once during this period. We used the maximum abundance score (1-10) of a species between 2013 and 2017 as its abundance in the aggregated community. We computed a distance between samples based on the Bray-Curtis dissimilarity index. We then performed a hierarchical ascending classification with Ward's algorithm. The optimal classification was into 3 groups. However, we preferred to cut the tree at a finer resolution and the division into 7 groups represented the most balanced solution with both a sufficiently high number of groups allowing a detailed distinction of different groups of field margins and sufficient number of samples per group allowing statistical comparison.

In order to interpret the 7 types of field margins, we identified the agro-ecological variables (climate, soil, landscape, agricultural practices, see 3.3.) and the community characteristics (diversity index, community-weighted means (CWMs) of the main traits, see 3.4.) associated with each type. For the community characteristics, we computed the community-weighted means of the traits mentioned earlier (SLA, plant height, seed mass, flowering onset, flowering duration, pollination mode, dispersal syndrome), of the Ellenberg indicator values for light, soil moisture, continentality, soil reaction, temperature and nutrients, as well as the relative abundance of agrotolerant versus nature-value species, and graminoid versus forbs. We also compared the mean species richness (S), Shannon's diversity

(H'), Pielou's evenness (J) and abundance of field margin communities of each type. In order to identify indicator species of each of the 7 field margin types, and to evaluate the specificity of each field margin type, we applied the IndVal procedure (Dufrêne and Legendre 1997) which allows to highlight species significantly more frequent and more abundant in a cluster than in the others (i.e. indicator species). Finally, we provide the gamma diversity per field margin type and the number of indicator species as an indication of the originality of the field margin type. For identifying the environmental variables and the community characteristics significantly associated to a field margin type, we used the *catdes* function of the package FactoMineR (Husson et al. 2010). For each quantitative variable, this function compared the mean values of the variable for each type of field margin with the overall mean of this variable for all field margins (v-test). For qualitative variables, the differences between field margin types was assessed with Chi-square tests.

Results

Species pool diversity and mean field margin species richness

During the first five years of the monitoring (2013-2017), among the 532 field margins surveyed throughout metropolitan France a total of 711 distinct taxa were counted (21 only determined at the genus level), within 361 genera and 69 families (**Table S1**). With 16.1 species (standard deviation: +/-7.7, min: 1, max: 61) observed on average per field margin, mean species richness remains very stable (maximum average observed in 2014: 16.2 species, minimum average observed in 2016: 16.0 species), with no significant change during the first five years (**Fig. 2A**). There was a difference in richness depending on the type of crop adjacent to the surveyed margin, with a higher species richness at the margins of vineyards and market gardens, and a lower species richness at the margins of wheat and maize (**Fig. 2B**).

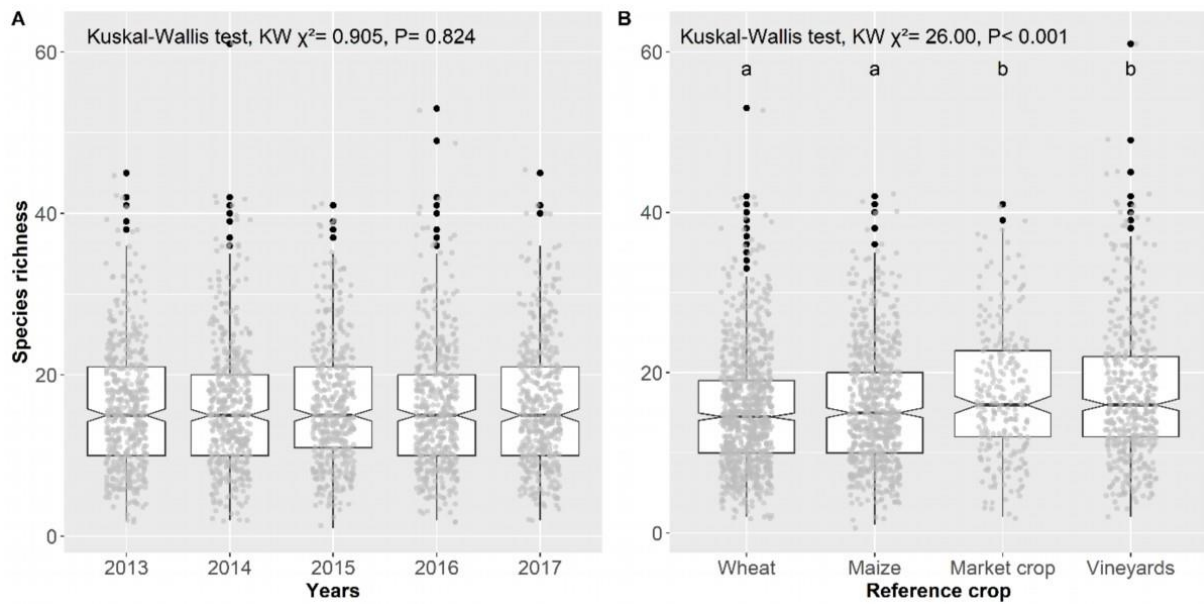


Fig. 2. Boxplots representing the distribution of species richness in n=532 field margins (dots in grey) A) for the first five years (2013-2017) of the 500 ENI network. B) for the four reference crops (different letters indicates significant differences after a Dunn test). The horizontal line represents the median, the box corresponds to 50% of the value around the median, the vertical lines represents the 25% lowest and highest values. Black dots represents outlier values.

Diversity partitioning

In the 372 field margins with comprehensive data between 2013 and 2017, a 1m² quadrat contains on average 6.8 species (min: 1, max: 28). The addition of the 4 quadrats of the same block adds an average of 5.6 species (+81%) leading to a richness of 12.4 species at the scale of the block of 5 m² quadrats (min:1, max: 50). The addition of the second block of 5 quadrats of 5m² located at 30 m only adds an average of 3.9 supplementary species (+31%) leading to a richness of 16.3 species (min:1, max: 61) at the scale of the entire field margin (10 quadrats, 10m²). The largest addition is linked to the monitoring of the same field margins over time with an average addition of 21.1 species (i.e. +129%) by adding 4 years of monitoring, which leads to an average cumulative richness of 37.4 species per margin (min: 10, max: 106) after 5 years of monitoring (**Fig. 3**).

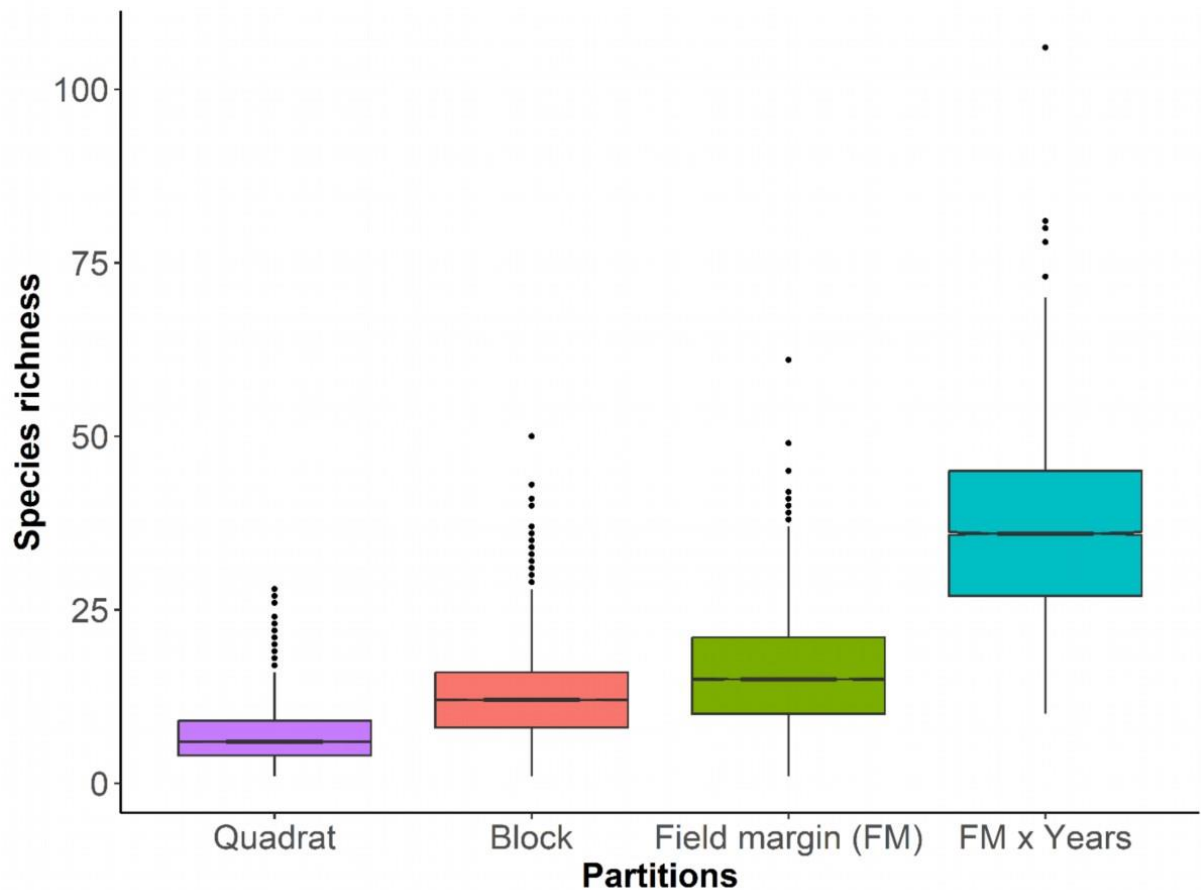


Fig. 3. Species richness partition between the four spatio-temporal levels of organization of field margins. Quadrat=1m² quadrat ; Block= block of 5 1m² quadrats (5m²); Field margin= the entire field margin (10 1m² quadrats = 10m²); FM x Years = entire field margin surveyed during five years.

