



Agroécologie
Dijon
Unité de Recherche

INRAE



Serv ices
Eco systémiques



THESE DE DOCTORAT DE L'ETABLISSEMENT UNIVERSITE BOURGOGNE FRANCHE-COMTE
PREPAREE A L'UMR AGROECOLOGIE, INRAE DIJON

Ecole doctorale n°554

« Environnements-Santé »

Spécialité « Sciences agronomiques »

Par

Séverin YVOZ

Analyse multi-échelles des compromis entre services écosystémiques fournis par la flore adventice

Thèse présentée et soutenue à Dijon, le 4 mars 2021

Composition du Jury :

Mme, Moonen, Anna-Camilla	Professeur assistant, Scuola Superiore Sant'Anna Pise	Rapportrice
Mr, Théron, Olivier	Ingénieur de recherche, INRAE Colmar	Rapporteur
Mr, Debaeke, Philippe	Directeur de recherche, INRAE Castanet-Tolosan	Examineur
Mr, Gardarin, Antoine	Maître de conférences, AgroParisTech Grignon	Examineur
Mme, Kazakou, Eléna	Professeur, Institut Agro, SupAgro Montpellier	Examinatrice
Mr, Bretagnolle, François	Professeur des universités, Université de Bourgogne Dijon	Président du jury
Mme, Petit, Sandrine	Directrice de recherche, INRAE Dijon	Directrice de thèse
Mr, Cordeau, Stéphane	Chargé de recherche, INRAE Dijon	Co-encadrant de thèse
Mr, Lechenet, Martin	Chargé OAD et Analyse de données, Dijon Céréales Longvic	Invité

Remerciements

Je tiens à remercier tout d'abord **Sandrine** et **Stéphane**, mes encadrants de thèse, sans qui ce travail n'aurait pas été possible. Malgré vos emplois du temps très chargés, vous avez toujours trouvé le temps nécessaire afin de faire des points sur les avancées de mon travail, de relire les papiers ou de répondre à mes questions. Merci également pour tout le travail « de l'ombre » que vous avez effectué afin que la thèse puisse avoir lieu : la recherche des financements, les comptes-rendus annuels... Au final, je trouve que nous avons réussi à mettre en place une organisation efficace permettant de valoriser les capacités de chacun.

Je remercie également les **membres du jury** qui ont accepté d'évaluer mon manuscrit et ma soutenance de thèse. Je remercie également les **membres de mon comité de suivi de thèse, Fabrice Dessaint, Guillaume Fried, Jean-Philippe Guillemain et Muriel Valantin-Morison**, pour les discussions intéressantes que nous avons eues et qui ont permis de réaiguiller mon sujet. Sans vous, ma thèse n'aurait pas été ce qu'elle est à présent.

Je remercie également les **agriculteurs de la zone de Fénay** de nous avoir fourni leurs pratiques et de nous avoir autorisé à réaliser nos mesures sur leurs parcelles. Vous avez également accepté de répondre à mes questions, ce qui a été très important et enrichissant pour moi. Vous m'avez beaucoup vu sur vos parcelles en 2019, mais je sais que vous avez l'impression de ne pas avoir beaucoup de retours de nos expérimentations. Toutefois, j'ai essayé autant que possible de vous faire des synthèses et le ferai encore si possible.

Deux personnes ont ensuite contribué très fortement à ce travail de thèse, je suis donc obligé de leur consacrer un paragraphe. Vous ne vous êtes jamais rencontrés, mais pourtant vous êtes tous deux liés à cette thèse. Sans vous, jamais je n'aurais pu faire tout ce que j'ai réalisé et la thèse serait quand même bien moins intéressante ! Merci encore **Camille** et **Alexandre** pour tout le travail que vous avez fourni, votre sérieux et votre bonne humeur.

Mais je me dois également de remercier toutes les personnes qui ont contribué à la récolte des données de pratiques et de flore sur la zone de Fénay. Merci **Luc** pour le travail que tu as fourni pendant plus de dix ans. Tu as fait un travail énorme pour récolter les pratiques des agriculteurs ainsi que pour organiser et mettre en forme toutes ces données. Je sais que je t'ai pas mal embêté avec mes questions au début de ma thèse, mais c'était quand même bien agréable d'avoir un jeu de données aussi complet. Tu pourras partir en retraite l'esprit tranquille, en te disant que tu n'auras pas fait tout cela pour rien. Je tiens également à remercier **Emeline, Eric** et **Julie** de m'avoir emmené faire les relevés de flore. Cela m'a permis de voir la réalité du terrain et l'ambiance était toujours très bonne.

Je pense également à **Damien, Benjamin et Laurène**, mes compagnons de galère thèse. Je viens clôturer une promotion de doctorants qui, je pense, est un grand cru. C'était vraiment bénéfique de ne pas être seul lorsqu'il fallait s'occuper des démarches administratives, des réinscriptions et des formations. Je ne sais pas pour vous, mais pour moi c'était important de ne pas me sentir seul face à tout ça.

Je tiens ensuite à remercier plus généralement tous les membres du pôle GestAd que j'ai pu rencontrer au cours de mes trois années de thèse. Je ne pourrais pas citer tout le monde et je suis désolé si j'en oublie certains. Je pense tout d'abord aux anciens doctorants et au personnel permanent qui m'ont accueilli lors de mon arrivée. Grâce à vous, je me suis très rapidement bien intégré et je me suis senti bien à Dijon : **Emeline, Floriane, Olivia, Morgane, Laurène, Julie, Benjamin, Guillaume...** Il y a ensuite tous les doctorants, post docs, CDDs et stagiaires qui se sont succédés aux cours de ces trois années et qui ont participé à l'animation et à la bonne humeur, à la fois à l'INRA et en dehors. C'est essentiel pour bien vivre ces trois années de thèse. Je pense notamment à : **Auxence, Mélinda, Gwladys, Kévin, Rémi G, Rémi T, Marthe, Ingild, Audrey, Emeric, Caroline, Lucie, Lucile, Andy, Didac, Marie, Mégan, Thomas, Nicolas C, Chloé, Dinia, Damien C, Thibault...** Je pense également à toutes les personnes régulièrement présentes à la pause-café : **Claude, Luc, Mathieu, Nicolas M-J, Nicolas C, Xavier, Stéphane, Emilien, Sandrine, Delphine, Hugues, Mélinda, Chloé...** Merci pour ces discussions toujours toutes aussi passionnantes et instructives les unes que les autres. Cette pause était très importante pour moi, notamment lors des périodes d'analyses et de rédaction. Enfin, je tenais à remercier **Bruno**, tu es un super chef d'équipe qui essaye toujours de faire au mieux pour que tout le monde se sente bien. Et ça, c'est super important !

Je remercie également **ma famille** de m'avoir donné le goût de l'agronomie en m'ayant amené dans les parcelles dès tout petit. Si j'ai fait une thèse sur ce sujet, c'est entièrement grâce à vous. C'est pour moi toujours un plaisir et un besoin de retourner sur l'exploitation.

Je pense également à **Sophie, Fred et Julien**, sans vous je ne sais pas si je me serais autant motivé pour trouver une thèse. L'idée me trottait dans la tête, mais le fait de vous voir super motivé m'a vraiment poussé à me lancer également. Avec le recul, je ne regrette pas, car j'ai appris plein de choses et rencontré plein de personnes intéressantes.

Enfin, un dernier mot, mais pas des moindres pour **Inès**. Merci du soutien que tu m'as apporté, notamment au cours de cette dernière année qui n'était pas simple pour moi. Sur les derniers mois j'étais pas mal stressé, mais tu as toujours été là pour moi. Merci pour toutes tes relectures et les figures que tu as améliorées. Sans toi, je n'aurais jamais pu faire quelque chose d'aussi bien.



Ce travail de thèse a été financé par le **métaprogramme Ecoserv** « Services rendus par les écosystèmes » d'INRAE et le programme de recherche européen Horizon H2020 à travers le projet **IWM PRAISE** (Integrated Weed management : PRActical Implementation and Solutions for Europe, n°727321). Ces projets ont également permis de financer les expérimentations de terrain mis en place au cours de la thèse, ainsi que ma participation à des congrès nationaux et internationaux pour présenter mes recherches et mes résultats.

Le métaprogramme Ecoserv a pour objectif de fournir des bases scientifiques nécessaires à l'identification, la quantification et l'évaluation des services rendus par les écosystèmes dépendants des activités agricoles, sylvicoles ou aquacoles.

Le projet IWM PRAISE a pour but d'identifier et de développer des pratiques de gestion des adventices plus durables et résilientes. Mes travaux s'insèrent dans un workpackage qui quantifie l'effet des pratiques de gestion des adventices sur la performance agronomique, environnementale et économique. La dimension environnementale intègre notamment la contribution des adventices à la biodiversité et aux services écosystémiques.

Mon travail de thèse s'insère pleinement dans ces deux programmes, car il s'intéresse à l'effet des pratiques de gestion sur la contribution des adventices à la fourniture de services et de disservices au sein des écosystèmes agricoles, à différentes échelles spatiales et temporelles.

Table des matières

REMERCIEMENTS.....	3
TABLE DES MATIÈRES	7
LISTE DES VALORISATIONS.....	13
LISTE DES TABLEAUX	15
LISTE DES FIGURES.....	17
LISTE DES TABLEAUX SUPPLÉMENTAIRES.....	20
LISTE DES FIGURES SUPPLÉMENTAIRES	22
LISTE DES ANNEXES	24
INTRODUCTION GÉNÉRALE	25
1. EVALUATION DES COMBINAISONS DE SERVICES ECOSYSTEMIQUES RENDUS PAR LA BIODIVERSITE	28
1.1 <i>La notion de service écosystémique</i>	28
1.2 <i>Evaluation des services rendus par l'écosystème</i>	31
1.3 <i>Evaluation des compromis entre (dis)services</i>	33
1.4 <i>Importance de l'échelle spatiale et temporelle considérée.....</i>	36
2. LES FONCTIONS DES ADVENTICES AU SEIN DES AGROECOSYSTEMES	38
2.1 <i>Les adventices sont souvent perçues comme nuisibles</i>	38
2.1.1 Nuisibilité primaire directe.....	39
2.1.2 Nuisibilité primaire indirecte.....	39
2.1.3 Nuisibilité secondaire	40
2.2 <i>Mais les adventices contribuent également à la fourniture de nombreux services</i>	40
2.2.1 Contribution au maintien de communautés de pollinisateurs.....	42
2.2.2 Contribution au maintien de communautés d'auxiliaires de culture	44
3. EFFETS DES PRATIQUES DE GESTION SUR LES COMMUNAUTES ADVENTICES ET LEUR DEVELOPPEMENT	46
3.1 <i>Théorie d'assemblage des communautés suivant les valeurs de traits fonctionnels ..</i>	47
3.2 <i>Effets des conditions locales sur la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés adventices.....</i>	49
3.2.1 Effets des pratiques agricoles	49
3.2.2 Effets de la localisation au sein de la parcelle	50
3.3 <i>Effets des conditions locales sur la variabilité intraspécifique des valeurs de traits fonctionnels.....</i>	51
4. ETAT DE LIEUX DES ETUDES ANALYSANT SIMULTANEMENT LA CONTRIBUTION DES ADVENTICES A UN ENSEMBLE DE (DIS)SERVICES	52
5. OBJECTIF DE LA THESE ET PLAN DU MANUSCRIT	53
5.1 <i>Problématique et questions de recherche</i>	53
5.2 <i>Organisation du manuscrit de thèse</i>	55
MATÉRIELS ET MÉTHODES DE LA THÈSE	59
1. ZONE D'ETUDE : PLATEFORME PAYSAGERE DE FENAY	61
2. PRATIQUES AGRICOLES	64

3. FLORE ADVENTICE : RELEVES FLORISTIQUES ET DONNEES COLLECTEES.....	66
4. DONNEES RECOLTEES AU COURS DE LA THESE	68
4.1 Entretiens avec les agriculteurs de la zone.....	69
4.2 Suivi du développement phénologique des adventices.....	70
4.3 Constitution d'une base de traits fonctionnels des espèces adventices	71
CHAPITRE I : IDENTIFICATION DE STRATÉGIES AGRICOLES VARIÉES AU SEIN D'UNE SITUATION DE PRODUCTION ET INTÉRÊT POUR LA COMPRÉHENSION DES COMMUNAUTÉS ADVENTICES	73
RESUME DU CHAPITRE	75
ABSTRACT	78
1. INTRODUCTION	79
2. MATERIAL AND METHODS.....	81
2.1 Data collection.....	81
2.1.1 Farming practices	81
2.1.2 Farmer interviews.....	83
2.1.3 Weed surveys	84
2.2 Data analysis	84
2.2.1 Identification of crop management strategies.....	84
2.2.2 Feedbacks from farmers on the crop management strategies.....	85
2.2.3 Effect of crop management strategy on weed communities	85
3. RESULTS	86
3.1 The crop management strategies in the study area	86
3.2 The feed-backs of farmers on the data-driven classification	90
3.3 The relevance of crop management strategies to explain weed communities	91
4. DISCUSSION	93
4.1 A diversity of crop management strategies exists in a single production situation....	93
4.2 Benefits of the framework to reflect farmers' strategies.....	95
4.2.1 Using ratios instead of raw indicators	95
4.2.2 The feed-backs of farmers	96
4.3 Benefits for weed community studies	96
5. CONCLUSION	98
6. ACKNOWLEDGEMENTS	98
7. SUPPLEMENTARY MATERIALS	99
CHAPITRE II : CARACTÉRISATION TAXONOMIQUE ET FONCTIONNELLE DES COMMUNAUTÉS ADVENTICES D'INTERFACE	105
RESUME DU CHAPITRE	107
ABSTRACT	110
1. INTRODUCTION	111
2. MATERIAL AND METHODS.....	112
2.1 Study system.....	112
2.2 Weed data.....	113
2.3 Statistical analyses.....	115
2.3.1 Weed community composition.....	115
2.3.2 Traits distribution	116
2.3.1 Weed functional groups.....	118
3. RESULTS	118

3.1 Weed community structure and composition	118
3.2 Functional traits distribution	121
3.3 Weed functional groups	121
4. DISCUSSION	125
4.1 The composition of field edge weed communities	125
4.2 Response of field edge weed communities to crop management intensity	126
5. CONCLUSION	128
6. ACKNOWLEDGEMENTS	128
7. SUPPLEMENTARY MATERIALS	129
CHAPITRE III : EFFETS DE LA CULTURE ET DE LA LOCALISATION SUR LE DÉVELOPPEMENT PHÉNOLOGIQUE DES ESPÈCES ET LEUR PRODUCTION DE FLEURS ET DE GRAINES	135
RESUME DU CHAPITRE	137
ABSTRACT	140
1. INTRODUCTION	141
2. MATERIALS AND METHODS	143
2.1 Study area	143
2.2 Weed phenological survey	144
2.3 Estimation of resource production	148
2.4 Data analysis	148
3. RESULTS	149
3.1 Overall differences in weed species phenology	149
3.2 Production of resources by weeds	150
3.2.1 Flowering success, date and duration	150
3.2.2 Fruiting success and date	151
3.2.3 Dry biomass	152
4. DISCUSSION	156
4.1 Intraspecific weed responses to field location and crop type	156
4.2 Implications for resource provision by weeds within a landscape	158
5. CONCLUSION	159
6. ACKNOWLEDGEMENTS	159
7. SUPPLEMENTARY MATERIALS	160
CHAPITRE IV : DÉVELOPPEMENT D'INDICATEURS DE LA CONTRIBUTION DES ADVENTICES À LA FOURNITURE DE (DIS)SERVICES ET APPLICATION À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU	171
RESUME DU CHAPITRE	173
ABSTRACT	178
1. INTRODUCTION	179
2. MATERIALS AND METHODS	181
2.1 Framework to develop proxies of weed contribution to ecosystem (dis)services provision	181
2.2 Application of the proxies to weed survey data	182
2.2.1 Data collection	182
2.2.2 Proxy calculation	183
2.3 Data analyses	184

2.3.1 Correlation between services at the plant level	184
2.3.2 Identification and characterisation of weed plants delivering similar proxy bundles	184
3. RESULTS	185
3.1 <i>Proxies of potential weed contribution to (dis)services provision</i>	185
3.1.1 Resources for pollinators (Pol1, Pol2, Pol3)	185
3.1.2 Resources for pest natural enemies (PCont1, PCont2, PCont3).....	186
3.1.3 Competition with crop (Harm1)	188
3.1.4 Harvesting difficulties (Harm2)	189
3.1.5 Persistence in the soil seedbank (Harm3).....	189
3.2 <i>Identification of plant groups expressing similar ecosystem (dis)service bundles</i> ..	193
3.2.1 Correlations between ecosystem services proxies	193
3.2.2 Identification of proxy bundles	194
3.2.3 Characterisation of the proxy bundles.....	195
3.2.4 Association between the weed species and the five proxy bundles.....	197
4. DISCUSSION	197
4.1 <i>Positive correlations between proxies at the plant level</i>	199
4.2 <i>Species traits-by-growing conditions providing best proxy bundles</i>	199
4.3 <i>Validation of proxy of ecosystem (dis)services</i>	200
4.4 <i>Assessing proxy bundles delivered by weed communities</i>	201
5. CONCLUSION	202
6. ACKNOWLEDGEMENTS	202
7. SUPPLEMENTARY METHODS.....	203
7.1 <i>Estimation of the number of flowers per individual</i>	203
7.2 <i>Trait-based approach to identify the most similar weed species</i>	204
7.3 <i>Distribution of the flower production over the crop season</i>	206
7.3.1 Species with phenological survey and flower number (Biom_species, N = 43)	208
7.3.2 Species with phenological survey but no flower number (Pheno_species, N = 26).....	208
7.3.3 Species without data (Missing_species, N = 86).....	209
7.4 <i>Distribution of the seed production over the crop season</i>	209
7.5 <i>Conclusion</i>	210
8. SUPPLEMENTARY MATERIALS	211
CHAPITRE V : MODULATION DE LA FOURNITURE DE (DIS)SERVICES PAR LES COMMUNAUTÉS ADVENTICES À L'ÉCHELLE DE LA PARCELLE	223
RESUME DU CHAPITRE	225
1. INTRODUCTION	229
2. CONTRIBUTION DES COMMUNAUTES D'INTERFACE A LA FOURNITURE DE (DIS)SERVICES	231
2.1 <i>A l'échelle intra-annuelle</i>	231
3. NIVEAU DE FOURNITURE ET STABILITE INTRA-ANNUELLE DES (DIS)SERVICES	236
4. VERS UNE ANALYSE DES BOUQUETS DE (DIS)SERVICES PAR CULTURE ET LOCALISATION DANS LA PARCELLE	238
5. CONCLUSION	240
CHAPITRE VI : EFFET DES STRATÉGIES AGRICOLES SUR LA MULTIFONCTIONNALITÉ DES COMMUNAUTÉS ADVENTICES, DE LA PARCELLE AU TERRITOIRE.....	243
RESUME DU CHAPITRE	245
ABSTRACT	250