Taxonomic affiliations

Based on the entire dataset (532 fields margins sampled between 2013 and 2017), **Fig. 4** shows the 21 most frequent families (representing at least 1% of the field margin flora with 7 taxa, all other families have less than 7 taxa). The three most represented families are Asteraceae (111 taxa, 15%), Poaceae (100 taxa, 14%) and Fabaceae (81 taxa, 11%). The following are Brassicaceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Plantaginaceae and Rosaceae. Based on Chi-square tests, most families are represented in the field margins at a level expected by the number of taxa present in France, when accounting for all habitat types. However, there is an excess of Poaceae, Fabaceae, Plantaginaceae, Polygonaceae, Rubiaceae, Geraniaceae and Malvaceae. In contrast, Rosaceae and Cyperaceae are under-represented in field margins.

The ten most important genus (with the highest number of species) are, by decreasing order of importance: *Trifolium* (18 species), *Lathyrus* (13), *Vicia* (11), *Medicago* (11), *Euphorbia* (10), *Veronica* (10), *Crepis* (9), *Galium* (9) and *Rumex* (8).

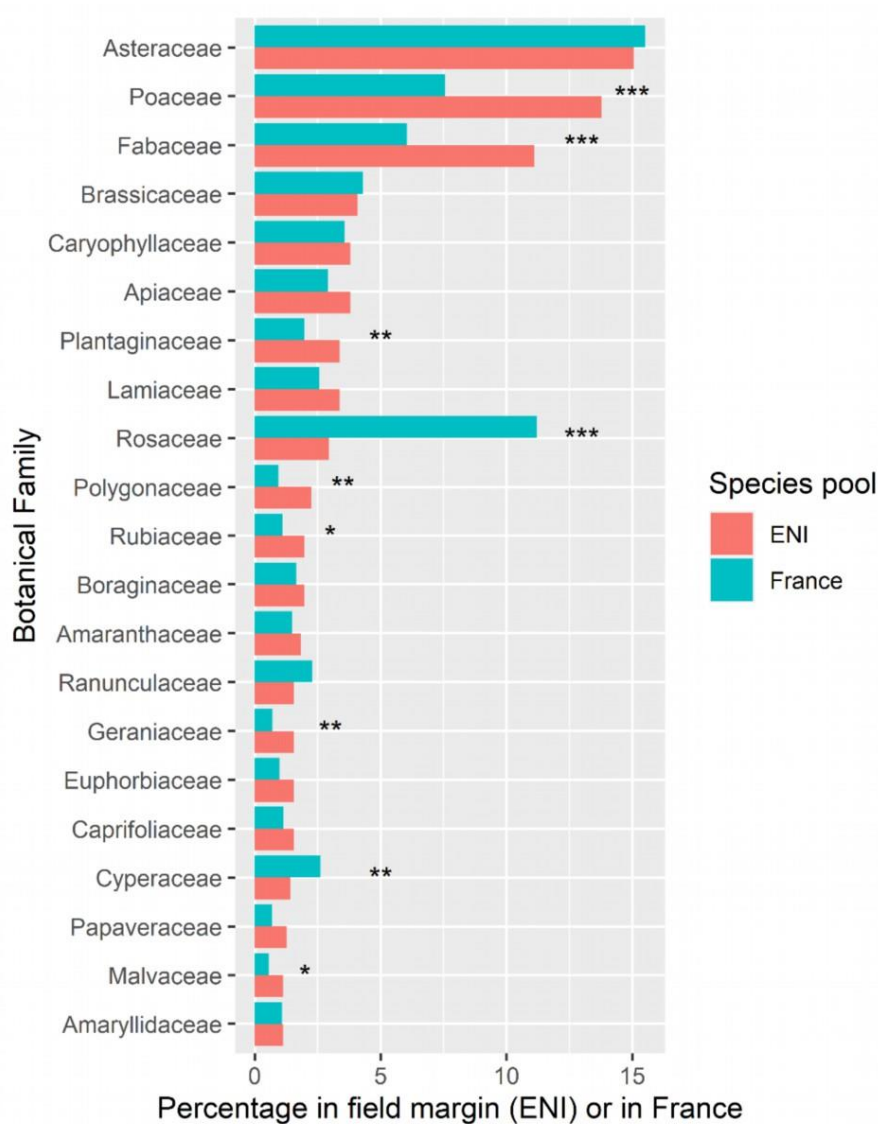


Fig. 4. Barplot representing the percentage of species belonging to different botanical families in the species pool of field margin (red) or in the whole France species pool, i.e. all habitats included (green). Asterisks indicated significant differences based on Chi-square tests (*<0.05, **<0.01, ***<0.001).

Species chorology, native and heritage status

The 690 taxa (identified at least at the specific level) that represent the species pool of field margins in France (based on n=532 field margins) includes 87.4% native species and 12.6% of

non-native species, the latter including 4% of archaeophytes (species introduced before 1500) and 8% neophytes (introduced after 1500). Although the 500 ENI network only contained 58 field margins under Mediterranean climates (11% of the network), species with a mediterranean distribution (n=177) contributed to 26% of the species pool (**Table 1**). Logically, the largest contribution (43%) corresponds to species with a temperate european (19%) and eurasiatic (24%) distribution. Section 3.7. below, details the distribution of these chorological types in the different types of field margins.

At the local scale of a field margin, native species represented an average of 93% of the relative abundance, archaeophytes represented 4.7% while neophytes only represented 2.3%. The most frequent neophytes were *Veronica persica* (46% of the field margin) followed by *Erigeron canadensis* (12%). Among non-native species, only 22 were classified as invasive species and they were relatively rare in field margins. The most common and abundant included *Ambrosia artemisiifolia* (frequency=5%, mean abundance=3.6), *Erigeron sumatrensis* (4%, mean abundance=3.3), *Xanthium orientale* subsp. *italicum* (2%, mean abundance=4.4), *Senecio inaequidens* (1%, mean abundance=1.6) and *Oxalis pes-caprae* (1%, mean abundance=7.5).

Among the heritage species, there was only one protected species at the national scale (*Kickxia commutata*) which occurred in two field margins in Corsica, and one species is considered “near threatened” on the UICN Red list (*Ornithopus sativus*, occurring in the Landes). All other species assessed on the Red List (n=613) are considered to be in the 'Least Concern' category, but among these, the trends are divided into species with stable (n=393), decreasing (n=72), increasing (n=11) population trends (the trend for n=137 species is unknown). Finally, 25 species listed in the national action plan for the conservation of *messicoles* (i.e. threatened rare arable weeds) are present in field margins (**Table S1**). Among the noteworthy species: *Agrostemma githago* (frequency=1%, mean abundance=4.8), *Anthemis cotula* (5, 1%, mean abundance=3), *Bromus secalinus* (2%, mean abundance=3), *Buglossoides arvensis* (1 field margin), *Cyanus segetum* (5%, mean abundance=3.8), *Euphorbia falcata* (1 field margin), *Glebionis segetum* (1 field margin) *Legousia speculum-veneris* (1%, mean abundance=4.7), *Orlaya grandiflora* (2 field margins), *Phalaris paradoxa* (2 field margins), *Ranunculus arvensis* (1%, mean abundance=4.4), *Spergula arvensis* (1%, mean abundance=3.3), *Thlaspi arvense* (1%, mean abundance=2.7) and *Valerianella dentata* (1 field margin).