KEYWORDS: POLLINATION, BIOLOGICAL CONTROL, CROP YIELD LOSS, MULTIFUNCTIONALITY, PARETO FRONTIER	250
1. INTRODUCTION	251
2. MATERIAL AND METHODS.....	253
2.1 <i>Study site, crop management and weed data</i>	253
2.1.1 Study site	253
2.1.2 Crop management strategies.....	253
2.1.3 Weed survey	256
2.2 <i>Estimation of the weed contribution to ecosystem (dis)services</i>	256
2.3 <i>Data analysis</i>	258
2.3.1 Weed multifunctionality and trade-offs at the field scale.....	258
2.3.2 Effect of field size and land-use allocation on weed multifunctionality and trade-offs at the landscape scale	259
3. RESULTS	261
3.1 <i>Effect of the crop management strategy at the field scale</i>	261
3.2 <i>Effect of the land-use mosaics on weed multifunctionality</i>	264
4. DISCUSSION	266
4.1 <i>Effect of the crop management strategy on weed multifunctionality at the field scale</i>	266
4.2 <i>Effect of landscape-scale mosaics of strategies on weed multifunctionality</i>	269
4.3 <i>Effect on landscape grain on weed multifunctionality</i>	270
5. CONCLUSION	271
6. SUPPLEMENTARY MATERIALS	272
DISCUSSION GÉNÉRALE	277
1. LE RÔLE DES INTERFACES DANS LES COMPROMIS ENTRE (DIS)SERVICES	281
1.1 <i>Une flore adventice particulière</i>	281
1.2 <i>Une contribution aux services plus importante et décalée dans le temps</i>	282
1.3 <i>Affiner l'estimation des services en intégrant les pratiques de gestion spécifiques des interfaces</i>	283
1.4 <i>Intérêts de la prise en compte des interfaces dans les politiques agricoles</i>	284
2. EFFET DE LA GESTION AGRICOLE DE LA PARCELLE SUR LA MULTI-FONCTIONNALITE DES COMMUNAUTES ADVENTICES.....	286
2.1 <i>L'effet de la culture</i>	286
2.2 <i>L'effet de la stratégie agricole mise en place</i>	287
2.3 <i>Effet de l'assemblage des stratégies et de la taille des parcelles à l'échelle du territoire</i>	288
2.4 <i>Intérêt des résultats pour les agriculteurs, les conseillers agricoles et les gestionnaires du paysage</i>	291
3. PERSPECTIVES DE RECHERCHE	292
3.1 <i>Acquisition de données/connaissances pour améliorer l'estimation de la contribution potentielle des adventices à la fourniture de services écosystémiques</i>	292
3.2 <i>Contribution potentielle, service et bénéfice</i>	295
BIBLIOGRAPHIE	297
ANNEXES.....	321

ANNEXE 1 : EFFET DE LA STRATÉGIE AGRICOLE SUR LA RELATION ENTRE LES PRATIQUES AGRICOLES ET LA COMMUNAUTÉ ADVENTICE. 24^{ÈME} CONFÉRENCE DU COLUMA, ORLÉANS, FRANCE, DÉCEMBRE 2019.	323
ANNEXE 2 : COMPTE-RENDU D'ÉTUDE À DESTINATION DES AGRICULTEURS DE LA ZONE DE FÉNAY : ÉTUDE DES STRATÉGIES AGRICOLES MISES EN PLACE SUR LA PLATEFORME PAYSAGÈRE DE FÉNAY ET CONFRONTATION À LA PERCEPTION ET LES OBJECTIFS DES AGRICULTEURS.	325
ANNEXE 3 : COMPTE-RENDU D'ÉTUDE À DESTINATION DES AGRICULTEURS DE LA ZONE DE FÉNAY : ÉTUDE DU DÉVELOPPEMENT PHÉNOLOGIQUE DES ADVENTICES DE PLEIN CHAMP ET D'INTERFACE DES PARCELLES DE LA ZONE DE FÉNAY.	331
ANNEXE 4 : PHENOLOGY OF THE 30 WEED SPECIES FROM POST-WEEDING TO CROP HARVEST IN THE FIELD EDGE AND THE FIELD CORE OF SIX CROPS.	341
ANNEXE 5 : VALUES OF THE 9 PROXIES OF ECOSYSTEM SERVICES AT THE ANNUAL SCALE FOR THE 155 STUDIED WEED SPECIES IN THE 12 COMBINATIONS OF CROP AND WITHIN-FIELD LOCATION (967 COMBINATIONS IN TOTAL).	373
ANNEXE 6 : ADVANCES IN UNDERSTANDING THE CONTRIBUTION OF WEEDS TO THE FUNCTIONING OF AGROECOSYSTEMS. (PETIT ET AL. SUBMITTED).	387

Liste des valorisations

Articles scientifiques

Yvoz, S., Petit, S., Biju-Duval, L. & Cordeau, S. (2020). A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities. *European Journal of Agronomy*, 115, 126009.
<https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126009>

Yvoz, S., Cordeau, S., Zuccolo, C. & Petit, S. (2020). Crop type and within-field location as sources of intraspecific variations in the phenology and the production of floral and fruit resources by weeds. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 302, 107082.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107082>

Yvoz, S., Petit, S., Cadet, E., Dessaint, F. & Cordeau, S. (submitted). Taxonomic and functional characteristics of field edge weed communities along a gradient of crop management intensity. *Basic and Applied Ecology*.

Yvoz, S., Cordeau, S., Ploteau, A. & Petit, S. (in prep.). A framework to estimate potential weed contribution to ecosystem services within agricultural landscapes. *Ecological Indicators*.

Yvoz, S., Cordeau, S., & Petit, S. (in prep.). Crop management strategies and their distribution within landscapes affect the trade-offs between services provided by weeds. *Landscape and Urban Planning*.

Chapitre d'ouvrage scientifique

Petit, S., **Yvoz, S.,** Ploteau, A., Zuccolo, C. & Cordeau, S. (submitted). Advances in understanding the contribution of weeds to the functioning of agroecosystems. In: P. Kudsk (Ed.), *Advances in integrated weed management (IWM)*.

Communications scientifiques orales

Yvoz, S., Cordeau, S., Zuccolo, C. & Petit, S. L'interface des parcelles agricoles, un habitat essentiel pour résoudre les compromis entre services et disservices écosystémiques de la flore adventice ? *ECOVEG 14 Ecologie des Communautés Végétales*, Toulouse, France, Avril 2019.

Yvoz, S., Cordeau, S. & Petit, S. A landscape-scale approach for linking farming strategies to weed communities and their contribution to ecosystem services. *25^{ème} Forum des jeunes chercheurs Environnement-Santé, Université de Bourgogne Franche-Comté, Université de Bourgogne Franche-Comté (COMUE) (UBFC)*. Dijon, France, Jun 2019.

Yvoz, S., Cordeau, S. & Petit, S. A landscape-scale approach for linking farming strategies to weed communities and their contribution to ecosystem services. *7th meeting of the European Weed Research Society working group (EWRS), "Weeds and biodiversity"*, Stuttgart, Germany, June 2019.

Communications scientifiques affichées

Yvoz, S., Petit, S. & Cordeau, S. Analyse multi-échelles de compromis entre services écosystémiques fournis par la flore adventice. *Journée des Doctorants de l'UMR 1347 Agroécologie*, Dijon, France, Mai 2018.

Yvoz, S., Cordeau, S. & Petit, S. Multi-scale analysis of the trade-off between ecosystem services provided by weeds community. *Sfécologie-2018, International Conference of Ecological Sciences*, Rennes, France, October 2018.

Yvoz, S., Petit, S., Biju-Duval, L. & Cordeau, S. La prise en compte de la stratégie agricole améliore la compréhension de l'effet des pratiques sur les communautés adventices. *24^{ème} Conférence du COLUMA - Journées internationales sur la lutte contre les mauvaises herbes*, Orléans, France, Décembre 2019.

Rapports/Articles de vulgarisation

Yvoz, S., Cordeau, S. & Petit, S. (2019). Etude des stratégies agricoles mises en place sur la plateforme paysagère de Fénay et confrontation avec la perception et les objectifs des agriculteurs.

Yvoz, S., Zuccolo, C., Cordeau, S. & Petit, S. (2020). Etude du développement phénologique des adventices de plein champ et d'interface des parcelles de la zone de Fénay.

Liste des tableaux

Chapitre I

Table I.1: Description of the indicators and range (min-max) used to characterise crop management strategies. 82

Table I.2: Mean of the 14 indicators of farming practices, described over the 2004-2016 period used to cluster fields (N=203) into eight strategies (using PCA and HCA). 89

Table I.3: Effect of the crop management strategy and farming practices on weed community over the 2004-2016 period. 92

Chapitre II

Table II.1: Species traits/indicators used and their description. Range [minimum – maximum] of the variables for the 147 studied weed species. 114

Table II.2: Description of the five models used to analyse the weed community indicators. 115

Table II.3: Effects of crop management Strategies and Within-field locations on the five metrics describing the cumulated weed communities. 117

Table II.4: Effects of crop management Strategies and Within-field locations on the species richness and the turnover of cumulated weed communities detailed by functional groups (FG). 124

Chapitre III

Table III.1: Phenological stages and definition derived from Hess et al. (1997). 145

Table III.2: Indicators of resource provision of the 30 weed species named according to their EPPO codes and per Within-field location. 153

Table III.3: Effects of Crop type, Within-field location and their interaction on the six indicators of resource provision of the 30 weed species. 155

Chapitre IV

Table IV.1: Occurrence of the 155 studied weed species in each of the 12 combinations of within-field locations by crop types, based on weed surveys conducted over the 2008-2013 period on the Fény platform (Dijon, France). 183

Table IV.2: Equations of the nine developed proxies of the potential weed contribution to ecosystem (dis)services provision. 190

Table IV.3: Number of weed species associated with each of the 12 combinations of crop type by within-field location for the five identified proxy bundles. 196

Table IV.4: Description of the weed species presenting similar associations between proxy bundles with the 12 growing conditions (combinations of crop type by within-field location). 198

Table IV.5: Best model (lowest AIC) and its Adjusted R-squared used to regress the flower production against the dry biomass at flowering of each of the 43 weed species. 205

Table IV.6: Variables used for the trait-based approach to identify the closest species in the multivariate space, <i>i.e.</i> the most similar species regarding its response to farming practices, crop competition and synchrony of growth cycle.	207
--	-----

Table IV.7: Proximity between crop types used to estimate the phenological survey and flower and seed numbers.	208
--	-----

Chapitre V

Tableau V.1 : Définition des neuf proxys de (dis)service mis en place dans le chapitre IV.....	230
---	-----

Tableau V.3 : Effets de la culture, de la stratégie agricole et de leur interaction sur la valeur annuelle et le coefficient de variation intra-annuel des neuf proxys de contribution des adventices à la fourniture de (dis)services écosystémiques à l'échelle de la parcelle annuelle (413 parcelles:années).	237
---	-----

Chapitre VI

Table VI.1: Summary description of the eight farming strategies and of the weed communities observed in the 97 fields.....	255
---	-----

Table VI.2: The nine proxies used to assess the contribution of weeds to the three (dis)services. Proxys were evaluated by using intrinsic weed species characteristics (weed traits) and variables that varied within individual species according to where the plant grows.	257
---	-----

Table VI.3: Intensity, relative contribution of field edge and inter-annual stability of the field scale proxies and their response to crop management strategies.....	262
---	-----

Table VI.4: Description of the six associations of optimal trade-offs between pairs of service and disservice and distribution of the fields of each strategy between the six associations of optimal trade-offs.	264
---	-----

Table VI.5: Structural and compositional properties of the three landscape groups located on the Pareto frontier.....	265
--	-----

Liste des figures

Introduction générale

Figure 1 : Schéma en cascade reliant le fonctionnement et les caractéristiques de l'écosystème à la fourniture de services écosystémiques, d'après Haines-Young and Potschin (2012).	30
Figure 2 : Interactions entre les quatre composantes du processus de fourniture de services écosystémiques (les pressions écologiques, la capacité de l'écosystème, la demande de la société et le flux de services), d'après le modèle développé par Villamagna et al. (2013).	32
Figure 3 : Représentation du front de Pareto entre deux services antagonistes.	35
Figure 4 : Schéma représentant comment l'agrégation d'entités présentant des antagonismes entre (dis)services à une échelle fine peut amener à des synergies à une échelle supra.	37
Figure 5 : Schéma représentant les contributions des adventices à la fourniture de disservices (nuisibilité primaire directe et indirecte, et nuisibilité secondaire) étudiées dans la thèse.	38
Figure 6 : Représentation des réseaux trophiques au sein des parcelles agricoles d'après Pocock et al. (2012).	41
Figure 7 : Schéma représentant les contributions des adventices à la fourniture de services (de pollinisation et de contrôle biologique) étudiées dans la thèse.	42
Figure 8 : Localisation de l'interface et du plein champ au sein d'une parcelle agricole.	47
Figure 9 : Schéma conceptuel simplifié de la théorie d'assemblage des communautés adventices développée par Booth et Swanton (2002).	48
Figure 10 : Schéma représentant la problématique générale de la thèse. L'objectif est d'appréhender l'effet de la gestion agricole sur la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services écosystémiques.	54
Figure 11 : Représentation des différentes échelles spatiales et temporelles étudiées au sein des six chapitres de la thèse.	57

Matériels et méthodes de la thèse

Figure 12 : Localisation de la zone de Féney et assolement présent en 2019.	61
Figure 13 : Données météorologiques de 1991 à 2020 provenant de la station INRAE de Bretenière, proche de la zone de Féney.	62
Figure 14 : Teneur moyenne en argile des parcelles de la zone de Féney d'après les échantillons de sol obtenus lors d'une campagne de prélèvements de sol en 2008.	63
Figure 15 : Répartition des parcelles agricoles entre les 24 exploitations présentes sur la zone de Féney en 2019.	63
Figure 16 : Évolution des assolements (% de la surface cultivée chaque année sur les 950 ha) de la zone de Féney, France (47°13 N, 5°03 E), sur la période 2004-2016.	65
Figure 17 : Description des pratiques agricoles moyennes mises en place sur les parcelles de la zone de Féney de 2004 à 2016.	66
Figure 18 : Localisation des 97 zones de relevé de flore de plein champ et d'interface suivies de 2008 à 2013.	67

Figure 19 : Schéma descriptif des zones de relevé de flore localisées dans le plein champ et dans l'interface des parcelles.....	68
---	----

Figure 20 : Localisation au sein du schéma général de la thèse, des différentes étapes de récolte de données mises en place au cours de la thèse.	68
---	----

Figure 21 : Sous-jeux de données mobilisés dans chacun des six chapitres de la thèse.	72
---	----

Chapitre I

Figure I.1: Correlations between the 14 indicators describing farming practices and the first two dimensions of the Principal Component Analysis (PCA).	86
---	----

Figure I.2: Representation of the eight clusters (<i>i.e.</i> crop management strategies) of the Hierarchical Clustering Analysis (N=203 fields) on the first two dimensions of the PCA.....	87
--	----

Figure I.3: Geographical distribution of the 8 crop management strategies and the location of weed surveys across the Féney platform (Luc Biju-Duval and Séverin Yvoz © 2019).	88
--	----

Chapitre II

Figure II.1: Distance-based Redundancy Analysis (dbRDA) implemented on the species by site (147 x 120) matrix with the cumulative weed survey over the six-year period using the Bray-Curtis dissimilarity.	119
---	-----

Figure II.2: Effects of the Within-field location and crop management Strategies on the distribution of six traits (Table II.1 for details and units).	120
--	-----

Figure II.3: Traits and indicators describing the weed functional groups.....	122
--	-----

Figure II.4 : Abundance distributions of the four functional groups (FG) in the edge and the core of the 60 fields farmed with one of the five crop management strategies.	123
--	-----

Chapitre III

Figure III.1: The study area is composed of 64 commercial fields (six crop types) in which 685 patches were surveyed in field cores and field edges.	144
--	-----

Figure III.2: Schematic representation of the weed phenological survey in relation to the crop growth (here oilseed rape).	146
--	-----

Figure III.3: Number of flowers per individual plant as a function of its aboveground dry biomass (g) sampled at flowering.....	147
--	-----

Figure III.4: Flowering success (FLS) according to Within-field location and Crop type for the 30 weed species.	151
---	-----

Chapitre IV

Figure IV.1: Methodological scheme presenting the three levels of organization involved in the construction of the proxies of (dis)services provided by weeds.	181
--	-----

Figure IV.2: Distribution of the values of the nine proxies of the weed contribution to ecosystem (dis)services estimated at the plant level (N = 967 species by within-field location and crop type). .	193
---	-----

Figure IV.3: Correlations between the nine proxies and the two first dimensions of the Principal Component Analysis (PCA).	194
--	-----

Figure IV.4: Radar plot of the minimum, mean and maximum values of the nine proxies calculated for the five identified proxy bundles (PB).....	195
Figure IV.5: Response traits associated with each of the five proxy bundles (PB).	196
Figure IV.6: Estimation of the flower number per individual plant sample based on the dry biomass at flowering.	204
Figure IV.7: Methodology used to estimate the production of flowers every two weeks for the 155 weed species.	206