Life-form spectra

At the level of the species pool, hemicryptophytes and therophytes dominated, representing each 43% of the species. The remaining 14% was shared between geophytes (7%), phanerophytes (3%), nanophanerophytes (2%) and chamaephytes (2%, **Fig. 6A**). At the community scale, hemicryptophytes had the highest relative abundance (51%) followed by therophytes (36%) and geophytes (11%). Woody species, including nanophanerophytes (1.4%), phanerophytes (0.5%) and chamaephytes (0.1%), accounted for only 2% of abundance because, as mentioned above, the selected field margins are all predominantly herbaceous and non-woody (scrub, hedge, etc.). While graminoids represent less than 20% of the species pool, at the local scale, their abundance reach 40% (**Fig. 6B**).

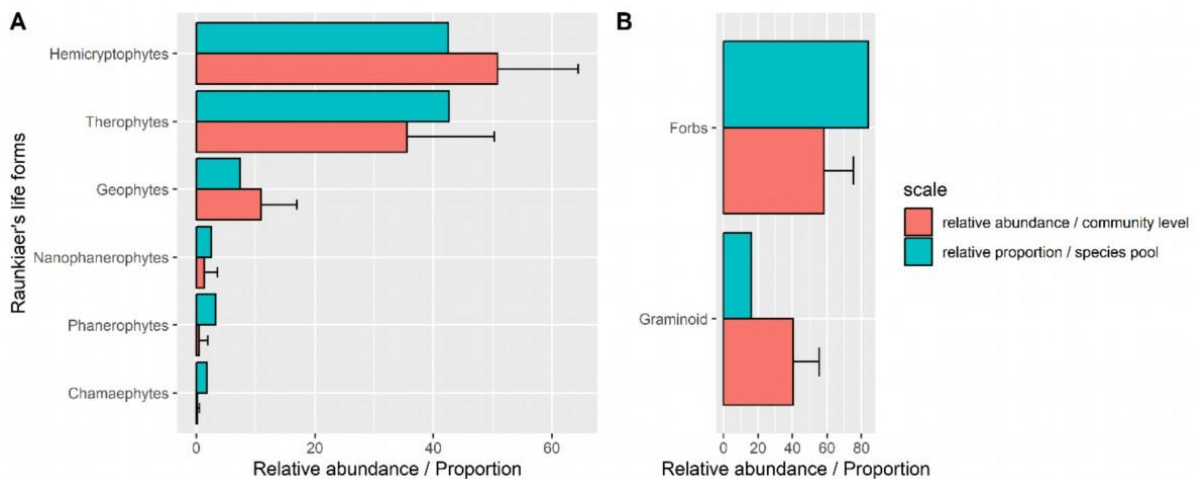


Fig. 5. Biological spectrum of field margin flora. A) mean relative abundance of Raunkiaer's life forms at the community level (red barplots) and proportion of species of different Raunkiaer's life forms at the species pool level (green barplots) B) mean relative abundance of forbs and graminoid at the community level (red barplots) and proportion of species of forbs and graminoid at the species pool level (green barplots)

Functional traits and indicator species for agricultural disturbances

Forty seven species can be defined as common agrotolerant due to their frequency of occurrences higher than 10% in agricultural fields in France (**Table S1**). These common agrotolerant species differed from the other (defined as nature-value species) by higher SLA

values, earlier flowering onset, longer period of flowering at the species level and a higher level of Ellenberg indicator value for nitrogen (**Table 2**). The Raunkiaer life forms also distinguished agrotolerant and nature-value species, with agrotolerant being mostly annual species (83% against 40% annuals for nature-value species) while nature-value including a wider range of life forms with mostly hemicryptophytes (44%) and geophytes (8%, **Table 2**). From the reproduction point of view, agrotolerant are more autogamous (19% against 5%) while nature-value are more pollinated by insects (**Table 2**). Agrotolerant have no specific means of dispersal (gravity) while nature-value have more various means of dispersal including animal dispersal (**Table 2**).

Typology of field margins in France

The most balanced classification of sites (n=484 field margins) based on the Bray-Curtis dissimilarity index discriminated seven groups (**Fig. 6**). A first division separated field margins of the mediterranean region (group 7) to all the other field margin types (groups 1 to 6). In this latter cluster, a second division opposed margins of wheat in northern France (groups 1, 2 and 4) and margins of vineyards or maize, mainly in the south-west but also in the north-east France (groups 3, 5 and 6). Within the northern France cluster, groups 1 and 2 represent field margins in landscape with significant proportion of grassland and *Dactylis glomerata* as the most frequent species whereas groups 4 represent field margins in landscape with significant proportion of cropland and *Lolium perenne* as the most frequent species (**Fig. 6**). In the following, the groups are named based on the two most frequent indicator species based on the IndVal procedure.

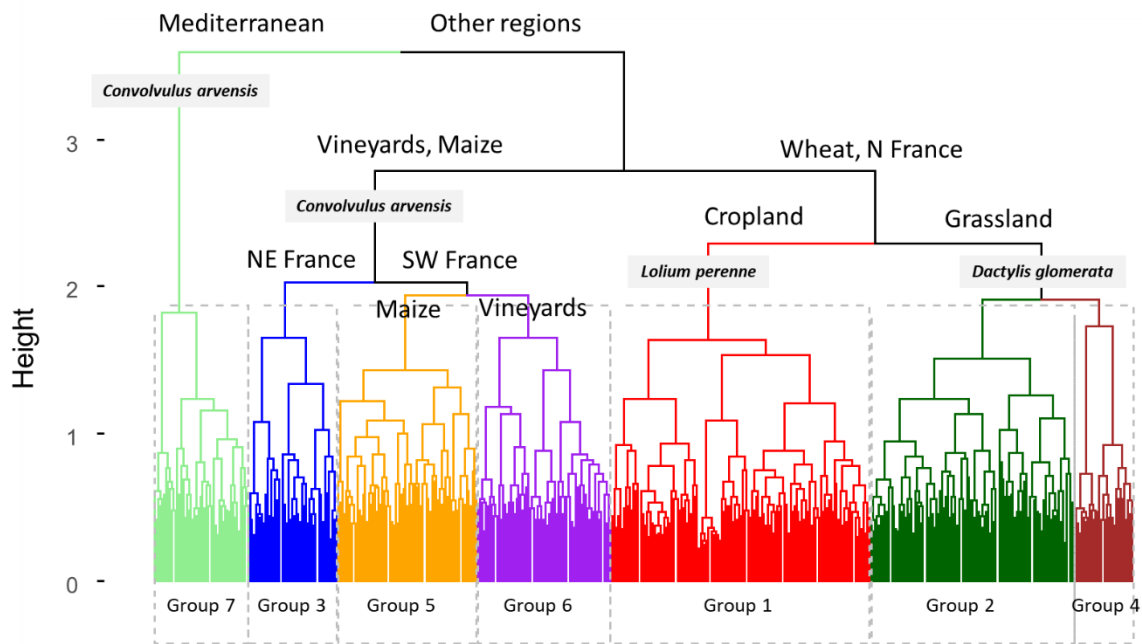


Fig. 6. Hierarchical clustering of field margins (n=484) based on their dissimilarity (Bray-Curtis index). The main characteristics (region, crop types) of the branches are given on the graph. Dominant field margin species are indicated on a grey background.

Group 7 (*Avena barbata*-*Hordeum murinum*, n=47) represents mediterranean field margins characterized by high temperature, low rainfall (especially in summer) and low altitude (**Fig. 7**, **Table 3**). *Avena barbata*-*Hordeum murinum* field margins are located next to vineyards and market garden crops in diversified landscapes with mostly vineyards (41%) and woods (10%). The use of herbicides and fertilisation is lowest in the adjacent fields of this margin type (**Table 3**). This type of field margins is the most species-rich (average of 46 species per margin) and the most original (127 indicator species) : they are distinguished from other margin types by the predominance of annuals (58%) and also a significantly higher relative abundance of chamephytes than other margins. Many species are insect-pollinated and wind-dispersed. Vegetation of the *Avena barbata*-*Hordeum murinum* field margin type is heliophilous, xerophilous, thermophilous, basiphilous and typical of nutrient-poor soils (**Table 4**). The most frequent species are *Convolvulus arvensis*, *Avena barbata*, *Hordeum murinum*, *Plantago lanceolata* and *Cynodon dactylon*. The species with highest indicator scores included *Crepis sancta*, *Malva sylvestris*, *Anisantha madritensis*, *Lolium rigidum*, *Medicago minima* and

Medicago polymorpha. The majority of species in this group have a Mediterranean chorology (Table S2).