Chapitre V

Figure V.1 : Effet de la localisation au sein de la parcelle sur la distribution intra-annuelle des proxys de services par culture.	233
Figure V.2 : Contribution des communautés adventices d'interface et de plein champ à la valeur des neuf proxys calculée à l'échelle de la parcelle (plein champ + interface), en fonction de la culture et de la stratégie agricole.	235
Figure V.3 : Diagramme en radar représentant la valeur moyenne des neuf proxys par culture en fonction de la localisation au sein de la parcelle.	239

Chapitre VI

Figure VI.1: Illustration of the simulation scheme developed in this study. Based on the real land-use mosaic of the Féney area, we defined three landscape structures. For each structure, we simulated 24,000 crop management strategy assemblages.	254
Figure VI.2: Trade-offs between the three proxies of weed harmfulness and the contribution of weeds to Pollination and Pest control services for the 97 fields.....	263
Figure VI.3: Distribution of the three identified landscape groups along the Pareto frontier built on the Service, Harm and CV variables for the 72,000 landscapes simulated.	265
Figure VI.4: Effect of the increase of the field edge area on the proxy values at the landscape scale.	267

Discussion générale

Figure 22 : Représentations des principaux résultats observés aux différentes échelles spatiales et temporelles.	280
Figure 23 : Stratégie de "land sharing" et de "land sparing" entre la production agricole et la fourniture de services écosystémiques par les adventices.	286
Figure 24 : Echelles spatiales et temporelles (en rouge) qui pourraient être intégrées dans l'étude de la multifonctionnalité des communautés adventices.	290
Figure 25 : Effet de la taille des parcelles agricoles sur la proximité entre bouquets de services complémentaires à l'échelle du territoire.	291
Figure 26 : Représentation des relations entre services pouvant modifier les compromis observés entre services et disservices fournis par la flore adventice.....	293
Figure 27 : Schéma représentant comment la contribution d'une adventice au service de contrôle biologique peut contrebalancer sa compétition pour la culture d'après DiTommaso et al. (2016).....	294

Liste des tableaux supplémentaires

Chapitre I

Supp. Table I.1: Correlation with and contribution of the 14 indicators of farming practices to the construction of the four first axes of the Principal Component Analysis (PCA). 99

Supp. Table I.2: Number of fields and cropped area per strategy and per farmer over the 950 ha area of the Féney Platform. 100

Chapitre II

Supp. Table II.1: Description of the main characteristics of the five crop management strategies compared to the average practices over the area. 129

Supp. Table II.2: Additional references to justify the use of the six traits or indicators values to the study of weed communities in field edges and cores. 130

Chapitre III

Supp. Table III.1: Name and EPPO code of the 30 weed taxa surveyed (most were named at the species level). 160

Supp. Table III.2: Number of fields surveyed per crop type and number of weed patches and record units surveyed per within-field location and crop type. 161

Supp. Table III.3: Date of the successive phenological surveys per crop type numbered from S1 to S7..... 161

Supp. Table III.4: Indicators of resource provision of the 30 weed species depending on the Crop type. 163

Chapitre IV

Supp. Table IV.1: Details of the weed traits and characteristics used to build the nine proxies of (dis)services..... 211

Supp. Table IV.2: Coefficient of germination period synchrony based on the germination periods of weed species and crop types. 213

Supp. Table IV.3: Coefficient of synchrony between the flowering period of the weed species and either the flowering or the harvest period of the crop. 214

Supp. Table IV.4: Association between the 155 weed species and the five identified proxy bundles depending on the 12 combinations of crop types by within-field locations. 215

Supp. Table IV.5: Identification of the closest species in the multivariate space having information on the flower number and the three closest species with information on the phenological development..... 218

Supp. Table IV.6: Average number of flowers per plant and number of seeds per flower for each of the 155 studied weed species, extracted from the literature..... 221

Chapitre V

Tableau Supp. V.1 : Description des modèles linéaires mixtes mis en place sur la valeur annuelle et le coefficient de variation intra-annuel des neuf proxys de (dis)services écosystémiques..... 241

Chapitre VI

Supp. Table VI.1: Proportion of landscapes containing each of the eight crop management strategies depending on the landscape structure and the number of strategies within the landscape.. 272

Supp. Table VI.2: Proportion (%) of fields from the eight crop management strategies associated with the optimal trade-off for the six pairs of services and disservices..... 275

Liste des figures supplémentaires

Chapitre I

Supp. Figure I.1: Regression of the mean annual weed species richness vs the mean annual herbicide TFI (Treatment frequency index) averaged over the 2008-2013 period.	101
Supp. Figure I.2: Regression of the cumulated weed species richness on the mean annual herbicide TFI (Treatment Frequency Index) averaged over the 2008-2013 period.	101
Supp. Figure I.3: Regression of the mean annual weed species richness on the mean annual use of nitrogen (kg ha^{-1}) averaged over the 2008-2013 period for the eight crop management strategies.	102
Supp. Figure I.4: Regression of the cumulated weed species richness on the mean annual number of tillage operations during the summer fallow averaged over the 2008-2013 period for the eight crop management strategies.	102
Supp. Figure I.5: Regression of the mean annual total weed abundance (plant.m^{-2}) on the mean annual herbicide TFI averaged over the 2008-2013 period for the eight crop management strategies.	103
Supp. Figure I.6: Regression of the weeding failure frequency on the number of crops grown during the 2008-2013 period for the eight crop management strategies.	103

Chapitre II

Supp. Figure II.1: a) Correlation of the four functional traits and two indicators with the two first axis of the Principal Component Analysis (PCA) implemented on the 147 weed species. b) Gain of inertia when increasing the number of clusters identified by the Hierarchical Clustering Analysis (HCA) c) Dendrogram of the HCA carried out on the species ($N=147$) by traits/indicators ($N=6$) matrix. d) Representation of the four functional groups of weed species identified by the HCA on the first plan of the PCA.	133
---	-----

Chapitre III

Supp. Figure III.1: Proportion of light reaching the soil surface depending on the Crop type and the Within-field location.	162
Supp. Figure III.2: Flowering date according to Within-field location and Crop type for the 30 weed species.	165
Supp. Figure III.3: Flowering duration according to Within-field location and Crop type for the 30 weed species.	166
Supp. Figure III.4: Fruiting success (FRS) according to Within-field location and Crop type for the 30 weed species.	167
Supp. Figure III.5: Fruiting date according to Within-field location and Crop type for the 30 weed species.	168
Supp. Figure III.6: Dry biomass per plant (g) according to Within-field location and Crop type for the 30 weed species.	169

Chapitre VI

Supp. Figure VI.1: Distribution of the proportion of the landscape area occupied by the eight crop management strategies depending on the number of strategies and the landscape structure. 273

Supp. Figure VI.2: Illustration of the methodology used to evaluate the effect of the field edge acreage on the multifunctionality at the landscape scale..... 274

Liste des annexes

Annexe 1 : Effet de la stratégie agricole sur la relation entre les pratiques agricoles et la communauté adventice. 24 ^{ème} Conférence du COLUMA, Orléans, France, Décembre 2019.....	323
Annexe 2 : Compte-rendu d'étude à destination des agriculteurs de la zone de Féney : Etude des stratégies agricoles mises en place sur la plateforme paysagère de Féney et confrontation à la perception et les objectifs des agriculteurs.	325
Annexe 3 : Compte-rendu d'étude à destination des agriculteurs de la zone de Féney : Etude du développement phénologique des adventices de plein champ et d'interface des parcelles de la zone de Féney.	331
Annexe 4 : Phenology of the 30 weed species from post-weeding to crop harvest in the field edge and the field core of six crops.....	341
Annexe 5 : Values of the nine proxies of ecosystem services at the annual scale for the 155 studied weed species in the 12 combinations of crop and within-field location (967 combinations in total).	373
Annexe 6 : Advances in understanding the contribution of weeds to the functioning of agroecosystems. (Petit et al. submitted).	387

Introduction générale



Depuis la révolution industrielle, le développement croissant des activités humaines a entraîné une érosion importante de la biodiversité (Vitousek, 1997). L'agriculture recouvre la majorité de la surface des terres émergées et, de fait, est une des activités ayant l'impact le plus important sur l'environnement (Foley et al., 2011). En particulier, l'intensification de l'agriculture observée au cours des dernières décennies s'est traduite par une spécialisation des cultures, un agrandissement des parcelles cultivées, une augmentation des niveaux de perturbations/stress (travail du sol, herbicide) et de l'utilisation de ressources (fertilisation, irrigation) (Stoate et al., 2001). Cette évolution a eu pour conséquences des changements profonds de l'environnement causant une perte importante de biodiversité (Tilman, 1999). Face à ce constat, certaines mesures de conservation ont été mises en place pour maintenir des espèces rares (Kleijn and van der Voort, 1997; Vickery et al., 2002) mais la perte généralisée et importante de la biodiversité dite "ordinaire" a rapidement soulevé la question des conséquences d'un tel déclin sur le fonctionnement des écosystèmes (Tilman, 2001). Les recherches menées ont alors mis en avant l'importance des fonctions portées par la biodiversité qui sont directement utiles à l'agriculture, à la production de biens et au bien-être de la société (Duru et al., 2015). La généralisation du concept de service écosystémique (MEA, 2005) a ainsi redonné une place centrale à la biodiversité des milieux cultivés. Elle a aussi amené à repenser les systèmes agricoles, avec des systèmes non seulement plus durables (minimisant les impacts environnementaux négatifs) mais mobilisant la biodiversité et les services qu'elle peut fournir à l'agriculture (Duru et al., 2015; MacLaren et al., 2020). Ce changement de paradigme nécessite à la fois une meilleure connaissance des bénéfices apportés par la biodiversité des agroécosystèmes mais aussi d'appréhender comment la gestion agricole peut piloter la biodiversité de façon à optimiser les services attendus et minimiser ses impacts négatifs.

Au sein des milieux agricoles, la biodiversité est fortement associée à la diversité des plantes présentes (Ratnadass et al., 2012). En dehors des cultures, la flore adventice est ainsi le support d'une grande partie de la biodiversité de l'agroécosystème (Marshall et al., 2003). Les adventices sont généralement définies comme les plantes se développant spontanément dans un milieu modifié par l'homme (Godinho, 1984). Les adventices associées aux parcelles cultivées représentent environ 1200 espèces en France (Jauzein, 2001), dont seulement 240 sont relativement fréquentes (Mamarot and Rodriguez, 2014). Ce sont majoritairement des thérophytes (plantes annuelles se reproduisant par graines) à petites graines avec un cycle de développement très court et une affinité importante pour les ressources (azote, lumière) (Bourgeois et al., 2019). Elles sont donc particulièrement bien adaptées aux milieux cultivés caractérisés par des perturbations fréquentes et intenses et une fertilisation importante.

Cependant, l'intensification des pratiques agricoles au cours des 50 dernières années a entraîné une perte importante et généralisée de la biodiversité en adventices (Andreasen et al., 1996; Fried et al., 2009b; Hyvönen, 2007). En Bourgogne par exemple, Fried et al (2009b) ont démontré par une étude diachronique que les parcelles de grandes cultures avaient perdu entre 1970 et 2000 plus de 40% des espèces adventices et que l'abondance des espèces qui s'étaient maintenues avait chuté de 70%. Cette évolution peut s'interpréter comme le résultat d'un contrôle plus efficace de la flore par les agriculteurs, qui redoutent leur nuisibilité pour la culture. Néanmoins, on peut s'interroger sur les conséquences d'un tel déclin sur le fonctionnement de l'agroécosystème, et notamment sur les autres services plus « positifs » que l'on associe souvent à cette flore. Cette thèse a pour ambition d'apporter des éléments de réponse sur cette question, en proposant des développements méthodologiques et en mettant en œuvre une évaluation des aspects négatifs et positifs de la flore adventice sur un petit territoire.

Dans cette introduction, nous présenterons les concepts de services et de multifonctionnalité de l'écosystème et donnerons un panorama des méthodes existantes pour les évaluer. Puis nous décrirons l'état des connaissances sur la contribution des adventices à différents services et sur la réponse de la flore à la gestion agricole. Nous présentons enfin la démarche mise en place dans ce travail de thèse.

1. Evaluation des combinaisons de services écosystémiques rendus par la biodiversité

1.1 La notion de service écosystémique

La notion de **services écosystémiques** est relativement récente et résulte de la prise de conscience de l'importance qu'ont les écosystèmes sur le bien-être de l'homme. Le rapport « *Study of Critical Environmental Problems* » (Wilson and Matthews, 1970) fut l'un des premiers à décrire le fonctionnement des écosystèmes en termes de fourniture de services pour l'humanité. Ce rapport détaille une liste de services auxquels l'écosystème peut contribuer, dont par exemple, le contrôle biologique, la pollinisation ou la régulation du climat. Certaines problématiques avaient été identifiées comme importantes, notamment l'impact de la perte de biodiversité sur la fourniture des services et comment ces derniers pourraient être substitués (Ehrlich and Mooney, 1983). Un programme lancé en 1991 par le SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) a également identifié deux autres questions centrales : i) quelle est l'importance de la biodiversité dans la mise en place des processus au sein de l'écosystème, et ii) quel est l'impact de la biodiversité sur la stabilité et la résilience des

écosystèmes (Schulze and Mooney, 1993). Mais c'est seulement à partir de la fin des années 90 que différents programmes ont essayé de définir plus clairement les services écosystémiques, afin de pouvoir mieux les estimer. Daily (1997) a tout d'abord défini les services écosystémiques comme étant « *the conditions and processes through which natural ecosystems, and the species that make them up, sustain and fulfill human life. They maintain biodiversity and the production of ecosystem goods* ». Lors du Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005), la définition fut simplifiée ainsi : « *Ecosystem services are benefits people obtain from ecosystems* ». Haines-Young et Potschin (2012) ont ainsi développé un schéma conceptuel présentant la relation entre le fonctionnement de l'écosystème et la fourniture de services via un modèle en cascade (Figure 1). Les processus biologiques et physico-chimiques (par ex. la photosynthèse) se déroulant au sein de l'écosystème permettent la mise en place de fonctions écosystémiques (par ex. la production de biomasse ou de fleurs). Ces fonctions, seules ou en interactions, contribuent ainsi à la provision de services (par ex. la fourniture de produits récoltables). Ainsi, il n'y a service que si ces fonctions sont valorisées directement (par ex. la production de nourriture) ou indirectement (par ex. l'amélioration de la fertilité des sols) par l'homme. Ce dernier, à travers sa gestion, peut également influencer sur les processus biophysiques à l'œuvre au sein de l'écosystème. Il est important de noter que plusieurs fonctions peuvent contribuer à la mise en place d'un même service et qu'une fonction peut intervenir dans la mise en place de différents services. Ainsi, différents services peuvent être liés à des fonctions similaires.

Lors du MEA (2005), les services écosystémiques ont également été classés en quatre catégories :

- **les services de support**, qui regroupent par exemple la formation du sol, la photosynthèse ou le cycle des nutriments,
- **les services de régulation**, qui permettent de contrôler certains phénomènes biologiques ou climatiques, comme la régulation du climat, des crues, de l'érosion ou des populations de ravageurs,
- **les services de production**, à la fois de nourriture, de matériaux ou d'énergie,
- **les services culturels**, qui représentent les bénéfices récréatifs, esthétiques ou spirituels que l'on peut retirer de l'écosystème

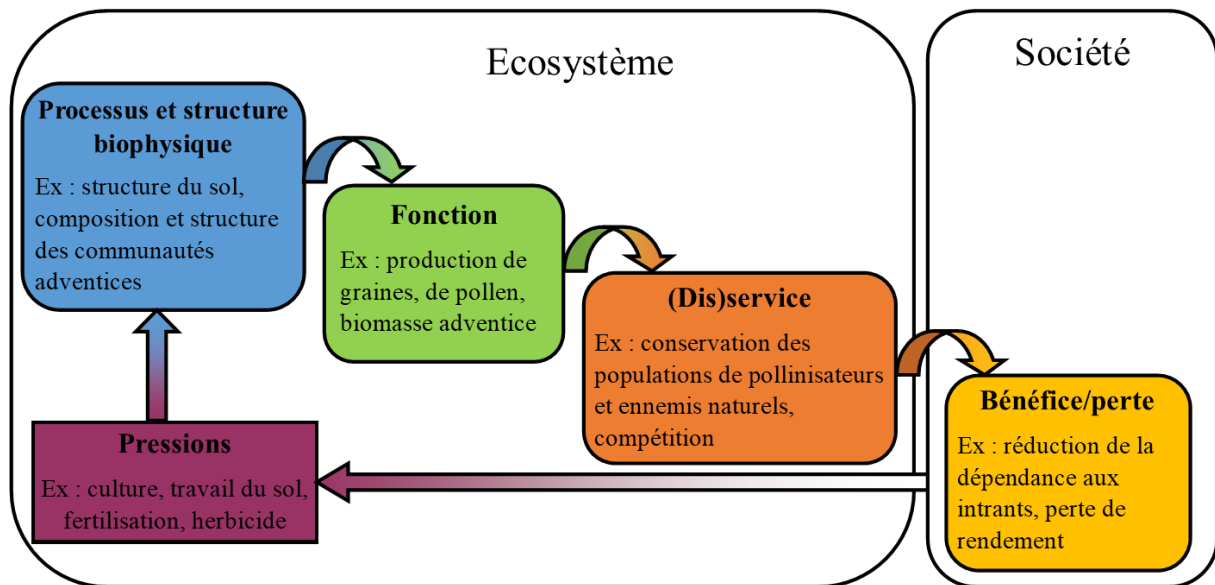


Figure 1 : Schéma en cascade reliant le fonctionnement et les caractéristiques de l'écosystème à la fourniture de services écosystémiques, d'après Haines-Young and Potschin (2012). La société peut moduler la fourniture de services écosystémiques via son impact sur la structure et les processus de l'écosystème. Les exemples ont été choisis afin de correspondre au sujet d'étude de ce travail de thèse.

Le Common International Classification of Ecosystem Services (CICES) présenta quant à lui en 2010, une classification différente n'incluant pas les services de support. En effet, ceux-ci ne sont plus considérés comme des services « finaux », n'étant pas à l'interface entre les composantes biophysiques et socio-économiques. Les services de support sont alors considérés comme des services « intermédiaires » qui vont impacter la fourniture des services « finaux ». Le CICES nuance également les termes de services et de bénéfices écosystémiques. Le service peut être vu comme une « activité ou une fonction de l'écosystème qui fournit un bénéfice », alors que le bénéfice correspond à « l'augmentation du bien-être de l'homme via les services écosystémiques » (Haines-Young and Potschin, 2012, 2010).