Field margins of Group 1 (n=128), namely *Lolium perenne-Poa annua*, are associated to intensive agriculture in open-field landscapes. The TFI Herbicide and the dose of N fertilisation in the neighboring plot is the highest (**Table 3**). Group 1 concentrates in the North-East and in the Paris basin (North and South) in area with a continental climates (low temperature and low rainfall, **Fig. 7**). It is associated to high soil pH and silt percentage, low landscape diversity, high percentage of crop (74%) in the landscape (with wheat as the main rotation head) and low HNV (**Table 3**). *Lolium perenne-Poa annua* field margins are characterised by a high share of agrotolerant species (47%), with characteristics of ruderal species: annual species, small stature, high SLA, early flowering, autogamous reproduction, high nutrient requirement (**Table 4**). This group is also characterised by a higher than average abundance of graminoid (45%) and a deficit of both obligate entomogamous species and of animal-dispersed species. This field margin type is dominated by *Lolium perenne* and *Poa annua*, and all the 12 indicator species are common arable weeds: *Matricaria chamomilla*, *Fallopia convolvulus*, *Alopecurus myosuroides*, *Polygonum aviculare*, *Papaver rhoeas*, *Plantago major*, *Sonchus asper*, *Chenopodium album*, *Capsella bursa-pastoris* and *Ambrosia artemisiifolia*. This group has also a high number of non-native species (both archaeophytes and neophytes).

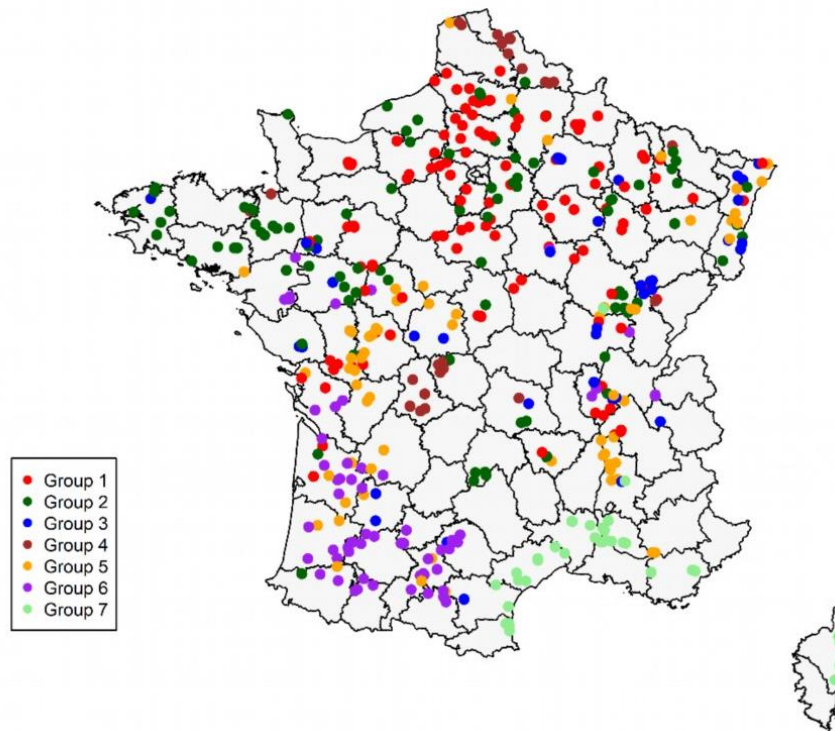


Fig. 7. Distribution of the 7 field margin types in France

Group 2 (n=101) is named *Poa pratensis-Taraxacum officinale* and is found throughout France (except in Mediterranean area) especially in the Armorican massif (**Fig. 7**). It is associated to mix landscapes with both cropland (59%) and grassland (11%), in area with slightly acidic and silty soils (**Table 3**). The *Poa pratensis-Taraxacum officinale* field margin type have an average proportion of agrotolerant and nature-value species and graminoids (43%) are over-represented in this group. Trait values are somewhat intermediates compared to the other groups with a tendency toward competitive-ruderal strategies (rather high stature and rather high SLA, high nutrient requirements), pollinated by wind or insects and dispersed by animals. (**Table 4**). The species of this group have low temperature requirements, they are hygrophilous, acidiphilous and shade tolerant. The most frequent species of this group are *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne*, and *Trifolium repens* and it has 5 indicator species: *Taraxacum officinale*, *Poa pratensis*, *Rumex crispus*, *Holcus lanatus* and *Schedonorus pratensis*. Species with the highest IndVal values in this group have mostly an european chorology (**Table S2**).

Group 4 (*Dactylis glomerata-Galium aparine*) is a small group (n=29) typical of the Central Massif (Limousin) and the North Paris basin in areas with low mean annual

temperature, high level of precipitation, acidic and sandy soils. This group is associated to diversified landscapes with high proportion of grassland (21%) and high HNV scores. It is the field margin type with the highest proportion of semi-shaded exposition (28%). This is consistent with a high share of shrubs (hedges) and the low Ellenberg-L values. The presence of hedges imply also a lower level of field margin management. There is a high proportion of nature-value species (71%) as well as competitive species with high stature, high SLA, late flowering. A lot of species are wind-pollinated but rely on animals for dispersal. The species of the *Dactylis glomerata-Galium aparine* group are hygrophilous, acidiphilous, nitrophilous and shade tolerant. The most frequent species included *Dactylis glomerata*, *Galium aparine* subsp. *aparine*, *Arrhenatherum elatius* subsp. *elatius*, *Anisantha sterilis* and *Poa trivialis*. Among common indicator species we can list: *Convolvulus sepium*, *Ranunculus repens*, *Urtica dioica*, *Heracleum sphondylium* or *Lapsana communis*. Regarding chorology, there is a high share of species with a cosmopolitan, eurasiatic and holarctic distribution.

The second main cluster is related to field margins of vineyards or maize with *Convolvulus arvensis* as the most frequent species (**Fig. 6**) and more generally a higher dominance of forbs (representing around two third of relative abundance, **Table 4**).

Group 3 (*Convolvulus arvensis-Plantago lanceolata*) was found in vineyard margins and landscapes dominated by vineyards (29%) in northeastern France and Rhône-Saône-Jura basin (n=44, **Table 3**). In this type of margins, the diversity of adjacent habitats is high but the number of management events in the margin is also high (**Table 3**). This margins have the lowest species diversity and a low originality with only one indicator species (*Convolvulus arvensis*) and most traits lied in the average range, except that there were a high share of geophytes (14%) and hemicryptophytes (60%). Apart from *C. arvensis*, most frequent species in this group included *Lolium perenne*, *Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium repens*, *Potentilla reptans* and *Elytrigia repens*.

Group 5 (*Elytrigia repens-Daucus carota*) represent field margins of maize mainly in southwestern France and in the south of the Paris basin (and to a lesser extent in the Mediterranean area and in the northeastern France, **Fig. 7**, n=69). It is characterized by sufficiently high rainfall over the year and in summer (160 mm). They develop on sandy soils in landscape that had an average proportion of crop, grasslands and vineyards but a higher than average proportion of wood and a high number of habitats next to the margins (**Table 3**). The vegetation is species-rich (second richest after mediterranean margins) and dominated

by forbs (66%) and nature-value species (64%), mostly hemicryptophytes but with high proportion of woody species (shrubs and trees sum up to 4%). They have low water and nutrient requirements, low SLA values, they are pollinated by insects and dispersed by animals (endozoochory). Most frequent indicator species included *Elytrigia repens*, *Daucus carota*, *Rubus* spp., *Picris hieracioides*, *Avena fatua/sterilis*, *Silene latifolia* and *Hypericum perforatum*. Species chorology is mostly european and eurasiatic with also some mediterranean species (**Table S2**).

Group 6 (*Potentilla reptans-Trifolium repens*) is strongly associated to South-West France in areas combining high annual rainfall (atlantic influences) and high mean annual temperature, on sandy acidic soil (n=66). *Potentilla reptans-Trifolium repens* are mostly vineyard margins (42%) and to a lesser extent maize margins (36%), with few herbicide treatments in the adjacent fields and located in vineyard (25%) and cropland dominated (44%) landscapes. It is a species-rich type of margins (40,7 species on average) with a high number of indicator species (53). Most are hemicryptophytes and nature-value species with low stature, low SLA, late flowering onset with a high proportion of insect pollinated species (**Table 4**). They are heliophilous and water-demanding but require low amount of nutrient. The most frequent species included *Convolvulus arvensis*, *Potentilla reptans*, *Lolium perenne*, *Trifolium repens*, *Plantago lanceolata*, *Dactylis glomerata*. Among frequent indicator species: *Geranium dissectum*, *Vicia sativa*, *Schedonorus arundinaceus*, *Trifolium pratense*, *Agrostis stolonifera* and *Lotus corniculatus*. Species chorology is similar to group 5 (european and eurasiatic with some mediterranean influences).