Le fonctionnement de l'écosystème peut aussi avoir des effets négatifs sur le bien-être de l'homme : c'est ce que l'on appelle **disservices** (Lyytimäki, 2014). La notion de disservice est plus récente que la notion de service, et elle ne fut vraiment définie qu'à partir de 2007 (Lyytimäki and Sipilä, 2009; Zhang et al., 2007). Le concept de disservice a été moins mis en avant que le concept de service (Campagne et al., 2018), car il était considéré comme pouvant apporter un message négatif à la société, et donc ralentir les efforts de conservation de la biodiversité (Villa et al., 2014). Le concept de disservices fait référence à deux aspects distincts : d'une part les effets négatifs des conditions et des processus de l'écosystème sur l'homme et d'autre part les impacts négatifs des activités humaines sur l'environnement. Au sein du premier point on peut également distinguer le cas où le fonctionnement de l'écosystème

a un effet négatif sur l'homme, du cas où le niveau de fourniture du service est insuffisant (service non rendu). Les notions de services et de disservices dépendent fortement du bénéficiaire auquel on s'intéresse. Ainsi, une fonction écologique peut être perçue comme un service pour un bénéficiaire et comme un disservice pour un autre (Tibi and Thérond, 2018, chap. 1).

1.2 Evaluation des services rendus par l'écosystème

La mesure des services écosystémiques n'est pas simple à mettre en œuvre, ce qui constitue un frein à leur étude (Kremen and Ostfeld, 2005). Müller et al. (2011) considèrent d'ailleurs l'identification et la quantification des fonctions et services écosystémiques comme étant l'un des trois sujets les plus importants de l'étude des services écosystémiques. L'obstacle le plus important à relever est notamment associé au manque de connaissances du fonctionnement des écosystèmes et à la disponibilité des données. Différentes méthodologies ont ainsi été développées afin d'estimer les services écosystémiques :

- **les mesures (directes ou indirectes) des fonctions ou services écosystémiques rendus** (par exemple Birkhofer et al. (2018), Gaba et al. (2020) et Syswerda et Robertson (2014) ont estimé la fourniture potentielle de services en se basant sur des mesures expérimentales),
- **les liens entre l'utilisation et la gestion de l'écosystème (utilisation des terres) et la fourniture de services écosystémiques** (Albert et al., 2014; Kremen et al., 2007; Müller et al., 2011; Raudsepp-Hearne et al., 2010; Seppelt et al., 2013; van Oudenhoven et al., 2012),
- **l'utilisation de traits fonctionnels des espèces** en tant qu'indicateurs de la fourniture de services (Barberi et al., 2018; Blaix et al., 2018; Lavorel, 2013; Lavorel et al., 2011),
- **l'utilisation de données de fonctions ou services provenant de la littérature** (Morelli et al., 2017; Spake et al., 2017),
- **la modélisation des processus écologiques** se basant sur les caractéristiques de l'écosystème (Castro et al., 2014; Nelson et al., 2009, 2010).

L'ambiguïté de la définition de service écosystémique a entraîné une absence d'unicité dans les niveaux d'analyse. Suivant les études, les auteurs vont s'intéresser aux fonctions, aux services ou aux bénéfices (Villamagna et al., 2013), rendant difficile leur comparaison. Villamagna et al. (2013) ont alors proposé une démarche permettant de faciliter la comparaison des résultats de différentes études en se basant sur une décomposition du processus de fourniture

de services écosystémiques en quatre composantes interconnectées (Figure 2) : les pressions écologiques, la capacité de l'écosystème, la demande de la société et le flux de services.

- **La capacité de l'écosystème** correspond au niveau de service potentiel que peut fournir un écosystème d'après ses propriétés et fonctions biophysiques. Cette capacité n'est pas fixée, mais peut évoluer au cours du temps et de l'espace en fonction des modifications de l'écosystème.
- **La demande sociétale** correspond aux besoins de la société en termes de fourniture de services. La capacité de l'écosystème ne devient ainsi un service que s'il y a une demande correspondante.
- **Le flux vers la société** définit la quantité de services réellement perçue par la société. On peut également le définir comme le nombre de bénéficiaires dont la demande est servie. Ce flux peut également entraîner une adaptation de la demande sociétale.
- **Les pressions écologiques** correspondent à des stress naturels ou anthropiques qui impactent la capacité et/ou le flux de services. Elles peuvent également être partiellement modifiées par la société afin de faire correspondre la demande et le flux de services.

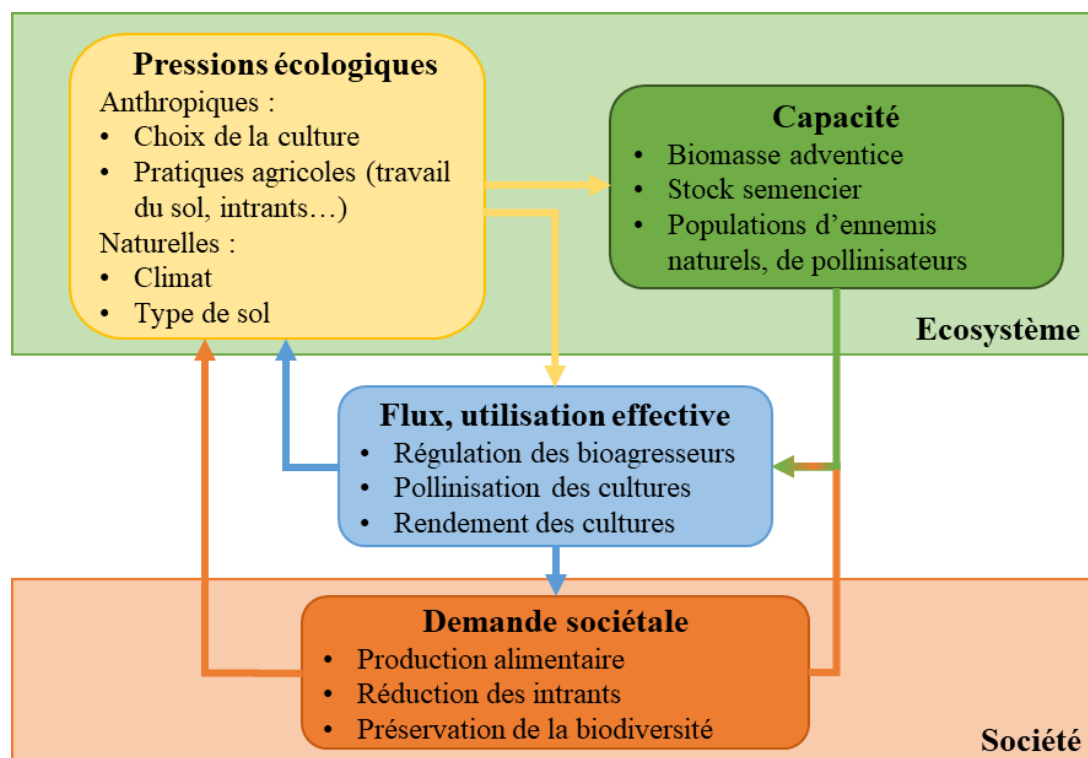


Figure 2 : Interactions entre les quatre composantes du processus de fourniture de services écosystémiques (les pressions écologiques, la capacité de l'écosystème, la demande de la société et le flux de services), d'après le modèle développé par Villamagna et al. (2013). Les exemples caractérisant chaque composante ont été choisis en lien avec le sujet de la thèse.

La prise en compte de ces quatre aspects permet ensuite d'identifier les leviers sur lesquels il est possible d'agir pour parvenir à une adéquation entre la capacité de l'écosystème, la demande de la société et le flux de services (Castro et al., 2014).

Dans ce travail de thèse, nous utiliserons ce cadre conceptuel proposé par Villamagna et al. (2013) et nous nous limiterons aux capacités de l'environnement, sans prendre en compte l'aspect sociétal. Nos travaux ne permettront donc pas de vérifier si les services estimés sont réellement bénéfiques pour l'agriculteur.

1.3 Evaluation des compromis entre (dis)services

Les relations entre les différents services et disservices sont complexes et rarement totalement indépendantes. En effet, comme évoqué plus haut, plusieurs services peuvent être associés à une même fonction et plusieurs fonctions contribuent à la fourniture d'un même service. De fait, la modification d'une fonction devrait impacter plusieurs services. De plus, le fait que la biodiversité soit à l'origine de services et de disservices amène à chercher les meilleurs compromis entre ces deux aspects. C'est notamment le cas pour les agroécosystèmes, dans lesquels les adventices sont souvent perçues comme nuisibles (Marshall et al., 2003). En effet, une augmentation de la densité des adventices dans le but d'intensifier la fourniture de services écosystémiques entraîne généralement une interaction plus importante avec la culture et donc une nuisibilité potentiellement plus importante, surtout si cette densité s'établit tôt dans la saison culturale. De plus, l'agriculteur étant le décisionnaire de ces pratiques, il est fort probable que le bénéfice l'intéresse à condition que la perte de rendement soit acceptable. Des antagonismes temporels peuvent également exister, si les services sont associés à des caractéristiques différentes de l'écosystème. Par exemple, les adventices ne contribuent pas forcément au même moment aux services associés à la production de fleurs ou de graines.

Il devient donc nécessaire d'analyser simultanément plusieurs services et disservices lors de l'évaluation des agroécosystèmes et de mettre en place des méthodes permettant la mise en évidence des antagonismes et synergies pouvant exister. De nombreuses études se basent sur des analyses de corrélations ou des analyses multivariées afin d'identifier les relations existantes entre (dis)services écosystémiques et leurs associations à diverses pratiques de gestion (Boeraeve et al., 2020; Mézière et al., 2015a). D'autres études se sont intéressées à l'analyse des compromis entre (dis)services via l'identification d'associations de services que l'on retrouve régulièrement ensemble, appelées bouquets de services. On peut notamment citer Raudsepp-Hearne et al. (2010) qui ont mis en avant l'intérêt de l'analyse de bouquets de

services afin d'identifier des compromis entre (dis)services écosystémiques à l'échelle du paysage. La démarche consiste à :

- réaliser une **analyse multivariée** afin d'identifier les associations entre (dis)services et avec les caractéristiques environnementales et sociales qui peuvent exister,
- puis, identifier des agroécosystèmes présentant des combinaisons de services proches à l'aide d'une analyse de regroupement utilisant **la méthode des k-means**.

Cette méthode permet ainsi d'identifier les services qui sont positivement ou négativement associés et de décrire les bouquets de services par rapport aux conditions environnementales et sociales (par ex. les pratiques agricoles) qui les caractérisent. Enfin, des seuils de contribution aux services minimum peuvent être définis ce qui permet ensuite de caractériser chaque bouquet de services par son nombre de services dépassant le seuil minimum. Plusieurs études ont ainsi mis en place une démarche similaire aussi bien sur l'étude de l'utilisation des terres à l'échelle d'un paysage (Lin et al., 2018; Marsboom et al., 2018; Zhao et al., 2018) que de la gestion agricole à l'échelle de la parcelle (Mézière et al., 2015a).

Mais l'analyse des compromis entre disservices peut également être mise en place via l'étude de la multifonctionnalité des écosystèmes. La multifonctionnalité peut ainsi être définie comme étant « la fourniture simultanée de plusieurs fonctions/services » (Byrnes et al., 2014). Byrnes et al. (2014) ont ainsi détaillé trois méthodes couramment utilisées afin d'évaluer l'impact de la diversité sur la multifonctionnalité et en ont proposé une quatrième leur semblant plus adaptée.

- **L'étude séparée de l'impact de la gestion sur les différents services.** Cette méthode permet d'éclaircir les processus qui pourraient moduler la multifonctionnalité, mais elle ne permet pas de répondre à des interactions entre services qui seraient complexes.
- **Le calcul d'une valeur de service moyenne après avoir homogénéiser la gamme de valeur de chaque service.** Ceci permet d'estimer simultanément le niveau de fourniture d'un grand nombre de services. Cependant cette démarche suppose que les différents services sont substituables.
- **La détermination du nombre de services dépassant un seuil minimal défini.** Ainsi, on peut identifier le nombre de services qui sont fournis dans une quantité « convenable », même si des antagonismes entre services existent ou si les relations ne sont pas linéaires. Cependant, la définition de la valeur du seuil n'est pas anodine sur

les résultats obtenus. De plus, on ne sait pas dans quelle proportion chaque service dépasse le seuil.

- Byrnes et al. (2014) ont donc proposé une démarche dérivée du point précédent correspondant à **l'étude de l'effet de la valeur du seuil sur le nombre de services le dépassant**. Pour cela, ils font varier le seuil de manière continue entre la valeur minimale et maximale de chaque service (en proportion). Ceci permet alors d'étudier la variation de la multifonctionnalité en fonction de la quantité de service minimale que l'on définit.

Hölting et al. (2019) ont également mis en évidence l'utilisation d'indicateurs de diversité permettant de caractériser à la fois le nombre et la distribution des services, comme les indices de Shannon ou de Simpson (par ex. Morelli et al., 2017). Enfin, l'analyse de la multifonctionnalité peut être vue au travers de l'identification des meilleures associations entre (dis)services, notamment lorsque des antagonismes apparaissent. L'approche par front de Pareto paraît tout à fait appropriée pour répondre à ces questions, permettant d'identifier les conditions exprimant des combinaisons optimales de (dis)services (Seppelt et al., 2013). C'est-à-dire qu'il n'y a pas d'autres conditions ayant une valeur plus élevée pour un service, sans qu'au moins un autre service ait une valeur plus faible (Figure 3). On peut ensuite étudier les relations entre services, ainsi que l'effet des facteurs environnementaux et sociaux sur les valeurs de services au sein de ce sous-groupe de paysages optimaux (Lafond et al., 2017; Verhagen et al., 2018).

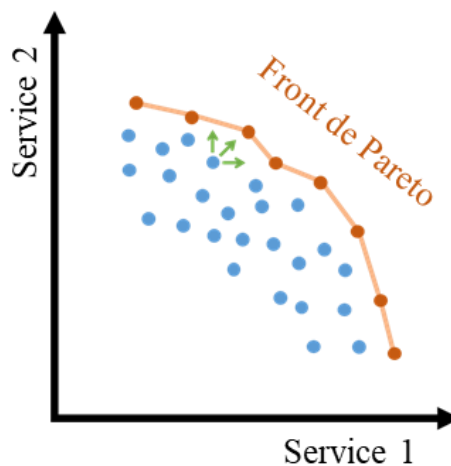


Figure 3 : Représentation du front de Pareto entre deux services antagonistes. Les points sur le front (en rouge) expriment des combinaisons optimales de services, c'est-à-dire qu'aucun point n'a de valeurs plus élevées pour les deux services. Les flèches vertes représentent l'augmentation de services nécessaire pour que les combinaisons non-optimales atteignent le front.

1.4 Importance de l'échelle spatiale et temporelle considérée

La présence et l'abondance des différents organismes qui composent l'écosystème est la résultante d'interactions entre les pratiques de gestion et l'environnement, ces deux composantes pouvant être quantifiées à différentes échelles de temps et d'espace (Gabriel et al., 2010). Certaines fonctions se réalisent à différentes échelles spatiales et temporelles et influencent la résilience du fonctionnement des écosystèmes (Peterson et al., 1998). Ainsi, l'échelle à laquelle est évalué un service a un impact sur l'estimation de ce service et sur les relations observées avec d'autres services, pouvant aboutir à l'identification de synergies ou d'antagonismes (Lindborg et al., 2017). Ainsi, Raudsepp-Hearne et Peterson (2016) ont mis en évidence que, bien que les relations entre services soient relativement robustes aux changements d'échelles, les bouquets de services observés peuvent quant à eux être modifiés. C'est notamment le cas pour les services qui sont distribués de manière hétérogène au sein d'un territoire. Une évaluation qui met en évidence des antagonismes à une échelle fine (par ex. parcellaire), peut conduire à l'identification de compromis à des échelles supra (par ex. paysage). La Figure 4 représente ainsi un exemple théorique qui illustre des antagonismes à partir d'évaluations à une échelle fine, mais des synergies à partir d'évaluations à une échelle plus grande. Il apparaît alors nécessaire d'étudier les services à l'échelle à laquelle ils sont valorisés par la société, en plus de l'échelle à laquelle sont mises en place les pratiques de gestion. L'échelle du territoire ressort généralement comme étant la plus appropriée pour l'évaluation des services écosystémiques, car c'est à cette échelle que la plupart des services sont rendus à la société et qu'interagissent les différents bénéficiaires (Vialatte et al., 2019). Albert et al. (2014) ont ainsi mis en avant l'importance d'intégrer la fourniture de services écosystémiques dans les démarches de planification et de gestion du paysage.

Enfin, l'évaluation de la fourniture de services dépend aussi de l'échelle temporelle observée. Le service doit être rendu quand le bénéficiaire en a besoin. De plus, les compromis émergent des choix faits, en termes de gestion par exemple, et peuvent prendre plus ou moins de temps à se manifester (Rodríguez et al., 2006). Or les décisions de gestion sont souvent dictées par la volonté d'une fourniture de service à court/moyen terme, négligeant ainsi les processus écologiques longs, pouvant permettre d'atteindre des compromis dans le temps. Ainsi, ces antagonismes apparents, observés à des échelles de temps courtes (par ex. annuelle) sont en partie dues à (i) l'ignorance des effets sur le long-terme de choix de gestion faits sur le court terme, ou à (ii) à la crainte des acteurs que les services ne se réalisent finalement pas sur le temps long, malgré la connaissance de cette possibilité (Rodríguez et al., 2006). Il est donc

nécessaire de pouvoir évaluer la fourniture de services et de bouquets de services à des échelles de temps différentes, de manière à pouvoir identifier si les stratégies de gestion à long-terme peuvent conduire à des compromis.

Dans cette étude, nous allons donc étudier les compromis entre (dis)services à différentes échelles spatiales (allant de la plante au petit territoire agricole) et temporelles (allant de la période de 2 semaines à la succession culturale). Cela nous permettra alors de comparer l'évolution des bouquets de services et des antagonismes entre (dis)services, lorsqu'on change d'échelle d'étude.