Discussion

This work constitutes the first synthesis on the field margin vegetation, an overlooked habitat under this botanical angle while its largely studied as an ecological model to understand the interplay of farming practices and landscape on biodiversity. The flora of field margins is very diversified: compared to the monitoring carried out at the same spatial extent (France) in cultivated fields, the species pool in field margins is more than twice as important (n=711 taxa) as the pool of arable weed species found within the fields with n=332 taxa (Munoz et al. 2020). This represents around 12% of the flora of France. As in arable fields, the Mediterranean region appears to be the most species-rich area with also the highest share of heritage species.

This is probably also linked to the richer pool of Mediterranean species, in a region that is considered one of the world's diversity hotspots (Blondel and Aronson 1999).

Based on the flora of cultivated fields of Jauzein (1995) which lists 1402 taxa, 383 species observed in the field margins of the 500 ENI network (55%) can also be observed in cultivated fields. This shows that almost half (45%) are species that occur only in field margins (and other open herbaceous habitats such as grasslands), making this area a very valuable habitat that brings originality to agricultural landscapes, especially when dominated by cropland. This ratio of 45% field margin-specific species is in agreement with a previous study (Fried, Le Corre, et al. 2022). Although there are few heritage species (on a national scale), field margins nevertheless host many species whose populations are considered to be in decline at national level. This is particularly the case in the field margin groups 5, 6 (*Lathyrus hirsutus*, *Lathyrus nissolia*, ...) and 7 (*Aira cupaniana*, *Astragalus hamosus*, *Gastridium ventricosum*, *Linum strictum*, *Tolpis umbellata*). Beyond the ecosystem services they can provide, field margins can also have a role to play in the conservation of plant species and their intrinsic botanical value.

The diversity partitioning shows that the greatest spatial variation in composition is found at the local scale of the 5 quadrats: the 8 linear m covered by the 4 additional quadrats within the same block provide many more species than the first 2 m of the first quadrat (+82%). In comparison, the 5 other quadrats separated by 30m add less new species (+31%). But the main lesson is that the most important gain is realized between the different years of the monitoring (+129%). This variability can be linked to annual species (43% of the pool, 30% of the relative abundance) whose interannual variations can be linked to the particular meteorological conditions of the year (level of precipitation at the time of germination) but also to crop rotations, each crop being able to favour a different set of species. Another explanation comes from the variable phenology of the plant species over the years (in relation to the particular weather conditions of each year) which allows for easier identification by observers in some years when a plant is more developed at the time of survey.

We found that the field margins also include 47 species (7% of the species pool) that are arable weeds with a frequency >10% in French cultivated fields and are considered here as common agrotolerant species according to the definition of Aavik Tsipe and Liira (2009). This mix of weed species and species of natural open herbaceous environments is reflected in the biological spectrum of the flora of field margins. In cultivated fields, the biological

spectrum is clearly dominated by therophyte species, which represent more than 60% (Bourgeois et al. 2019) or even nearly 90% of the species (Fried et al. 2009). On the contrary, the undisturbed open herbaceous environments (lawns, meadows) are dominated by hemicryptophytes that can reach 66 % (Bourgeois et al. 2019). Here, the biological spectrum of the flora of field margins is exactly intermediate: hemicryptophytes dominate (~50%, it is an environment with a grassland appearance), but therophytes are numerous (~30%), because of the disturbances and the proximity of the cultivated habitat.

Contrasting common agrotolerant with nature-value species showed that agrotolerant species exhibit a ruderal strategy combining high SLA, rapid life cycle (annual species, early flowering) and high nutrient requirements. The functional characterization of agrotolerant species is very consistent with a previous study comparing the trait values of weeds and non-weeds from open herbaceous habitats (Bourgeois et al. 2019). Agrotolerant plants are also found to be characteristic of the Group 1 of the field margin vegetation typology, that is associated with the most intensive agricultural system (high herbicides use, high fertilisation, landscape dominated by cropland) in the Paris basin and northeastern France. It is interesting to note that field margins in the most intensive landscape can also be characterized by particular indicator species. In this sense our results are similar to those of Cirujeda et al. (2019) and Fried, Le Corre, et al. (2022) that showed that field margins dominated by weeds or ruderal species such as *Fallopia convolvulus*, *Lolium perenne*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Polygonum aviculare* are associated with the most unfavorable set of conditions for biodiversity (high herbicide pressure, high fertilisation level, low diversity of the landscape). This is also in accordance with the idea behind the Ecobordure indicator (Alignier et al. 2018) that use the presence of a list of weeds as indicative of disturbed margins. Agrotolerance, SLA and Ellenberg-N seem to be better correlated to intensive agriculture than the percentage of annual species sometimes used as an indicator of the level of disturbances (Fanfarillo et al. 2018; Boinot and Alignier 2023). In our network, the percentage of annuals is also linked to the Mediterranean field margins which can be explained by the fact that in this context many annual plants are stress-tolerant species (adapted to summer drought) (Poinas, Meynard, et al. 2023).

The typology of field margins has a strong spatial structure and depends on soil and climatic conditions, the agricultural context (landscape, main type of crop) and the level of intensification. The analysis of field margins types according to their traits (community

weighted-means) and their agro-ecological conditions provided interesting information beyond the simple description of the classification. Until now, the ecology of field margins has been mainly focused on the context of field crops in Northern Europe with fewer references in the Mediterranean region (but see Bassa et al. (2011); Bassa et al. (2012); Cirujeda et al. (2019)), and in the margins of perennial crops such as vineyards (Fried, Plantureux, et al. 2022). The unprecedented coverage of the 500 ENI network revealed a very different composition in the vineyard margins on the one hand (Groups 3, 6, and 7) and in the Mediterranean region (Group 7) on the other hand. These two types of margins are more open and have in common that they are dominated by *Convolvulus arvensis* and have a high proportion of forbs. Among these groups, the Mediterranean region stands out very clearly, notably by field margins harbouring a high proportion of annual species (due to drought), of forbs and insect-pollinated species. The margins of the vineyards were also often dominated by heliophilous, basiphilous and thermophilous species. The ecological preferences of these types of field margins is probably related to the fact that the vineyards are more often positioned on well exposed slopes and often on clay-limestone soils. The margins of the vine plots are also more often managed and often the margin is disturbed by the passage of the tractor. Because of the very different nature of the flora, both perennial crops and Mediterranean region would deserve specific studies to uncover particular patterns and processes. In northern France, our results showed very different field margins depending on the type of landscape and the level of intensification, with margins dominated by *Dactylis glomerata* and other grassland species in livestock regions with grasslands in the landscape and margins dominated by *Lolium perenne* and agrotolerant plants in the large cereal plains.

Although there are no field margin specialist species, the vegetation of this habitat forms original assemblages mixing species of different ecological origins (arable and grassland, and to a lesser extent scrub or woodland). In the context of agricultural landscapes, especially in intensive cereal plains, the presence of declining species in field margins also makes them of interest for biodiversity conservation. The “500 ENI” network that we have mobilised here aims to detect unintended effects of agricultural practices (including pesticides) on biodiversity (Andrade et al. 2021). In this respect, our typology can serve as a reference: it may be interesting to study the impacts by taking into account the 7 types of field margins and through them a more homogeneous agro-ecological context and species pool. Indeed, one cannot directly compare the floristic richness between the Mediterranean region and the

north of France. The different nature of the species can also make them sensitive to different practices as illustrated by Poinas (Poinas, Fried, et al. 2023) who showed that the impact of fertilisation is stronger in the Mediterranean region probably because there are more oligotrophic species in this region. Another perspective to this work would be to analyse the link between the type of field margins and its interest for wild fauna, especially for birds and beetles which are also monitored by the “500 ENI” network.

References

- Aavik T, Liira J. 2009. Agrotolerant and high nature-value species—Plant biodiversity indicator groups in agroecosystems. *Ecological Indicators*. 9(5):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. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 135(3):178-186.
- Alignier A, Le Cœur D, Lanoë E, Ferchaud F, Roche B, Thenail C. 2018. Ecobordure: A flora-based indicator to assess vegetation patterns of field margins and infer its local drivers. Design in Brittany (France). *Ecological Indicators*. 85:832-840.
- Andrade C, Villers A, Balent G, Bar-Hen A, Chadoeuf J, Cylly D, Cluzeau D, Fried G, Guillocheau S, Pillon O et al. 2021. A real-world implementation of a nationwide, long-term monitoring program to assess the impact of agrochemicals and agricultural practices on biodiversity. *Ecology and Evolution*. 11(9):3771-3793.
- Bassa M, Boutin C, Chamorro L, Sans FX. 2011. Effects of farming management and landscape heterogeneity on plant species composition of Mediterranean field boundaries. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 141(3–4):455-460.
- Bassa M, Chamorro L, José-María L, Blanco-Moreno JM, Sans FX. 2012. Factors affecting plant species richness in field boundaries in the Mediterranean region. *Biodiversity and Conservation*. 21(4):1101-1114.
- Blondel J, Aronson J. 1999. *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, USA.
- Bohnenblust EW, Vaudo AD, Egan JF, Mortensen DA, Tooker JF. 2016. Effects of the herbicide dicamba on nontarget plants and pollinator visitation [Article]. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 35(1):144-151.
- Boinot S, Alignier A. 2023. Discrepancies between the drivers of alpha and beta plant diversity in arable field margins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 290(1992):20222179.
- 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):90-100.