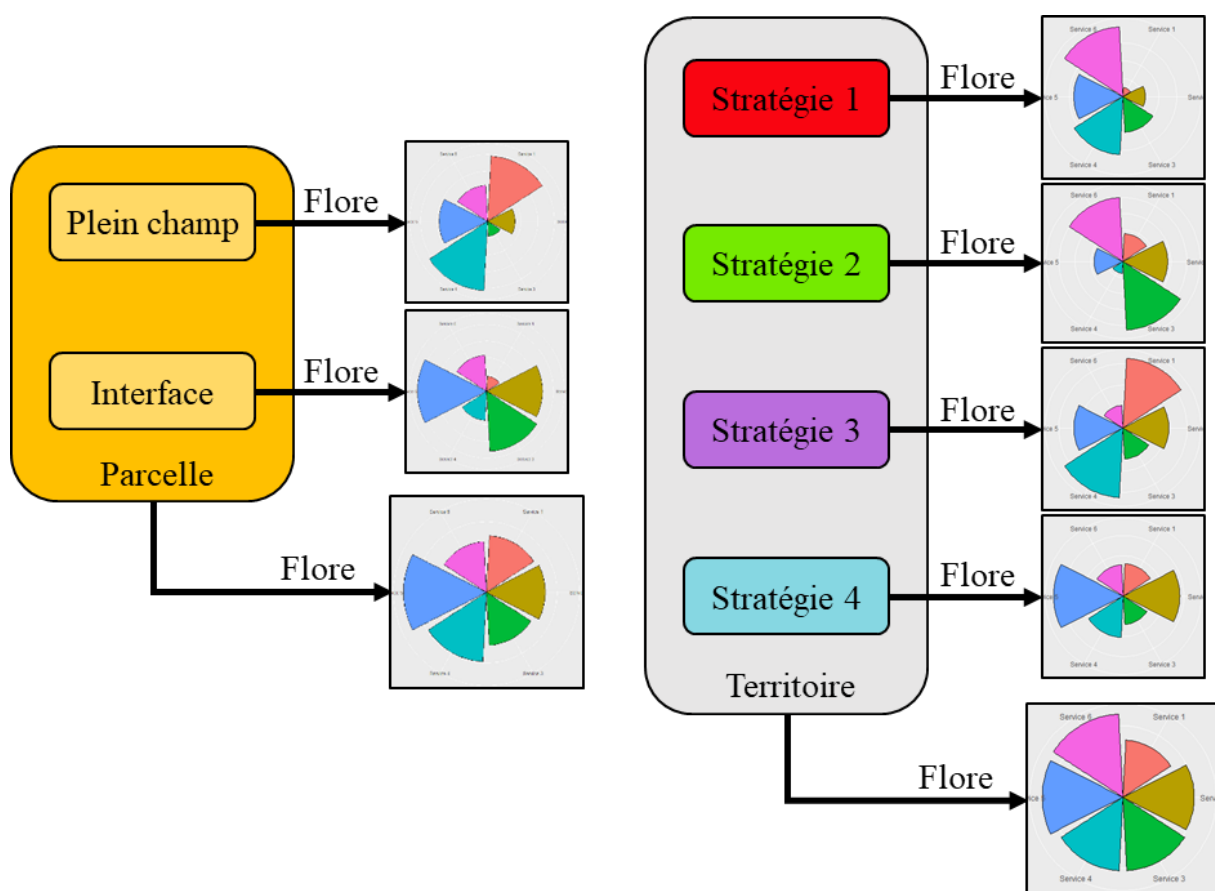


Figure 4 : Schéma représentant comment l'agrégation d'entités présentant des antagonismes entre (dis)services à une échelle fine peut amener à des synergies à une échelle supra. Les diagrammes radar représentent le niveau de contribution de la flore adventice à six (dis)services hypothétiques.

2. Les fonctions des adventices au sein des agroécosystèmes

2.1 Les adventices sont souvent perçues comme nuisibles

Les adventices ont historiquement été considérées uniquement comme des « mauvaises herbes » indésirables au sein des parcelles agricoles (Godinho, 1984). En effet, les espèces présentes dans la parcelle entrent directement en compétition avec la culture (nuisibilité primaire directe) pour l'utilisation des ressources comme la lumière, l'eau et les nutriments (Cousens, 1985), lorsque ces ressources sont limitantes et que les adventices sont abondantes. Les adventices peuvent également représenter une gêne (nuisibilité primaire indirecte) en entravant le fonctionnement des engins agricoles ou en contaminant la récolte avec des graines ou des morceaux de tiges par exemple (Mézière et al., 2015b). Enfin, les adventices peuvent être des hôtes secondaires pour des pathogènes (Gutteridge et al., 2005) ou des ravageurs de cultures, diminuant ainsi indirectement le rendement. Un aspect important des adventices, qui les distingue de la majorité des autres ravageurs de cultures, est leur capacité à persister dans le sol à travers le stock semencier (nuisibilité secondaire) (Thompson et al., 1998).

Dans ce travail, nous ne considérerons que les disservices associés à la compétition avec la culture, à la gêne à la récolte et à la réalimentation du stock semencier (Figure 5). Ces trois aspects sont déterminants dans la perception de la flore adventice par les agriculteurs (Cordeau and Schwartz, 2019) et sont ceux qui sont les mieux décrits dans la littérature scientifique pour une large gamme d'espèces.

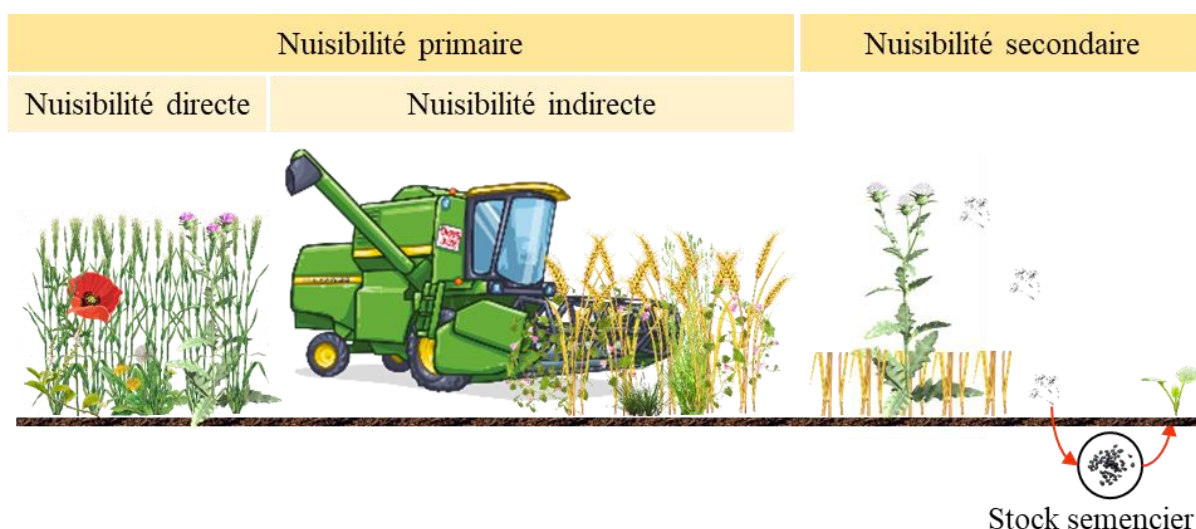


Figure 5 : Schéma représentant les contributions des adventices à la fourniture de disservices (nuisibilité primaire directe et indirecte, et nuisibilité secondaire) étudiées dans la thèse.

2.1.1 Nuisibilité primaire directe

Les adventices ont été identifiées comme étant les bioagresseurs pouvant causer les pertes de rendements les plus importantes au niveau mondial (Oerke, 2006). La compétition qu'elles exercent sur la culture est l'aspect de la nuisibilité qui a été le plus étudié. Cette compétition peut être évaluée directement au champ par mesure de la perte de rendement entre deux modalités avec et sans adventices (Adeux et al., 2019b; Hock et al., 2006; Milberg and Hallgren, 2004), ou en s'intéressant à la différence de biomasse de la culture sur un gradient de biomasse adventice (Adeux et al., 2019b). Certaines études mobilisant des modèles mécanistes, simulent la croissance de la culture en présence ou non d'adventices, la différence permettant d'estimer les pertes de rendement (Colbach and Cordeau, 2018; Storkey and Cussans, 2007). De nombreuses études se sont intéressées à l'impact de la structure des communautés adventices (abondance, richesse spécifique) sur la perte de rendement de la culture permettant le développement de modèles statistiques (Cousens, 1985; Wilson et al., 1995). Ces modèles peuvent donc ensuite permettre d'estimer une perte de rendement à partir de mesures de la structure des communautés adventices (Swinton et al., 1994). Il est à noter que les modèles restent des représentations partielles de la réalité et sont parfois très gourmands en paramètres et données d'entrée.

La compétition des adventices envers la culture est généralement associée à (i) leur hauteur traduisant la compétition pour la lumière (Falster and Westoby, 2003; Violle et al., 2009), (ii) leur surface foliaire spécifique (SLA) qui est généralement corrélée au taux de croissance (Reich et al., 1997), (iii) leur préférence pour les sols riches en azote (Ellenberg.N) (Gaba et al., 2014; Moreau et al., 2013) et (iv) leur synchronie de germination avec la culture (Otto et al., 2009; Simard and Benoit, 2012).

2.1.2 Nuisibilité primaire indirecte

Peu d'études se sont intéressées à la difficulté de récolte que peut engendrer la présence d'adventices dans une parcelle, bien que Macé et al. (2007) ont identifié qu'il s'agissait d'une problématique importante pour les agriculteurs (notamment pour certaines espèces comme la renouée liseron - *Fallopia convolvulus* ou le gaillet grateron - *Galium aparine*). Mézière et al. (2015b) ont estimé cette nuisibilité en développant un indicateur mobilisant les sorties du modèle FlorSys qui se base sur la biomasse des adventices encore vivantes lors de la récolte. Cet estimateur a ensuite été réutilisé dans plusieurs études (Bürger et al., 2015; Colbach et al., 2014) se basant sur le modèle de simulation de la croissance des adventices et de la culture.

2.1.3 Nuisibilité secondaire

Certaines espèces adventices produisent jusqu'à plusieurs milliers de graines par plante dont certaines peuvent rester viables des dizaines d'années dans le sol. Ainsi, le risque de perte de contrôle sur le long-terme a un impact non négligeable sur la perception de la nuisibilité des adventices par les agriculteurs (Cordeau and Schwartz, 2019; Jabbour et al., 2014). C'est pourquoi une communauté adventice ne créant pas de pertes de rendement une année donnée, peut être jugée comme nuisible si elle risque de générer des communautés provoquant des pertes de rendement sur le long-terme. Laisser une adventice grainer (nuisibilité secondaire) peut engendrer des densités fortes d'une espèce adventice dominante qui pourra provoquer des pertes de rendement les années suivantes (nuisibilité primaire directe) ou augmenter les coûts de désherbage (nuisibilité primaire indirecte). La nuisibilité secondaire que peut générer le stock semencier est souvent caractérisée par la production de graines et leur persistance dans le sol (Barberi et al., 2018; Rotchés-Ribalta et al., 2020b). Cette dernière est généralement négativement corrélée à la taille des graines (Thompson et al., 1998), mais la forme, la morphologie et la composition des graines ont également un effet (Gardarin et al., 2010), ce qui rend son estimation complexe. Ainsi de nombreuses études ne tiennent finalement compte que de la densité de graines dans le sol pour caractériser la nuisibilité secondaire, reliée à la capacité des espèces à produire un grand nombre de graines (Jabbour et al., 2014a; Ryan et al., 2010; Tørresen et al., 2003).

2.2 Mais les adventices contribuent également à la fourniture de nombreux services

Les adventices sont également une composante importante des agroécosystèmes car elles se situent à la base de nombreuses chaînes trophiques (Figure 6, Pocock et al., 2012) et peuvent donc contribuer à la fourniture des services de pollinisation et de contrôle biologique (Bretagnolle and Gaba, 2015; Norris and Kogan, 2005). De plus, les adventices ayant des besoins en ressources pouvant être différents de la culture ou à différents moments de l'année, elles peuvent participer au maintien du cycle des nutriments (Arai et al., 2014; Das et al., 2014), à la réduction de la lixiviation de l'azote (Moreau et al., 2020), ou à une mise à disposition d'éléments peu mobiles comme le phosphore. Certaines espèces peuvent également fixer l'azote de l'air ou favoriser la mise en place de champignons mycorhiziens, augmentant la restitution au sol de nutriments sous forme organique (Azaizeh et al., 1995). Elles peuvent également impacter positivement les propriétés du sol et ainsi contribuer à la réduction de l'érosion (Pannkuk et al., 1997) et à l'augmentation de la rétention en eau (Ojeniyi et al., 2012).

Blaix et al. (2018) ont mis en évidence, par un travail de revue bibliographique s'intéressant à la contribution des adventices à la fourniture de services au sein des systèmes agricoles annuels, que les services les plus étudiés étaient par ordre d'importance : le maintien du contrôle biologique, les cycles des nutriments, les propriétés physiques du sol et la pollinisation.

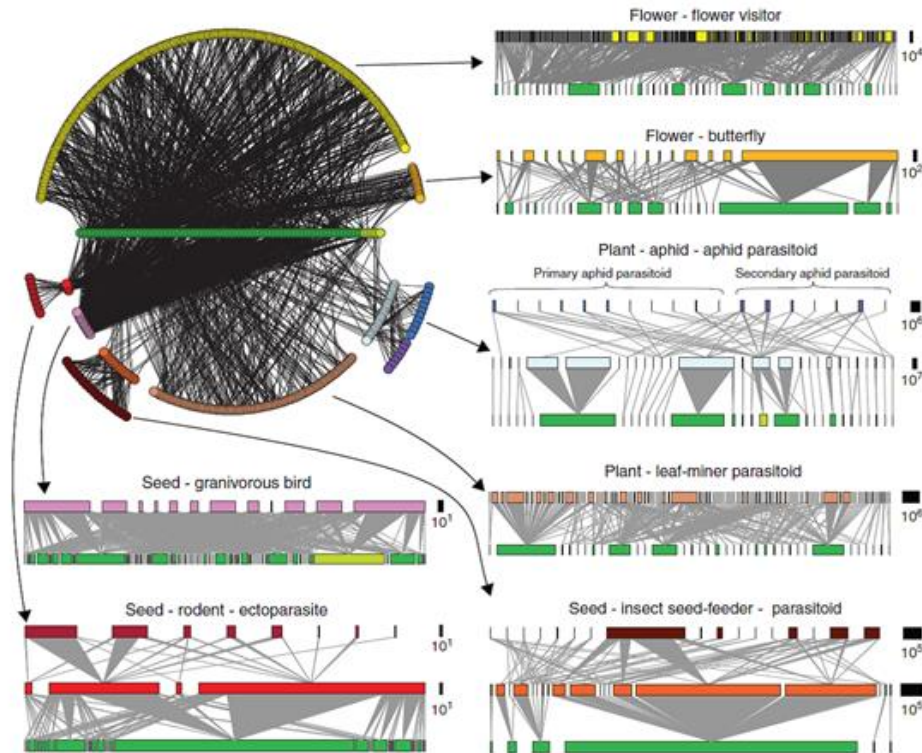


Figure 6 : Représentation des réseaux trophiques au sein des parcelles agricoles d'après Pocock et al. (2012). Les cercles verts représentent les espèces de plantes (clair les cultures, foncé les adventices), tandis que les autres couleurs représentent différents groupes d'animaux. Chaque barre correspond à une espèce et sa longueur indique son abondance. Les barres correspondantes aux espèces de plantes représentent leur proportion d'interactions avec les autres niveaux trophiques.

Au cours de cette étude, nous allons nous focaliser plus spécialement sur l'intérêt des adventices dans le maintien des populations de pollinisateurs et d'ennemis naturels (Figure 7). Nous distinguerons notamment les abeilles, les bourdons et les syrphes¹ concernant le service de soutien à la pollinisation, et les carabes, oiseaux et guêpes parasitoïdes en ce qui concerne le contrôle biologique. Ce sont, en effet, les aspects qui ressortent comme étant les plus importants d'après la littérature et les services fournis par les adventices jugés comme les plus importants par les agriculteurs (Cordeau and Schwartz, 2019).

¹ Nous considérons seulement contribution des syrphes au service de pollinisation, bien qu'ils puissent également contribuer au service de contrôle biologique

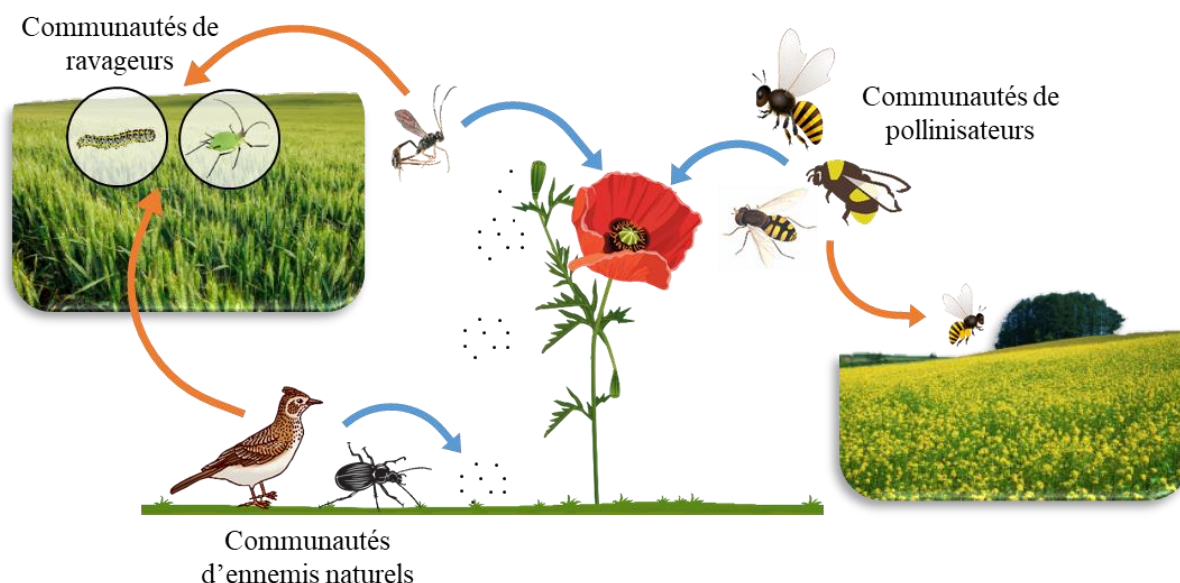


Figure 7 : Schéma représentant les contributions des adventices à la fourniture de services (de pollinisation et de contrôle biologique) étudiées dans la thèse. Les flèches bleues représentent la fourniture de ressources par les adventices pouvant favoriser les communautés de pollinisateurs et d'ennemis naturels. Les flèches orange représentent les services écosystémiques potentiellement rendus par ces communautés.