- Cambecèdes J, Largier G, Lombard A. 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.
- Cirujeda A, Pardo G, Marí AI, Aibar J, Pallavicini Y, González-Andújar JL, Recasens J, Solé-Senan XO. 2019. The structural classification of field boundaries in Mediterranean arable cropping systems allows the prediction of weed abundances in the boundary and in the adjacent crop. *Weed Research*. 59(4):300-311.
- Cordeau S, Petit S, Reboud X, Chauvel B. 2012. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Research*. 52(1):88-97.
- Cordeau S, Reboud X, Chauvel B. 2011. Farmers' fears and agro-economic evaluation of sown grass strips in France. *Agronomy for sustainable development*. 31(3):463-473.
- Dennis P, Fry GLA. 1992. Field margins: can they enhance natural enemy population densities and general arthropod diversity on farmland? *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 40(1):95-115.
- Dufrène M, Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67(3):345-366.
- Egan JF, Bohnenblust E, Goslee S, Mortensen D, Tooker J. 2014. Herbicide drift can affect plant and arthropod communities [Article]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 185:77-87.
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, Burel FG, Crist TO, Fuller RJ, Sirami C, Siriwardena GM, Martin JL. 2011. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*. 14(2):101-112.
- Fanfarillo E, Kasperski A, Giuliani A, Cicinelli E, Latini M, Abbate G. 2018. Assessing naturalness of arable weed communities: a new index applied to a case study in central Italy. *Biological Agriculture and Horticulture*. 34:232-244.
- Fick SE, Hijmans RJ. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology*. 37(12):4302-4315.
- Fried G, Cordeau S, Metay A, Kazakou E. 2019. Relative importance of environmental factors and farming practices in shaping weed communities structure and composition in French vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 275:1-13.

- Fried G, Le Corre V, Rakotoson T, Buchmann J, Germain T, Gounon R, Royer H, Biju-Duval L, Felten E, Vieren E et al. 2022. Impact of new management practices on arable and field margin plant communities in sunflower, with an emphasis on the abundance of *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae). *Weed Research*. 62(2):134-148.
- Fried G, Norton LR, Reboud X. 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agriculture Ecosystems & Environment*. 128(1-2):68-76.
- Fried G, Petit S, Dessaint F, Reboud X. 2009. Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation*. 142(1):238-243.
- Fried G, Plantureux C, Caillol P, Hénin S, Leroy C, André N. 2022. La flore des bords de champs en région méditerranéenne : diversité floristique et réponse aux pratiques agricoles. *Carnets Botaniques*. 90:1-16.
- Fried G, Villers A, Porcher E. 2018. Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. Oral presented at: Agroecology and ecology of agroecosystems. International Conference on Ecological Sciences; 22-25 octobre 2018; Rennes.
- Gaba S, Fried G, Kazakou E, Chauvel B, Navas ML. 2014. Agroecological weed control using a functional approach: A review of cropping systems diversity. *Agronomy for Sustainable Development*. 34(1):103-119.
- Greaves M, Marshall E. 1987. Field margins: definitions and statistics. *Field Margins Monograph*.(35):3-10.
- Grime JP. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*. 111(982):1169-1194.
- Hengl T, Mendes de Jesus J, Heuvelink GBM, Ruiperez Gonzalez M, Kilibarda M, Blagotić A, Shangguan W, Wright MN, Geng X, Bauer-Marschallinger B et al. 2017. SoilGrids250m: Global gridded soil information based on machine learning. *PLOS ONE*. 12(2):e0169748.
- Husson F, Le S, Pages J. 2010. *Exploratory Multivariate Analysis by Example Using R*. Chapman and Hall.
- Julve P. 1998. *Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*. 4 mars 2012 ed.

- Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice IC, Leadley P, Bönisch G, Garnier E, Westoby M, Reich PB, Wright IJ et al. 2011. TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*. 17(9):2905-2935.
- Kleijn D, Van Der Voort LAC. 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: The effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation*. 81(1-2):57-67.
- Lande R. 1996. Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos*. 76(1):5-13.
- Landis DA, Wratten SD, Gurr GM. 2000. Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. *Annual review of entomology*. 45(1):175-201.
- Le Coeur D, Baudry J, Burel F. 1997. Field margins plant assemblages: Variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and Urban Planning*;37 (1-2): 57-71.
- Marshall EJP. 2002. Introducing field margin ecology in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 89(1):1-4.
- Mkenda PA, Ndakidemi PA, Mbega E, Stevenson PC, Arnold SEJ, Gurr GM, Belmain SR. 2019. Multiple ecosystem services from field margin vegetation for ecological sustainability in agriculture: scientific evidence and knowledge gaps. *PeerJ*. 7:e8091.
- Munoz F, Fried G, Armengot L, Bourgeois B, Bretagnolle V, Chadoeuf J, Mahaut L, Plumejeaud C, Storkey J, Violle C et al. 2020. Ecological Specialization and Rarity of Arable Weeds: Insights from a Comprehensive Survey in France. *Plants*. 9(7):824.
- Olson DM, Wäckers FL. 2007. Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology*. 44(1):13-21.
- Poinas I, Fried G, Henckel L, Meynard C. 2023. Spatial scale dependence in agricultural drivers of field margin plant communities. *bioRxiv*.
- Poinas I, Meynard CN, Fried G. 2023. Functional trade-offs: exploring the effects of climate change and agricultural practices as drivers of field margin plant communities. *bioRxiv*.2023.2003.2003.530956.
- Pointereau P, Coulon F, Jiguet F, Doxa A, Paracchini M-L, Terres J-M. 2010. Les systèmes agricoles à haute valeur naturelle en France métropolitaine. *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*. 59(59):3-18.
- Ramsden MW, Menéndez R, Leather SR, Wäckers F. 2015. Optimizing field margins for biocontrol services: The relative role of aphid abundance, annual floral resources, and

- overwinter habitat in enhancing aphid natural enemies. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 199:94-104.
- Reich PB, Walters M, Ellsworth D. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological monographs*. 62(3):365-392.
- Smith J, Potts SG, Woodcock BA, Eggleton P. 2008. Can Arable Field Margins Be Managed to Enhance Their Biodiversity, Conservation and Functional Value for Soil Macrofauna? *Journal of Applied Ecology*. 45(1):269-278.
- Society for Ecological Restoration, International Network for Seed Based Restoration, Kew RBG. 2023. Seed Information Database (SID). Available from: <https://ser-sid.org/> (February 2023); [accessed].
- Tarmi S, Helenius J, Hyvönen T. 2009. Importance of edaphic, spatial and management factors for plant communities of field boundaries [Article]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 131(3-4):201-206.
- Tichý L, Axmanová I, Dengler J, Guarino R, Jansen F, Midolo G, Nobis MP, Van Meerbeek K, Ačić S, Attorre F. 2023. Ellenberg-type indicator values for European vascular plant species. *Journal of Vegetation Science*. e13168.
- Tison J-M, de Foucault B. 2014. *Flora Gallica. Flore de France*. Mèze: Biotope.
- UICN France, FCBN, AFB, MNHN. 2018. *La Liste rouge des espèces menacées en France – Chapitre Flore vasculaire de France métropolitaine*. Paris, France.
- Westoby M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*. 199(2):213-227.
- Zobel M. 2016. The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of vegetation science*. 27(1):8-18.
- Zollinger J-L, Birrer S, Zbinden N, Korner-Nievergelt F. 2013. The optimal age of sown field margins for breeding farmland birds. *Ibis*. 155(4):779-791.

Table 1. Chorology of the 693 species identified at the species level (or at the genus level when it was possible to determine the native status) in the 532 field margins in France.