2.2.1 Contribution au maintien de communautés de pollinisateurs

Les cultures produisant des fleurs (par ex. le colza ou le tournesol) et des graines (par ex. le colza ou les céréales) peuvent, certes, fournir des ressources en grande quantité pour les auxiliaires de culture et les pollinisateurs, mais seulement pendant une période de temps relativement restreinte (Bretagnolle and Gaba, 2015). Or, les pollinisateurs ont généralement besoin d'une fourniture de ressources continue au cours de l'année, notamment pour le pollen (Requier et al., 2015), ce que ne permettent généralement pas les paysages agricoles de grandes cultures, surtout quand la diversité des espèces cultivées y est faible. Les adventices peuvent alors jouer un rôle clé par leur fourniture de ressources à des périodes différentes de celles des cultures, permettant une continuité temporelle dans la fourniture de ressources. De plus, la présence d'adventices peut contribuer à fournir des ressources plus diversifiées (avec des caractéristiques différentes des ressources fournies par les cultures) aux pollinisateurs (Bretagnolle and Gaba, 2015; Ricou et al., 2014). En effet, la survie et le succès de reproduction des pollinisateurs sont généralement accrues lorsque les ressources floristiques sont diversifiées (Cane, 2016; Frias et al., 2016; Nicholls and Altieri, 2013; Pernal and Currie, 2001). Ainsi, le maintien de communautés de pollinisateurs plus abondantes et diversifiées pourrait permettre une meilleure pollinisation des cultures et donc une augmentation des rendements (Bommarco et al., 2012).

Cependant, toutes les adventices ne contribuent pas de la même manière au maintien des pollinisateurs. Ainsi, en plus de la quantité de ressources produite, l'intérêt d'une espèce dépend de (i) l'attractivité de la fleur pour le pollinisateur, qui dépend notamment de la couleur (Backhaus, 1992), l'émission de rayonnement UV, la taille de la fleur (Spaethe et al., 2001) ou sa symétrie (Wignall et al., 2006), (ii) l'accessibilité de la fleur, dépendante de la concordance entre la morphologie de la fleur et de l'insecte. Elle est donc impactée par la taille et la forme de la corolle (Lehrer, 2005), ainsi que la taille et les caractéristiques de l'appareil buccal de l'insecte, (iii) la qualité de la récompense florale (nectar et pollen). Ainsi le type de sucres présents et la teneur en sucre dans le nectar vont moduler les préférences des pollinisateurs (Pamminger et al., 2019a). De même, la teneur en protéines du pollen semble être un facteur important pour la nutrition des pollinisateurs (Hass et al., 2019).

Box 1 : *Méthodes d'estimation de la contribution des adventices au maintien du service de pollinisation.*

La méthode classique d'évaluation de l'intensité de la pollinisation consiste à réaliser des comptages de pollinisateurs se posant sur les plantes, cultures ou adventices (Carvalho et al., 2011; Holzschuh et al., 2008). Le service peut être évalué en mesurant le gain de rendement dû à la présence des pollinisateurs. Carvalho et al. (2010) ont ainsi à la fois compté le nombre de visites et mesuré la différence de rendement entre les plantes témoins et les plantes en l'absence de pollinisateurs. Il faut néanmoins noter que générer expérimentalement les conditions d'absence de pollinisateurs au champ revient à poser des filets autour des organes, ou des cages autour des plantes, ce qui peut modifier leur croissance. Cette méthode peut permettre d'estimer la contribution des adventices à la pollinisation des cultures. Ainsi, Gaba et al. (2020) ont mesuré l'effet de la présence d'adventices sur la différence du taux de fructification entre une plante cultivée témoin et une plante cultivée dont les pollinisateurs étaient exclus.

La contribution des adventices à la pollinisation peut également être estimée sur la base des connaissances sur les ressources adventices utilisées par les pollinisateurs, en se basant sur les traits floraux des espèces. Ricou et al. (2014) ont ainsi développé et validé au champ un indicateur décrivant la valeur d'un grand nombre d'espèces adventices en termes de quantité, qualité, attractivité et accessibilité des ressources pour différents types de pollinisateurs (abeilles, bourdons, syrphes). Cet indicateur se base sur des traits fonctionnels caractérisant les organes floraux des espèces et sur le nombre d'organes par plante. Il peut alors être utilisé

afin d'estimer la fourniture de service au cours du temps suivant la floraison des différentes espèces. Cet indicateur peut également être appliqué aux communautés adventices, en considérant que la valeur d'une communauté est la somme des contributions individuelles des espèces multipliées par l'abondance de chaque espèce. C'est par exemple ce qu'ont réalisé Mézière et al. (2015b) afin d'estimer la fourniture de services de communautés adventices obtenues par simulation avec le modèle FlorSys, au cours de l'année.

2.2.2 Contribution au maintien de communautés d'auxiliaires de culture

Beaucoup d'auxiliaires des cultures, comme les guêpes parasitoïdes, se nourrissent de ressources florales au stade adulte, tandis qu'elles parasitent des ravageurs de culture lors de leur stade larvaire. La quantité et la qualité des ressources florales disponibles ont un impact direct sur la survie et la fécondité de ces auxiliaires (Heimpel et al., 1997; Heimpel and Jervis, 2005). La présence d'adventices peut donc avoir un effet positif sur le contrôle biologique réalisé par les parasitoïdes, notamment lorsque la culture ne produit pas de ressources (Araj and Wratten, 2015; Hogg et al., 2011; Orr and Pleasants, 1996; Ramsden et al., 2015). De plus, par leur localisation au sein de la parcelle, les adventices jouent un rôle majeur en permettant une continuité de ressources depuis les éléments semi-naturels vers l'intérieur de la parcelle. En effet, la présence de ressources à proximité de la culture hôte des ravageurs augmente l'efficacité des parasitoïdes qui dépensent moins d'énergie pour se nourrir et se déplacer (Jamont et al., 2014). Comme pour les pollinisateurs, l'intérêt des adventices est dépendant de l'attractivité, l'accessibilité et la qualité des ressources trophiques pour les parasitoïdes. Les parasitoïdes consomment également fréquemment le nectar extra-floral produit par certaines espèces (Rogers, 1985), qui leur est plus accessible.

Les adventices peuvent également contribuer à la fourniture de services écosystémiques via leur production de graines. En effet, de nombreux prédateurs d'insectes ravageurs se nourrissent d'autres ressources dont les graines (par ex. certains oiseaux ou carabes). Ainsi, certains auxiliaires ne consomment des ravageurs que lors de stades précis de leur développement, et sont dépendants d'autres ressources lors des autres stades. C'est notamment le cas de certains oiseaux pour lesquels les poussins sont exclusivement nourris d'insectes au printemps, mais dont les adultes peuvent compléter leur régime alimentaire par des graines d'adventices, notamment en hiver lorsque les insectes se font rares (Holland et al., 2006; Wilson et al., 1999). Les carabes sont également souvent décrits comme consommateurs de graines d'adventices, principalement du printemps à l'automne. Bien que certaines espèces soient plutôt granivores, beaucoup sont omnivores et consomment donc des graines et certains ravageurs de

culture (par ex. pucerons, limaces) (Frei et al., 2019; Honek et al., 2003). La production de graines peut ainsi permettre le maintien des communautés de carabes en l'absence de ravageurs et contribuer à la diversification de leur régime alimentaire. Diehl et al. (2012) ont ainsi montré que la présence d'adventices entraîne une richesse et une activité-densité des carabes plus importante. Ils pourront alors réagir plus rapidement et intensément lors du développement d'un ravageur.

Box 2 : *Méthodes d'estimation de la contribution des adventices au maintien du service de contrôle biologique.*

L'intensité du contrôle biologique peut être mesurée par un comptage du nombre de ravageurs présents sur les plantes, lorsque les ennemis naturels peuvent accéder aux plantes ou lorsqu'ils sont exclus (Hogg et al., 2011). Souvent, les processus de parasitisme ou de prédation sont estimés au champ respectivement par des comptages de « momies », par exemple des pucerons (Alignier et al., 2014) et/ou l'utilisation de proies sentinelles (Lövei and Ferrante, 2017), par exemple des pucerons prédatés au sol ou sur la plante cultivée (Ricci et al., 2019). Enfin, le niveau de contrôle biologique est souvent approximé par la diversité ou l'abondance d'ennemis naturels (piégeage d'invertébrés, points d'écoute de l'avifaune). Il est cependant établi que le lien entre communautés d'auxiliaires et niveau de contrôle biologique est souvent peu direct du fait de la complexité des réseaux trophiques et des interactions entre ennemis naturels (Crowder and Jabbour, 2014).

La contribution des adventices au contrôle biologique pourrait être évaluée en comparant les estimations dans différents contextes floristiques mais cela a été peu réalisé (mais voir par exemple (Puech et al., 2015) qui intègrent le couvert en adventices comme paramètre de la qualité de l'habitat cultivé pour différents auxiliaires). DiTommaso et al. (2016) ont ainsi mis en relation le taux de parasitisme des œufs de pyrale à la densité d'une adventice, l'Asclépiade dans la parcelle. Certaines études se basent sur des estimations du maintien des communautés d'ennemis naturels via la mesure de la quantité et de la qualité des ressources qui leur sont fournies. Pour cela, des tests de préférences alimentaires peuvent être conduits en laboratoire (Gaba et al., 2014), même si on note des différences de consommation en conditions contrôlées ou en champ (Petit et al., 2014). Les avancées en biologie moléculaire permettent aussi des analyses du contenu stomacal de prédateurs et précisent aussi la part des adventices dans les régimes alimentaires (Eraud et al., 2015; Frei et al., 2019). Comme pour les ressources florales, toutes les espèces ne se valent pas en ce qui concerne la fourniture de

graines. En effet, les graines ayant des teneurs en lipides et protéines élevées (et donc une concentration en énergie importante) sont généralement préférées par les carabes (Gaba et al., 2019). La taille des graines ainsi que leur morphologie et leur structure peuvent également avoir un rôle important sur leur prédation pour les auxiliaires (Lundgren and Rosentrater, 2007). Les indicateurs développés à partir de ces estimations peuvent ensuite être appliqués aux communautés adventices afin d'évaluer la quantité et une qualité des ressources qu'elles fournissent aux ennemis naturels. Ainsi, Mézière et al. (2015b) ont estimé le service de contrôle biologique via la quantité de graines adventices présente en surface pendant l'hiver (qui sont alors accessibles pour les oiseaux) et par la quantité de graines riches en lipides produites pendant le printemps et l'été (disponibles pour les carabes). Cette quantité de graines dispersées au sol étant par ailleurs estimées à partir de la biomasse de l'adventice à floraison.

3. Effets des pratiques de gestion sur les communautés adventices et leur développement

Les espèces adventices sont caractéristiques des milieux perturbés et les parcelles agricoles sont un de leurs principaux habitats. Cependant, les milieux agricoles sont très divers en ce qui concerne le type et l'intensité des pratiques agricoles mises en place (par ex. système en labour ou semis direct, agriculture biologique ou conventionnelle). Ainsi, la culture, les pratiques mises en place et l'historique de la parcelle vont fortement influencer les communautés adventices en termes de capacité à s'établir et à se maintenir (Fried et al., 2009a). De plus, la parcelle n'est pas un habitat homogène, mais est composée de différentes zones plus ou moins impactées par les pratiques et le paysage environnant (Figure 8). On peut notamment citer l'intérieur de la parcelle (plein champ) et l'interface entre la parcelle et la bordure (Marshall and Moonen, 2002). Cette dernière, correspondant à la bande étroite située entre le premier rang de semis et la bordure herbacée, est généralement caractérisée par des perturbations moins intenses et des interactions plus importantes avec le paysage avoisinant. L'interface abrite donc généralement une communauté adventice différente du plein champ. A l'échelle d'une parcelle cultivée, on trouvera ainsi des communautés différenciées, et cette différenciation sera à considérer dans l'évaluation de la fourniture de services écosystémiques.

Dans cette partie, nous allons présenter comment les communautés adventices et leurs contributions aux services sont influencées par les pratiques de gestion et le contexte pédo-climatique.

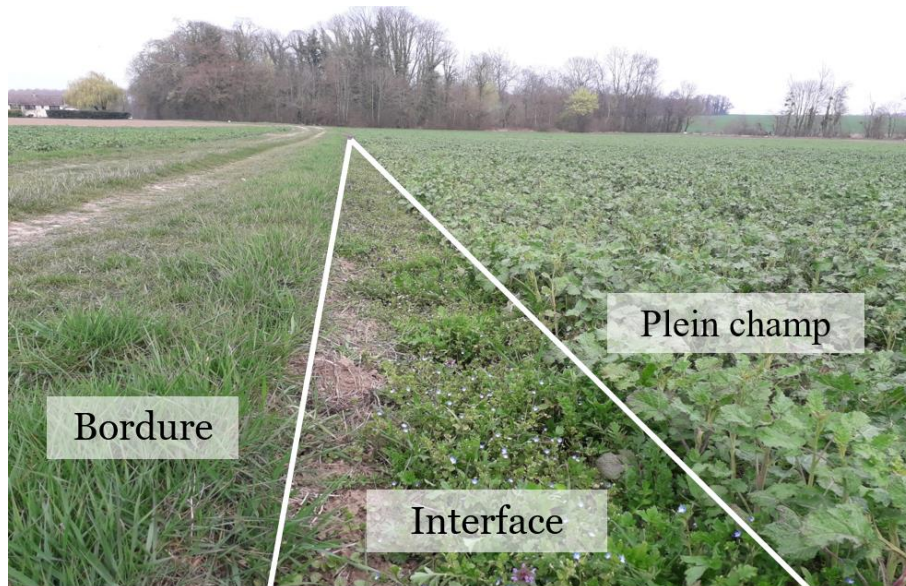


Figure 8 : Localisation de l'interface et du plein champ au sein d'une parcelle agricole.

3.1 Théorie d'assemblage des communautés suivant les valeurs de traits fonctionnels

Booth et Swanton (2002) ont développé un schéma conceptuel décrivant l'assemblage des espèces au sein des parcelles agricoles à partir de leurs traits de réponse aux conditions locales (Figure 9). Il suppose que les espèces observées au sein des parcelles correspondent à un sous-ensemble d'espèces parmi un pool régional qui serait sélectionné par un ensemble de filtres. Ces filtres correspondent à des facteurs externes à la gestion de la parcelle par l'agriculteur, comme les conditions pédoclimatiques, auxquelles s'ajoutent les pratiques agricoles mises en place sur la parcelle. Une espèce sera d'autant plus abondante et fréquente qu'elle possède des caractéristiques adaptées à l'ensemble des filtres. La sélection des espèces par ces filtres est principalement associée à la sélection de certaines valeurs de traits fonctionnels. Les traits fonctionnels peuvent être définis comme « toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à d'autres niveaux d'organisation » (Violle et al., 2009). On appelle ensuite « attribut » la valeur ou la modalité d'un trait en un lieu et un moment donné (Lavorel et al., 1997). Ainsi, au sein d'une espèce, un trait peut prendre différents attributs en fonction du lieu (de l'environnement) et de la date, entraînant une variabilité intraspécifique de ces traits. Les conditions de l'environnement dans lequel les traits ont été mesurés sont donc nécessaires à l'interprétation écologique des attributs (Violle et al., 2009) ainsi qu'à la contribution des espèces au fonctionnement de l'écosystème.

On distingue généralement :

- **les traits de réponse**, dont l'attribut varie en réponse aux changements de conditions de l'environnement. Ces traits vont donc déterminer l'assemblage des communautés en fonction des conditions de l'environnement (Lavorel and Garnier, 2002),
- **les traits d'effet**, dont l'attribut reflète l'effet de la plante sur les conditions de l'environnement ou les propriétés de la communauté ou de l'écosystème. Ces traits vont quant à eux impacter le fonctionnement de l'écosystème (Lavorel and Garnier, 2002).