Chorology	Number of species	%
Atlantic	8	1.2
Circumboreal	23	3.3
Cosmopolit	56	8.1
Thermo-cosmopolit	7	1.0
Eurasiatic	165	23.8
European	134	19.3
Holarctic	33	4.8
Mediterranean	177	25.5
Subtropical	3	0.4
Native	606	87.4
Archaeophyt	29	4.2
Neophyt	56	8.1
Unknown	2	0.3
Non-native	87	12.6

Table 2. Differences in trait values and Ellenberg indicator values between common agrotolerant species and nature-value species. For quantitative traits, the median values is given for each group; for qualitative traits the proportion is displayed.

Traits	Agrotolerant species (n=47)	Nature-value species (n=607)	
Quantitative traits			Wilcoxon test
SLA	26.4 (17.2-48.5)	23.7 (4.7-70.7)	P=0.001
Maximum plant height (m)	0.8 (0.2-5)	0.8 (0.1-30)	P=0.603
Seed mass (mg)	1.19 (0.05-28.2)	1.12 (0.0007-11,5x10 ³)	P=0.709
Flowering onset (month)	4 (1-7)	5 (1-12)	P=0.013
Flowering duration (month)	5 (2-12)	4 (1-12)	P<0.001
EIV-L	7 (5-8)	7 (3-9)	P=0.127
EIV-N	7 (5-9)	6 (1-9)	P<0.001
Qualitative traits			Fisher's test
Life forms			P<0.001
Therophytes	83%	40%	
Geophytes	2%	8%	
Hemicryptophytes	15%	44%	
Woody perennials	0%	8%	
Pollination mode			P=0.003
Autogamous, apogamous	19%	5%	
Abiotic (wind, water)	17%	24%	
Facultative entomogamous	34%	27%	
Strictly entomogamous	30%	44%	
Dispersal syndrome			P=0.003
Abiotic (wind, water)	24%	30%	
Gravity	53%	29%	
Animals	23%	41%	

Table 3. Mean values of spatial, climatic, soil, landscape and agricultural variables for the 7 field margin types. Values followed by an asterisk are significantly different from the overall mean of all field margins (n=484) according to a v-test for quantitative variables and a Chi2 test for qualitative variables : *<0.05, **<0.01, ***<0.001.

Group	N	Overall	Group1	Group2	Group3	Group4	Group5	Group6	Group7
		mean							
		488	128	101	44	29	69	66	47
Spatial	Altitude	155	149	168	186	183	165	153	86***
	Latitude	46.77	48.19***	47.82***	47.06	48.14**	46.29	44.55***	43.42***
	Longitude	2.52	2.60	1.59***	3.69**	2.05	2.66	0.75***	5.65***
Climate	Mean Annual Temp	11.3	10.5***	10.7***	10.9*	10.5**	11.4	12.2***	14.1***
	Min Temperature	0.37	-0.16***	0.34	-0.41**	0.15	0.10	0.84*	2.50***
	Annual precipitation	752	714***	747	750	816**	777*	825***	692***
	Summer precipitation	152	150.2	149.9	152.7	172.8***	159.9*	174.6***	101.9***
Soil	soil pH	6.88	7.08***	6.70***	6.80	6.51***	6.81	6.68***	7.38***
	% sand	30.8	24.1***	30.1	31.5	36.5***	33.8**	34.8***	35.5***
	% silt	44.0	50.0***	46.0**	42.8	41.0*	41.6**	39.6***	37.4***
	% clay	25.2	25.9*	23.9***	25.8	22.5***	25.0	25.6	27.2***
Landscape	High Nature Value	8.39	7.74*	8.56	7.84	11.23***	8.24	8.78	8.17
	Wood (%)	6.40	2.98***	6.81	6.12	4.92	8.85*	7.70	10.19*
	Crop (%)	53.21	74.42***	59.43*	43.59	49.61	53.14	43.95*	8.85***
	Grassland (%)	7.35	4.77*	11.26**	5.38	21.48***	5.91	6.80	1.63**
	Vineyard (%)	12.72	1.98***	1.76***	28.85***	0.00**	12.44	24.80***	40.97***
	SHDI	0.87	0.65***	0.92	0.80	1.07*	0.92	0.94	1.15***
Field margin	Div Adjacent Habitat	1.78	1.88	1.84	2.14*	1.83	2.04*	1.53*	0.96***
	Full light (%)	92	94	92	98	72**	90	91	96

	Semi shaded (%)	8	6	8	2	28**	10	9	4
	Margin width	3.67	4.24	3.92	3.35	2.28	3.10	4.00	3.10
	# Margin management	1.24	1.18	1.27	1.50*	0.84**	1.11	1.35	1.47*
Farming practices	TFI Herbicide	1.37	1.84***	1.43	1.45	1.16	1.22	1.08*	0.62***
	N Fertilisation	208	385**	251	166	95	146	65	33
	Organic (%)	23	17	21	18	28	28	29	28
	Conventiional (%)	77	83	79	82	72	72	71	72
Reference crop (%)	Wheat (%)	39	58***	50**	25*	72***	26	18***	0***
	Maize(%)	30	28	35	32	21	41*	36	6***
	Market garden (%)	11	12	13	2*	7	12	3*	23**
	Vineyard (%)	20	2***	2***	41**	0	22	42***	70***
Region (%)	Alps	1	0	0	2	0	0	3	0
	North Paris Basin	14	30***	18	0*	41***	3	0***	0***
	South Paris Basin	15	30***	7***	9	0**	23*	8	0***
	B Rhône-Saône-Jura	7	7	9	20**	3	9	2*	0*
	Corsica	2	0*	0	0	0	0	0	23***
	Armorican Massif	11	1***	35***	14	7	3	11	0**
	Central Massif	5	2	8	5	24***	3	3	0
	Mediterranean area	9	0***	0***	2	0	13	0**	74***
	Northeast Zone	16	23*	20	34**	3*	17	0***	2**
	South West Zone	20	7***	4***	14	21	29*	74***	0***

Table 4. Mean values of community diversity indices, number of indicator species, community-weighted means of traits and of Ellenberg-indicator values for the 7 field margin types. Values followed by an asterisk are significantly different from the overall mean of all field margins (n=484) according to a v-test for quantitative variables and a Chi2 test for qualitative variables : *<0.05, **<0.01, ***<0.001.

		Overall	Group1	Group2	Group3	Group4	Group5	Group6	Group7
		mean							
N		488	128	101	44	29	69	66	47
Diversity	Species richness (S)	35.5	33.7	31.2***	22.5***	35.6	41.1***	40.7***	46.0***
	Shannon Diversity (H')	3.14	3.13	3.04***	2.78***	3.12	3.27***	3.26***	3.37***
	Evenness (J)	0.90	0.90	0.90*	0.91*	0.88**	0.89	0.90	0.89
	Abundance	197	189	181**	129***	187	220**	227**	253**
	Gamma diversity	695	256	240	154	180	354	315	361
# indicator species		-	12	5	1	40	30	53	127
CWM	Agrotolerant	37.4	46.9***	37.1	36.7	29.2*	33.9***	26.2***	38.5
	Nature-value	61.7	53.1***	62.9	63.3	70.8***	66.1***	73.8***	61.5
	Graminoid	40.1	45.1***	43.0*	39.6	36.1	35.9**	38.6	31.6***
	Forbs	58.9	55.8**	55.5**	57.0	57.4	64.4**	61.4	65.7***
Life forms	Therophytes	35.6	42.3***	28.8***	23.0**	32.1	34.0	28.6***	57.8***
	Hemicryptophytes	50.8	45.9***	56.8***	59.8***	49.1	45.9	60.9***	32.1***
	Geophytes	10.8	10.8	11.6	13.9	15.5***	11.0	8.0***	7.2***
	Chamephytes	0.08	0.01*	0.02	0.00	0.11	0.20**	0.07	0.31***
	Nanophanerophytes	1.30	0.36***	0.97	2.18**	2.71***	2.85***	1.13	0.84
	Phanerophytes	0.44	0.22	0.42	0.12	0.45	1.18***	0.24	0.63
Traits	SLA	26.2	26.5***	26.4	26.0	27.0***	25.5***	25.8**	25.9
	Max Plant Height	1.14	1.07*	1.14	0.99*	1.46***	1.39***	1.03*	1.06
	Seed mass	5.76	4.29	3.83	3.83	5.36	11.28**	7.12	5.94