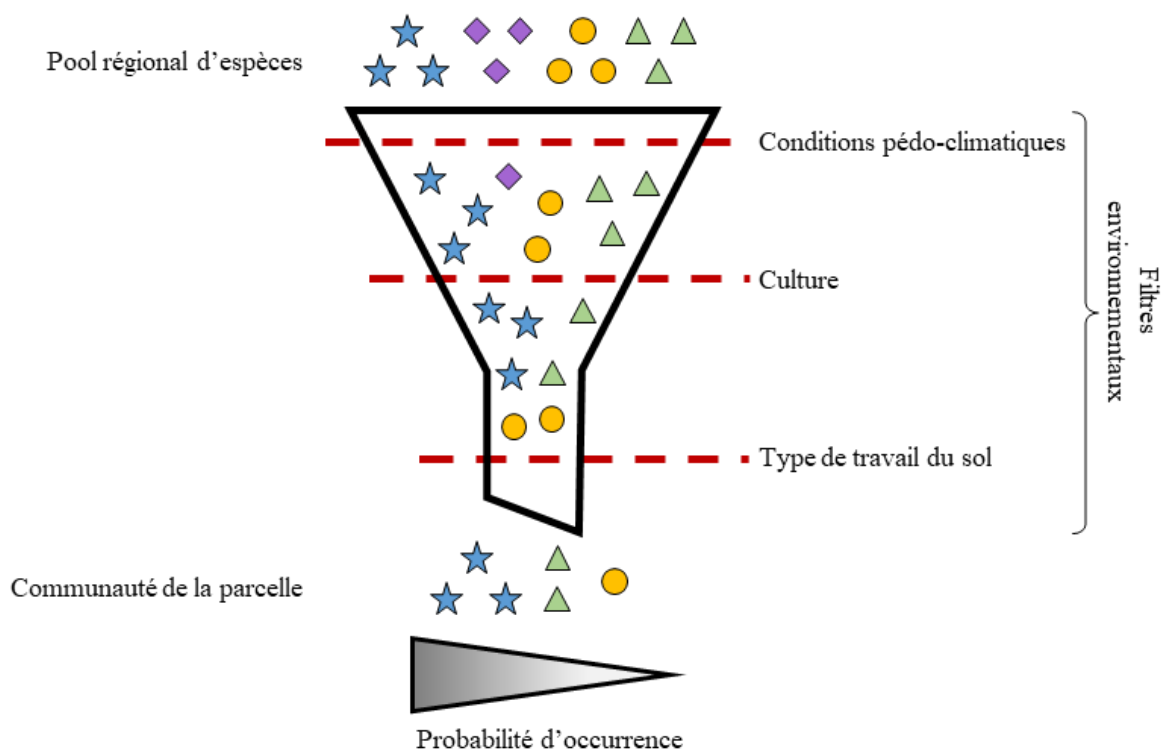


Figure 9 : Schéma conceptuel simplifié de la théorie d'assemblage des communautés adventices développée par Booth et Swanton (2002). La communauté d'adventices observée au sein de la parcelle correspond ainsi à un sous-ensemble du pool régional d'espèces filtré par les caractéristiques de l'environnement et les pratiques agricoles. Ces caractéristiques vont sélectionner les espèces suivant leurs valeurs de traits fonctionnels.

Il faut noter que les traits de réponse et d'effet ne sont pas indépendants (Gaba et al., 2017). Certains traits peuvent être à la fois des traits de réponse et d'effet. Par exemple, la teneur en lipides des graines détermine la vitesse de germination de l'adventice et donc sa capacité à se maintenir dans un contexte agronomique donné, mais aussi sa valeur pour des organismes granivores (Mézière et al., 2015b). De même, Storkey et al. (2013) suggèrent que le Specific Leaf Area, un trait de réponse important chez les adventices, a aussi une importance pour les invertébrés qui utilisent les adventices. Les conditions de l'environnement local ont donc un impact direct sur les fonctions de l'écosystème et donc sur la fourniture de services.

L'ensemble des filtres agissant à l'échelle d'une parcelle ne sont cependant pas totalement indépendants. En effet, le type de sol et le climat peuvent expliquer la mise en place de cultures ou de systèmes de culture particuliers (labour, travail simplifié, semis direct). La culture détermine tout d'abord la période de la majorité des interventions, mais aussi le type d'interventions et leur intensité. Par exemple, la culture de colza a des besoins azotés importants (Rathke et al., 2006), tandis que le soja, ayant la capacité de fixer l'azote de l'air via une symbiose microbienne, ne nécessite pas de fertilisation azotée. Le colza est également plus sensible aux insectes ravageurs (Alford et al., 2003) que le blé. De même, la densité et l'écartement des rangs de semis, ainsi que les molécules herbicides utilisées sont adaptées à chaque culture. Enfin, les pratiques de gestion des adventices sont partiellement substituables ce qui entraîne une non-indépendance entre le niveau des différentes pratiques et l'apparition d'effets confondants. Par exemple, les faibles niveaux d'utilisation d'herbicide sont généralement associés à une augmentation de l'usage du travail du sol ou à des successions diversifiées. Tout ceci suggère qu'il n'est pas pertinent d'étudier indépendamment l'effet des conditions du milieu et des pratiques agricoles sur la variabilité inter et intraspécifique des traits fonctionnels. Il est donc nécessaire de tenir compte des associations pouvant exister entre les différents facteurs et d'étudier les systèmes agricoles sous la forme de combinaisons logiques d'un ensemble de pratiques agricoles.

3.2 Effets des conditions locales sur la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés adventices

3.2.1 Effets des pratiques agricoles

Si les adventices sont généralement caractérisées par des traits de réponse associés aux milieux fortement perturbés (par ex. principalement thérophyte, surface foliaire spécifique élevée, floraison précoce, affinité pour les nutriments, etc.) (Bourgeois et al., 2019), les conditions du milieu peuvent entraîner une importante variabilité de la valeur de ces traits. Ainsi, Fried et al. (2008) ont montré que la culture et le précédent cultural sont parmi les pratiques les plus déterminantes de la composition des communautés. Ceux-ci retranscrivent en effet la combinaison d'un ensemble de pratiques intrinsèquement liées au type de culture. La date de germination des adventices est fortement influencée par la date de semis de la culture (Gunton et al., 2011). Fried et al. (2009a) ont montré que les communautés associées aux cultures de tournesol tendent à se spécialiser vers un « mimétisme » avec cette culture (espèce très nitrophile et héliophile avec un cycle de développement estival rapide). Une tendance

similaire a été mise en évidence dans les cultures de colza (synchronie de la période de germination des adventices avec la période de semis du colza) (Fried et al., 2015) et dans les cultures de maïs (spécialisation aux interventions réalisées au printemps) (Fried et al., 2019). Les pratiques mises en place sur ces cultures sont aussi déterminantes dans la sélection des valeurs de traits fonctionnels. Les tailles des graines et des plantes sont généralement négativement corrélées à l'intensité du travail du sol (Fried et al., 2012; Gaba et al., 2017). Trichard et al. (2013) ont mis en évidence un impact fort du système de travail du sol en montrant que les communautés associées aux parcelles gérées en semis direct expriment une proportion de graminées et de vivaces plus importante. Un niveau de fertilisation important favorise la présence d'espèces plus nitrophiles (Hawes et al., 2010), tandis que l'application d'une diversité de molécules herbicides a un impact sur la composition des communautés (Markéta et al., 2018). La diversité de la rotation modifie également la richesse et l'abondance en adventices en sélectionnant des communautés plus riches et moins abondantes (Doucet et al., 1999). C'est également un des facteurs expliquant le plus la variation de composition des communautés adventices au sein d'une même culture (Ulber et al., 2009). Ces différentes pratiques agricoles, sélectionnant des espèces adventices présentant des valeurs de traits différentes, pourraient donc entraîner des fournitures différentes de (dis)services.

3.2.2 Effets de la localisation au sein de la parcelle

Les communautés adventices peuvent aussi varier en fonction de leur localisation au sein de la parcelle. Les communautés situées au niveau de l'interface des parcelles sont généralement plus diverses et davantage influencées par le paysage environnant (José-María et al., 2010), du fait de la plus grande proximité des interfaces avec les éléments semi-naturels et les parcelles voisines (Metcalf et al., 2019; Poggio et al., 2013). Cette zone d'interface se caractérise par la présence de perturbations fréquentes (mécaniques et chimiques) mais une compétition de la culture probablement plus faible (Perronne et al., 2014; Seifert et al., 2014). Les perturbations y sont généralement décrites comme étant moins intenses que dans le plein champ (Pinke et al., 2012), notamment parce que l'interface se trouve à une extrémité des matériels agricoles lors de leurs passages. L'intensité modérée des pratiques agricoles, la compétition pour la culture plus faible, ainsi que l'effet du paysage plus marqué, pourraient expliquer la biodiversité floristique plus importante observée dans cette zone (Alignier et al., 2012; Kleijn and van der Voort, 1997). C'est ce que suggère l'étude de Fried et al. (2009b) en démontrant que les interfaces contenaient aujourd'hui encore des espèces qui étaient présentes dans les parcelles dans les années 1970, mais qui ont aujourd'hui disparu dû à l'intensification

des pratiques. Ainsi, de par leurs caractéristiques, les interfaces peuvent être considérées comme des refuges pour des espèces en régression au sein des parcelles agricoles (José-María et al., 2013, 2010). De plus, les interfaces semblent également abriter des espèces végétales généralement observées dans les bordures herbacées (Cordeau et al., 2012a; Metcalfe et al., 2019). Par leur richesse et leur abondance plus importante, les communautés d'interface pourraient jouer un rôle important dans la fourniture de services écosystémiques à l'échelle de la parcelle ou d'un ensemble de parcelles. Cependant, les différences taxonomiques et fonctionnelles entre communautés d'interface et de plein champ ont été peu étudiées et méritent donc d'être analysées plus précisément.

3.3 Effets des conditions locales sur la variabilité intraspécifique des valeurs de traits fonctionnels

Au-delà des modifications de la distribution des valeurs de traits liées aux changements dans l'assemblage des espèces, les conditions locales peuvent également impacter la distribution des valeurs de traits de réponse au sein d'une espèce (Kazakou et al., 2014). Cette variabilité intraspécifique peut avoir des conséquences importantes sur les interactions écologiques (Bolnick et al., 2011). Ainsi, plusieurs auteurs recommandent d'utiliser des valeurs de traits mesurées dans des conditions proches du contexte de l'étude (Cornelissen et al., 2003; Lavorel and Garnier, 2002). En effet, Perronne et al. (2014) ont montré que les valeurs de trois traits fonctionnels (surface foliaire spécifique, hauteur et biomasse aérienne) de sept espèces adventices étaient différentes entre les individus situés au centre de la parcelle ou au niveau de l'interface. Borgy et al. (2016) ont également mis en évidence l'importance de la prise en compte de la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels dans l'étude de l'effet de successions culturales. Les traits d'effet des adventices peuvent également varier en fonction des conditions locales, ce qui peut impacter la fourniture de (dis)services. Par exemple, Fumanal et al. (2007) ont montré que la production de pollen et de graines par l'ambrosie à feuilles d'armoise était très variable et dépendante des conditions de croissance. Il est également connu que la synchronie de germination de l'adventice avec la culture a un impact important sur la compétition de l'adventice et sur sa production de graines (Awan and Chauhan, 2016). Ainsi, plus l'adventice germera tard par rapport à la culture, plus son cycle de développement sera court, sa biomasse *a priori* faible et donc sa production de graines faible. La localisation au sein de la parcelle impacte également la variabilité intraspécifique des traits fonctionnels, comme l'ont mis en évidence Rotchés-Ribalta et al. (2020a) concernant la biomasse reproductive. En effet, ils ont montré que la densité de blé avait un impact négatif sur la taille et la biomasse des

adventices et que la croissance est plus rapide en l'absence de culture. La quantité et la qualité de lumière et d'azote disponible ont un effet sur le développement phénologique des adventices, pouvant impacter leur survie, comme l'ont montré Mahoney et Swanton (2008) sur le chénopode blanc. Enfin, la période de floraison d'une espèce adventice peut être modulée par la qualité de la lumière reçue (Cerdán and Chory, 2003), elle-même dépendante du type de culture et de la localisation au sein de la parcelle.

4. Etat de lieux des études analysant simultanément la contribution des adventices à un ensemble de (dis)services

De nombreuses études ont mis en avant l'intérêt que peuvent avoir les adventices dans la fourniture d'un ou plusieurs services, tels que le maintien des populations de pollinisateurs (Bretagnolle and Gaba, 2015; Carvalheiro et al., 2011; Nicholls and Altieri, 2013), ou d'ennemis naturels (Schumacher et al., 2020; Smith et al., 2020; Wilson et al., 1999), mais peu ont quantifié la valeur de ces services. L'abondance en adventices est même parfois simplement considérée comme un indicateur de nuisibilité (Herzog et al., 2019). Comme détaillé précédemment, Blaix et al. (2018) ont identifié 129 articles mettant en évidence le rôle des adventices dans la fourniture de services écosystémiques. Beaucoup moins d'études ont cherché à quantifier la contribution des adventices à un ensemble de services, et très peu d'études ont tenu également compte des potentiels disservices. La nécessité de mettre en relation les bénéfices obtenus et le coût de la compétition par les adventices était d'ailleurs l'une des conclusions de la revue bibliographique réalisée par Blaix et al. (2018). On peut cependant citer les travaux de :

- **Mézière et al. (2015a)** qui ont estimé la contribution de 26 systèmes de culture à la fourniture de 10 (dis)services via un modèle incluant des indicateurs de services. A partir de ces indicateurs, ils ont identifié 5 profils de bouquets de services qu'ils ont caractérisés selon les pratiques mises en place grâce à un arbre de régression. Ils ont ainsi identifié que les systèmes avec peu ou pas de travail du sol permettaient à la fois d'avoir peu de disservices et beaucoup de services. Cependant, leur modèle n'inclut qu'un nombre limité d'adventices et ils ne se sont intéressés qu'à l'échelle de la parcelle.
- **Gaba et al. (2020)** ont mesuré 10 fonctions liées aux services de pollinisation, de contrôle biologique et de fertilité du sol au sein de 184 parcelles d'agriculteurs. Ils ont ensuite relié les combinaisons de services à la structure des communautés adventices (richesse, abondance) et au rendement de la culture. La multifonctionnalité est ici

caractérisée en utilisant la méthode de seuil minimum (en utilisant plusieurs seuils). Ils ont ainsi montré que la richesse en adventices était fortement associée à la multifonctionnalité, tandis que cette dernière n'avait pas d'effet sur le rendement. Cependant, ils se sont ici aussi intéressés seulement à l'échelle de la parcelle et n'ont évalué la fourniture de services qu'à l'échelle annuelle.

De nombreux aspects ne sont donc pas traités dans ces études, malgré leur importance. Ces deux études se focalisent seulement à l'échelle de la parcelle et n'intègrent pas l'échelle du territoire (assemblage de parcelles gérées plus ou moins différemment). Elles étudient la provision en plein champ et ne tiennent pas compte de l'hétérogénéité intra-parcellaire et notamment de l'interface. De plus, elles n'intègrent pas la stabilité de la provision de service au cours de l'année culturale ou de la succession de cultures.

5. Objectif de la thèse et plan du manuscrit

5.1 Problématique et questions de recherche

Cette revue de la littérature met en évidence que les adventices jouent un rôle important dans le fonctionnement des agroécosystèmes en contribuant à la fourniture de nombreux services écosystémiques. Elle montre aussi que les conditions environnementales et les pratiques agricoles mises en place ont potentiellement un impact fort sur la fourniture des différents (dis)services. Elle indique enfin, que très peu d'études ont simultanément quantifié différents services fournis par la flore adventice et encore plus rarement analysé l'impact de la gestion agricole sur ces services. Dans cette thèse, notre objectif est d'**évaluer les (dis)services et les compromis entre (dis)services en réponse à la gestion agricole mise en œuvre par des agriculteurs sur un territoire, à différentes échelles de temps et d'espace.**

Pour cela, nous allons étudier l'effet des pratiques agricoles sur la valeur d'un ensemble de (dis)services rendus au travers de la modification des communautés adventices (schéma de la thèse en Figure 10). En effet, les pratiques mises en place par l'agriculteur influencent les communautés adventices et leur développement à la fois au niveau de l'interface et du plein champ des parcelles. Les communautés adventices devraient alors contribuer différemment à la fourniture des services et disservices, selon les pratiques mises en place et leur localisation dans la parcelle. Ce schéma soulève alors plusieurs sous-problématiques :

- L'impact d'une pratique agricole sur la communauté adventice est-il dépendant de la combinaison des pratiques mises en place (c'est-à-dire de la stratégie agricole) ?

- Qu'est-ce qui caractérise les communautés d'interface, d'un point de vue taxonomique et fonctionnel, par rapport à celles de plein champ ? Répondent-elles de la même manière aux effets des stratégies agricoles ?
- Dans quelle mesure la phénologie des espèces adventices, et donc leur contribution aux (dis)services, est impactée par la culture en place et la localisation au sein de la parcelle (interface ou plein champ) ?
- Comment évaluer la contribution des espèces à la fourniture d'un ensemble de (dis)services ? Quelles caractéristiques et traits fonctionnels sont importants ?
- Quelles synergies ou compromis observe-t-on entre les différents (dis)services ? Ces relations se maintiennent-elles aux différentes échelles d'espace (localisation intra-parcellaire, parcelle, petit territoire) et de temps (intra-annuelle, annuelle, pluri-annuelle) ?

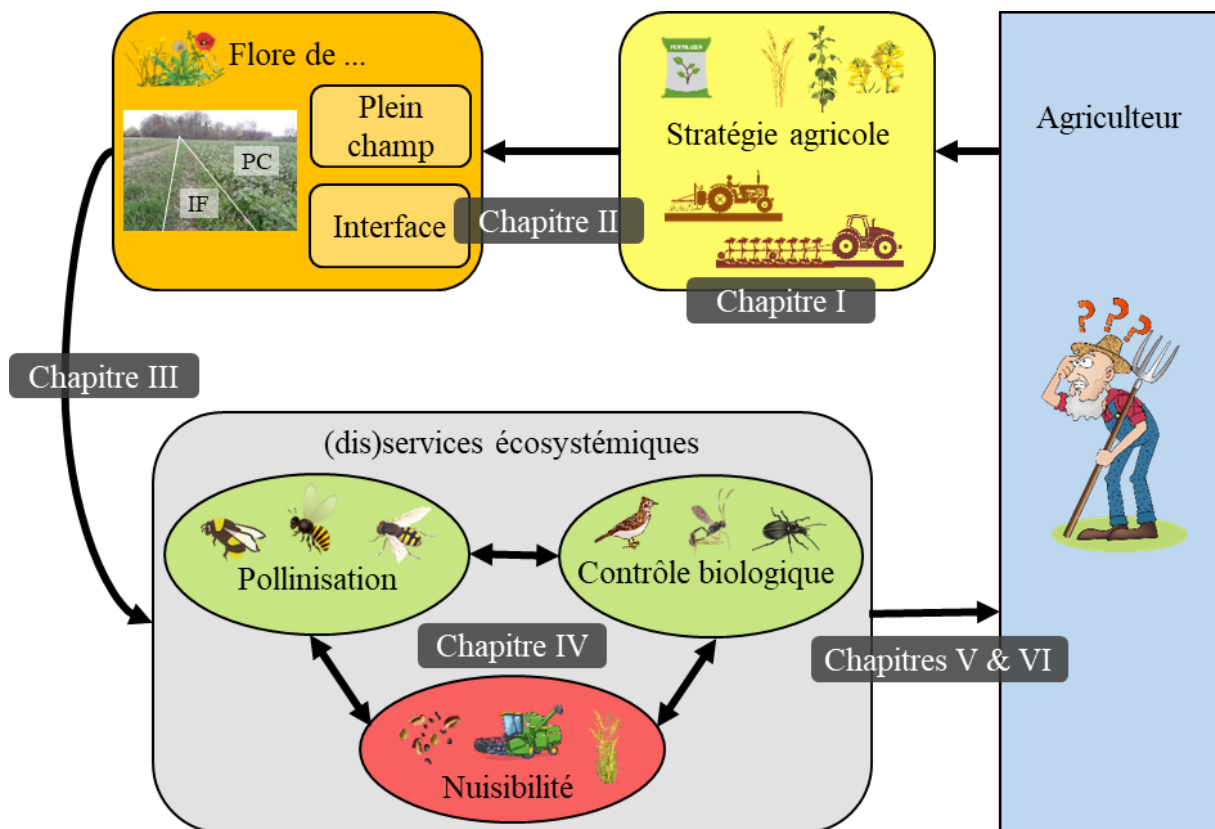


Figure 10 : Schéma représentant la problématique générale de la thèse. L'objectif est d'appréhender l'effet de la gestion agricole sur la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services écosystémiques. Cette étude a été décomposée en six étapes clefs, correspondant aux six chapitres de la thèse.