	Flowering onset	4.70	4.63**	4.66	4.68	4.88***	4.90***	4.72	4.56***
	Flowering duration	5.20	5.51***	5.31*	5.43**	4.65***	4.92***	5.02**	4.94***
	Anemogamous	43.0	46.0**	47.3***	42.6	49.7**	38.1***	41.2	31.1***
	Auto- & apogamous	6.7	8.4***	6.6	7.9	4.8*	5.1**	5.1	7.4
	Facult entomogamous	26.7	28.4**	22.4**	24.6	22.6**	29.6**	26.0	32.5***
	Oblig entomogamous	22.7	16.8***	22.3	24.0	22.8	25.9**	26.7***	27.9***
	Wind	16.2	15.6	17.3	12.8***	15.0	17.6	13.8	22.4***
	Gravity	46.2	50.9***	43.4**	55.2***	35.3***	42.6**	47.7	40.5***
	Endozoochore	1.9	0.7***	1.5	2.2	4.5***	4.0***	1.3	1.4
	Epizoochore	34.7	32.4**	36.4*	28.7***	45.1***	34.4	36.2	34.6
Ellenberg indicator values	EIV-L	7.04	7.01	6.96***	7.04	6.73***	7.03	7.10*	7.42***
	EIV-F	5.01	5.02	5.15***	5.06	5.20**	4.92**	5.14***	4.51***
	EIV-K	4.79	4.90***	4.86***	4.85*	4.77	4.76	4.73**	4.40***
	EIV-R	5.72	5.62***	5.53***	5.60*	5.55**	5.80*	5.77	6.37***
	EIV-T	5.30	5.17***	5.15***	5.20*	5.20	5.32	5.36	6.05***
	EIV-N	6.36	6.56***	6.45**	6.33	6.63***	6.22***	6.00***	6.20**

Supplementary materials

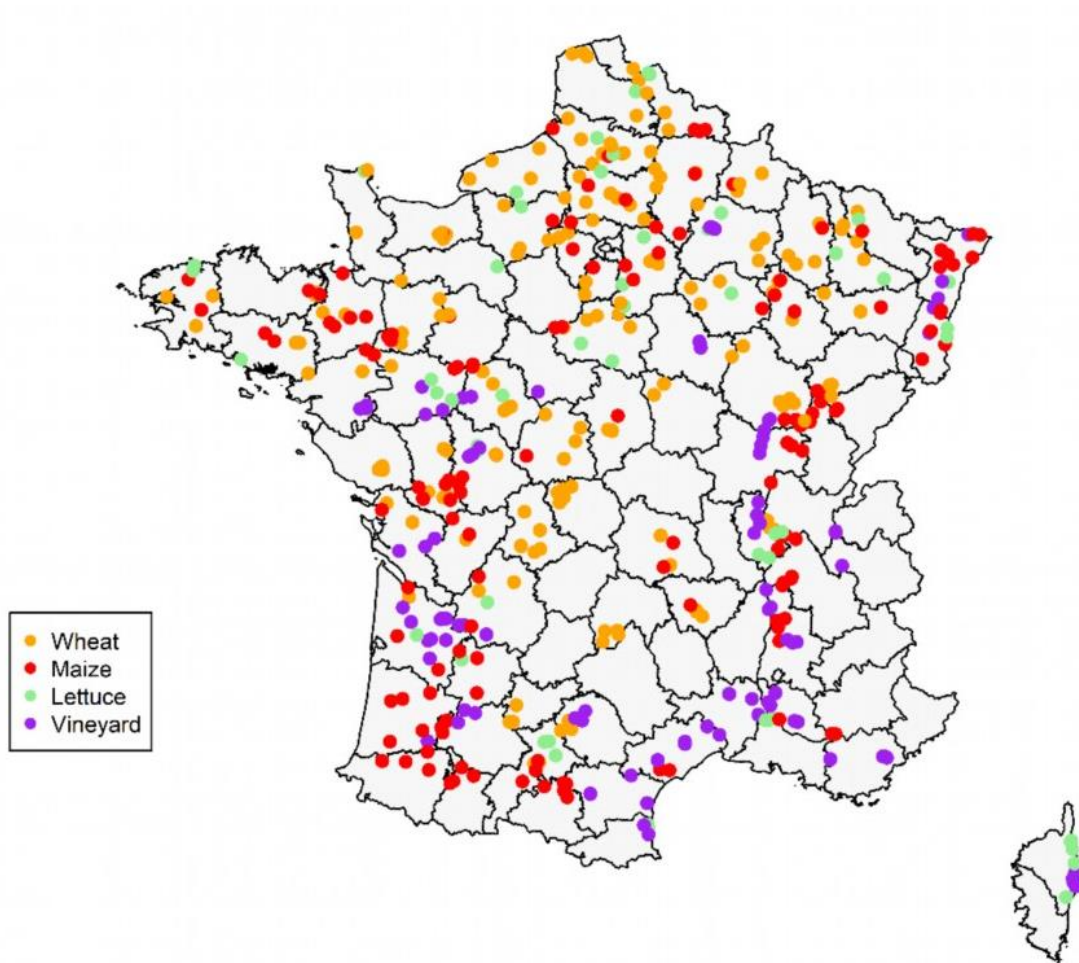


Fig. S1. Distribution of the 532 surveyed field margins in France (including Corsica). Orange: wheat is the main crop of the crop rotation, Red: maize is the main crop of the crop rotation, Green: lettuce is the main crop (market garden crops), Purple: vineyards.

Table S1. List of the 711 taxa observed in the 532 field margins of the 500 ENI network between 2013 and 2017. The table provides the ID number in the TaxRef classification (ID_TaxRef), the botanical family (Family), the name (Taxa name), the status in the UICN Red List for France (RED LIST STATUS FR): DD=data deficient, NT=Nearly Threatened, LC=Least Concern, NA=Not assessed), population trend based on UICN red List (POP. TREND), species protected at the national level (PN), species listed in the national action plan for the conservation of “messicoles” species (Messicole), common agrotolerant species (Agrotolerance), native status (Native_Status), residence time (Residence_Time) archaeophyt (introduced before 1500), neophyt (introduced after 1500), Naturalization status: casual, naturalized, invasive, Chorology (Julve, 1998), field margin type (FM Type), the indicator value (0-100) for each species to its maximum field margin type (IndVal), p-value associated to the IndVal (P-value): *<0.05, ** <0.01, ***<0.001, taxonomic rank (Rank).

Cf. .csv file

Table S2. a) Chorology of the species according to their affinity with a field margin type (Groups 1-7) based on their maximum IndVal score. The expected number of species (between brackets) was calculated according to the number of species per group and per chorology under the null hypothesis that. For example, there are 239 species that have their maximal IndVal score in the Group 7 and 122 of them have a Mediterranean chorology while only 611 Mediterranean species would have been expected in this group under the hypothesis of an equal proportion of chorology type per group). Bold values indicates situations where observed values are strongly higher than expected values.

Chorology	Group 1	Group 2	Group 3	Group 4	Group 5	Group 6	Group 7	NA	Total
atlantic	0 (1)	1 (0)	0 (0)	3 (1)	2 (2)	1 (1)	0 (3)	1 (0)	8
circumboreal	2 (2)	4 (1)	1 (0)	5 (3)	4 (5)	4 (4)	2 (8)	1 (1)	23
cosmopolit	5 (4)	3 (2)	3 (1)	11 (6)	10 (12)	8 (9)	15 (19)	1 (2)	56
eurasiatic	11 (11)	6 (7)	4 (3)	25 (18)	45 (35)	37 (27)	37 (57)	0 (7)	165
european	9 (9)	8 (6)	3 (3)	16 (15)	36 (28)	25 (22)	34 (46)	3 (5)	134
holarctic	2 (2)	1 (1)	0 (1)	7 (4)	9 (7)	8 (5)	5 (11)	1 (1)	33
mediterranean	4 (12)	3 (8)	2 (3)	0 (20)	17 (37)	16 (29)	122 (61)	13 (7)	177
subtropical	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (1)	0 (1)	1 (0)	2 (1)	0 (0)	3
thermo-cosmopolit	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (1)	6 (1)	0 (1)	1 (2)	0 (0)	7
introduced	14 (6)	4 (4)	0 (2)	10 (10)	16 (18)	14 (14)	21 (30)	8 (4)	87
Total	47	30	13	77	145	114	239	28	693

b) Distribution of species with decreasing population trend, messicole (rare threatened arable weeds), agrotolerant and invasive species according to their affinity with a field margin type (Groups 1-7) based on their maximum IndVal score.

Status	Group 1	Group 2	Group 3	Group 4	Group 5	Group 6	Group 7	NA	Total
Decreasing	4 (10)	5 (3)	1 (1)	2 (7)	9 (11)	8 (8)	42 (31)	2 (3)	73
Messicole	5 (3)	2 (3)	0 (1)	4 (2)	4 (4)	2 (3)	6 (11)	2 (1)	25
Agrotolerant	12 (6)	0 (2)	1 (1)	6 (4)	4 (7)	4 (5)	18 (20)	2 (2)	47
Invasive	1 (3)	0 (1)	0 (0)	3 (2)	8 (3)	4 (2)	5 (9)	1 (1)	22
Total	22	7	2	15	25	18	71	7	167