5.2 Organisation du manuscrit de thèse

Pour répondre à ces questions, nous avons décomposé le travail en différentes étapes permettant progressivement de relier l'effet des pratiques agricoles mises en place par l'agriculteur à la fourniture de (dis)services écosystémiques par les adventices (Figure 10).

- **Dans le chapitre I**, nous allons développer une méthodologie permettant d'identifier des groupes de parcelles (appelés stratégies agricoles) présentant des combinaisons de pratiques agricoles similaires (à l'échelle de la culture et de la succession). Ces stratégies agricoles représentent alors des combinaisons cohérentes de pratiques mises en place par les agriculteurs afin de répondre à leurs objectifs. Nous allons ensuite évaluer l'intérêt de la prise en compte de la stratégie agricole lors de la quantification de l'effet d'une pratique agricole sur les adventices. Nous faisons ici l'hypothèse qu'il existe plusieurs stratégies agricoles dans la situation de production étudiée. Nous émettons aussi l'hypothèse que l'effet d'une pratique agricole (par ex. l'utilisation d'herbicide) est dépendant des autres pratiques déjà mises en place.
- **Dans le chapitre II**, nous nous intéresserons à la caractérisation des communautés adventices de l'interface des parcelles, d'un point de vue taxonomique et fonctionnel. Nous chercherons à identifier en quoi elles diffèrent des communautés de plein champ et dans quelle mesure elles sont modulées par la stratégie agricole. Nous faisons l'hypothèse que les communautés d'interface sont composées à la fois d'espèces présentes dans le plein champ et uniquement observées en interface. Nous faisons également l'hypothèse que les communautés associées à des stratégies différentes sont plus similaires au niveau de l'interface que du plein champ, révélateur que les pratiques agricoles sont moins intenses en interface qu'en plein champ.
- **Dans le chapitre III**, nous nous focaliserons ensuite sur le développement phénologique des espèces adventices, en interface et en plein champ, de plusieurs types de cultures. Nous étudierons notamment si les succès de floraison et de grenaison des espèces, ainsi que la quantité de graines et de fleurs produites par plante sont différents suivant la localisation au sein de la parcelle et la culture mise en place. Nous supposons que les succès et les niveaux de production seront plus élevés au niveau de l'interface et décalé dans le temps par rapport au plein champ. Nous faisons l'hypothèse que les espèces auront des succès et des niveaux de productions de fleurs et de graines différents

en fonction de leur capacité compétitive et de la synchronie de leur cycle de développement avec celui de la culture.

- **Dans le chapitre IV**, nous nous focaliserons sur le développement d'indicateurs de (dis)services d'une grande gamme d'adventices. Pour cela, nous identifierons les traits fonctionnels des adventices qui jouent un rôle majeur dans les services et disservices identifiés. Grâce à ces indicateurs, nous allons ensuite étudier les combinaisons de (dis)services associées aux espèces adventices, ainsi que l'impact des traits de réponse des espèces, de la culture et de la localisation sur ces combinaisons. Nous faisons ici l'hypothèse que globalement les services et disservices seront positivement corrélés car ils sont tous associés au succès de survie et à la biomasse de la plante. Nous émettons l'hypothèse que les espèces en capacité de fournir des services sans trop de disservices ont une taille inférieure à la culture, et sont en mesure de produire des fleurs/graines avant la fin du cycle de la culture. Enfin, nous faisons l'hypothèse que les valeurs de services et de disservices des espèces devraient être plus élevées en interface, du fait de la plus faible compétition de la culture.
- **Dans le chapitre V**, nous allons nous intéresser à l'échelle des communautés annuelles. Pour cela, nous allons évaluer l'effet de la culture et de la stratégie agricole sur la valeur et la variabilité intra-annuelle des proxys à l'échelle de la parcelle (somme de l'interface et du plein champ). Nous évaluerons ensuite les bouquets de services et les compromis fournis par les communautés adventices associées aux différentes cultures. Nous nous intéresserons également à l'effet des cultures et des stratégies sur la contribution des interfaces à la valeur et la stabilité des (dis)services. Nous faisons ici l'hypothèse que les cultures les moins compétitives et avec des écartements de semis importants contribuent davantage à la fourniture de services. Nous faisons également l'hypothèse que les interfaces ont une contribution différente du plein champ (en termes de quantité et de période) et qu'elles sont moins sensibles aux effets de la culture et de la stratégie. Elles devraient donc avoir une contribution très importante dans les cultures les plus compétitives et les stratégies les plus intensives.
- **Enfin, dans le chapitre VI**, nous analyserons l'effet des différentes stratégies agricoles sur les compromis entre (dis)services à l'échelle de la succession culturale au sein de la parcelle et du petit territoire agricole de Fénay. A l'échelle de la parcelle nous allons nous intéresser à l'effet de la stratégie agricole sur la valeur moyenne des proxys au

cours de 6 années et leur variabilité inter-annuelle. A l'échelle du territoire, nous allons simuler différents assemblages de parcelles composés d'un nombre variable de stratégies agricoles et en différentes proportions. Le nombre de parcelles, et donc la proportion d'interface, sera également modifié. Nous faisons ici l'hypothèse que les stratégies les plus diversifiées contribuent à davantage de services et de manière plus stable. Nous supposons également que les territoires ayant les meilleures combinaisons de (dis)services sont composés majoritairement des stratégies ayant les meilleures combinaisons de services (c'est-à-dire les stratégies diversifiées) et par une proportion d'interface importante.

Tout au long de ces six chapitres nous allons donc nous intéresser à différents niveaux d'organisation spatiales et temporelles, allant de l'organe à l'assemblage de parcelles et de la période intra-annuelle à la succession culturale. Le positionnement des six chapitres dans cet espace spatio-temporel est présenté en Figure 11.

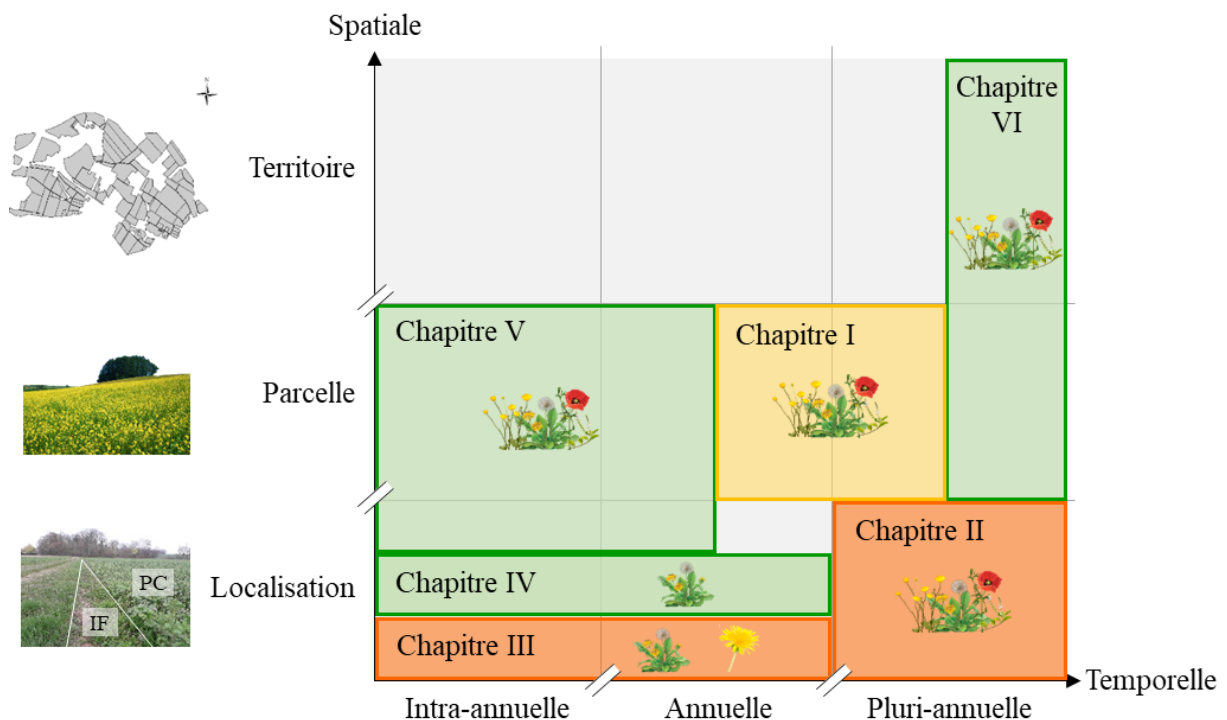


Figure 11 : Représentation des différentes échelles spatiales et temporelles étudiées au sein des six chapitres de la thèse. Le chapitre en jaune s'intéresse à la caractérisation des stratégies agricoles, les chapitres en orange aux communautés adventices, tandis que les chapitres en vert s'intéressent à la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services écosystémiques. Les illustrations à l'intérieur des chapitres représentent les niveaux d'organisation étudiés (organe, plante et communauté).

Matériels et méthodes de la thèse



1. Zone d'étude : plateforme paysagère de Fénay

La zone de Fénay (<https://cutt.ly/gg5G9lh>) est une zone d'étude de parcelles agricoles située à une vingtaine de kilomètres au sud-est de Dijon (47°13'N, 5°03'E). La zone est constituée d'environ 950 ha de parcelles contiguës dans un contexte péri-urbain (Figure 12). Elle se situe sur le territoire de 8 communes (Fénay, Saulon-la-rue, Saulon-la-chapelle, Bretenières, Ouges, Barges, Périgny et Gevrey-Chambertin) et à une altitude allant de 210 à 240 m. Le climat est de type continental avec une température moyenne de 10.7°C et des précipitations de 744 mm par an en moyenne, principalement réparties en automne et en hiver (Figure 13).

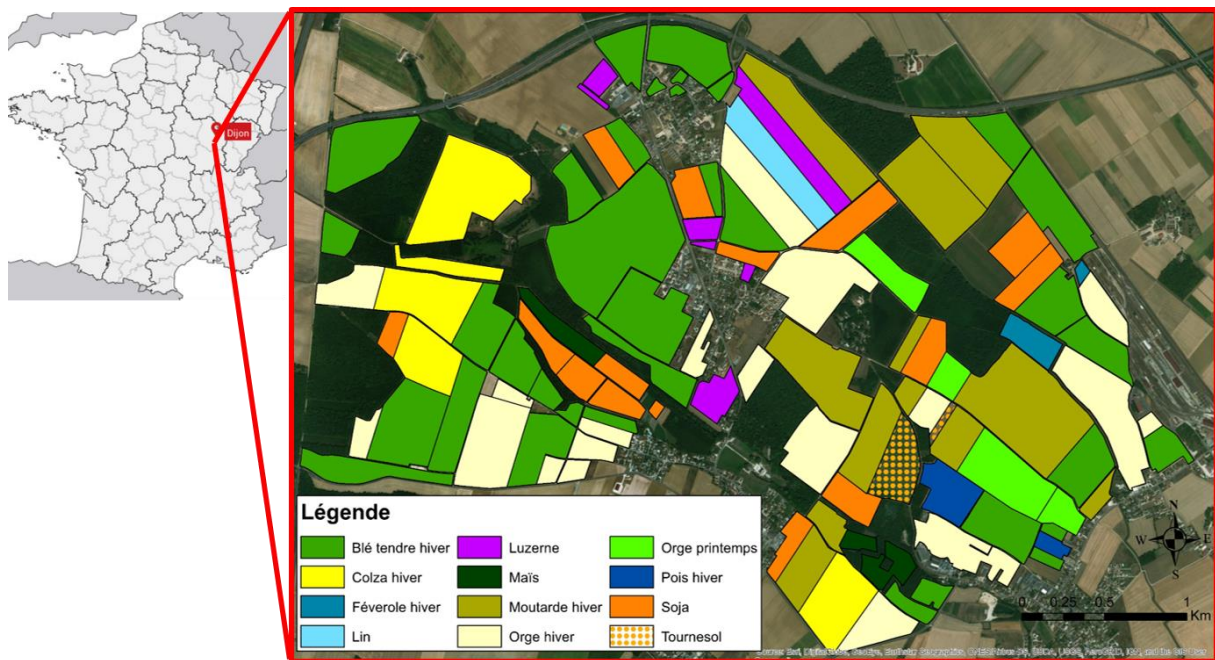


Figure 12 : Localisation de la zone de Fénay et assolement présent en 2019.

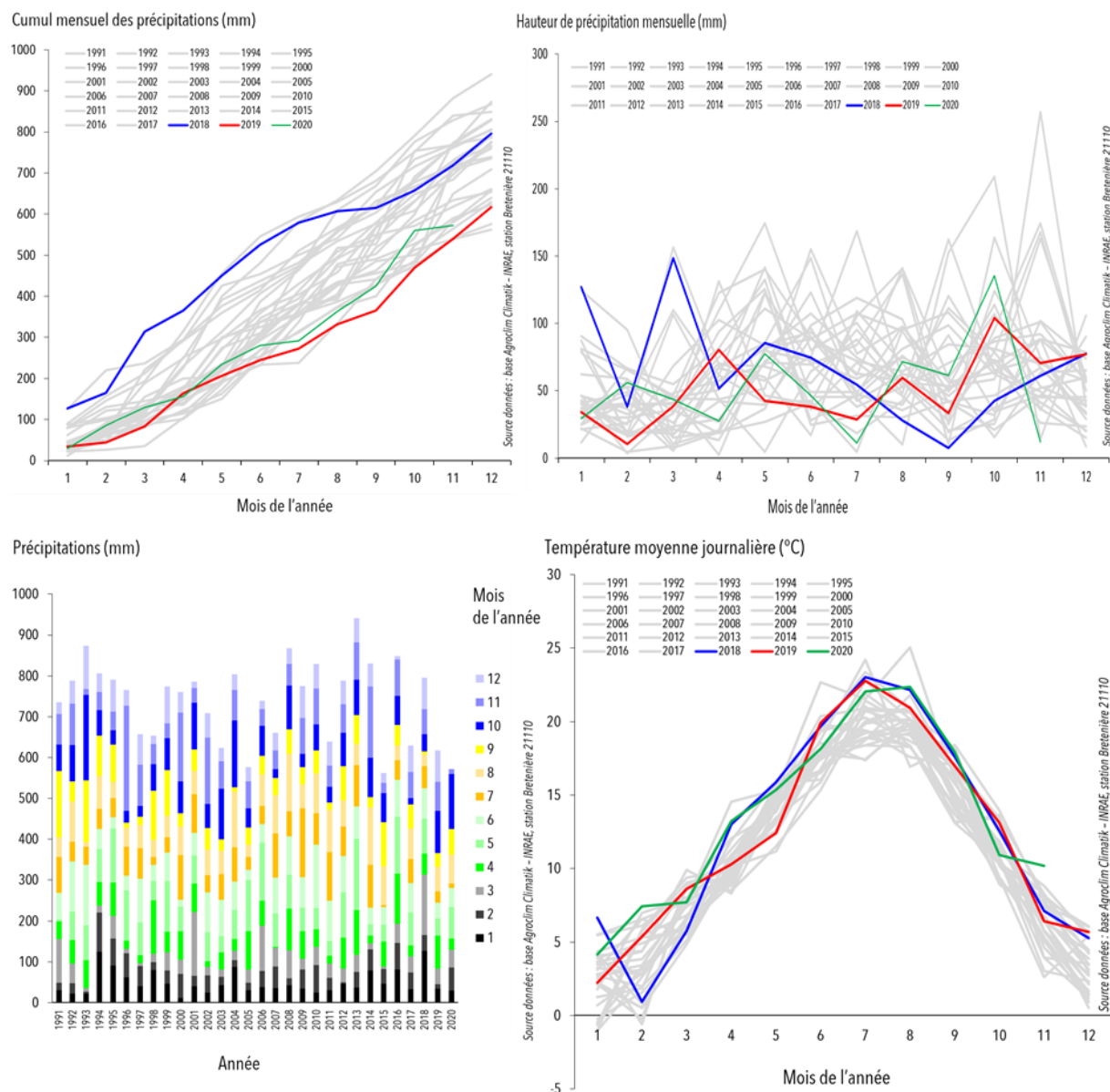


Figure 13 : Données météorologiques de 1991 à 2020 provenant de la station INRAE de Bretenière, proche de la zone de Fénay.

On considère que le type de sol est relativement homogène sur la zone avec une prédominance de sol argilo-calcaire et des dépôts alluviaux le long de la rivière « cent-font » (terrains appelés « pâtis »). La teneur en argile y est donc plutôt importante avec une majorité des parcelles ayant un taux compris entre 30 et 40% (Figure 14). En 2019, 24 exploitations étaient présentes sur la zone (Figure 15), avec cependant plusieurs exploitations ne possédant qu'une seule parcelle, parfois très petite (les exploitations 3, 11, 13, 18, 26, 29, 34). Ainsi, la majorité de la zone est cultivée par 7 exploitations (4, 6, 12, 14, 15, 16 et 22 représentent la majorité de la surface).

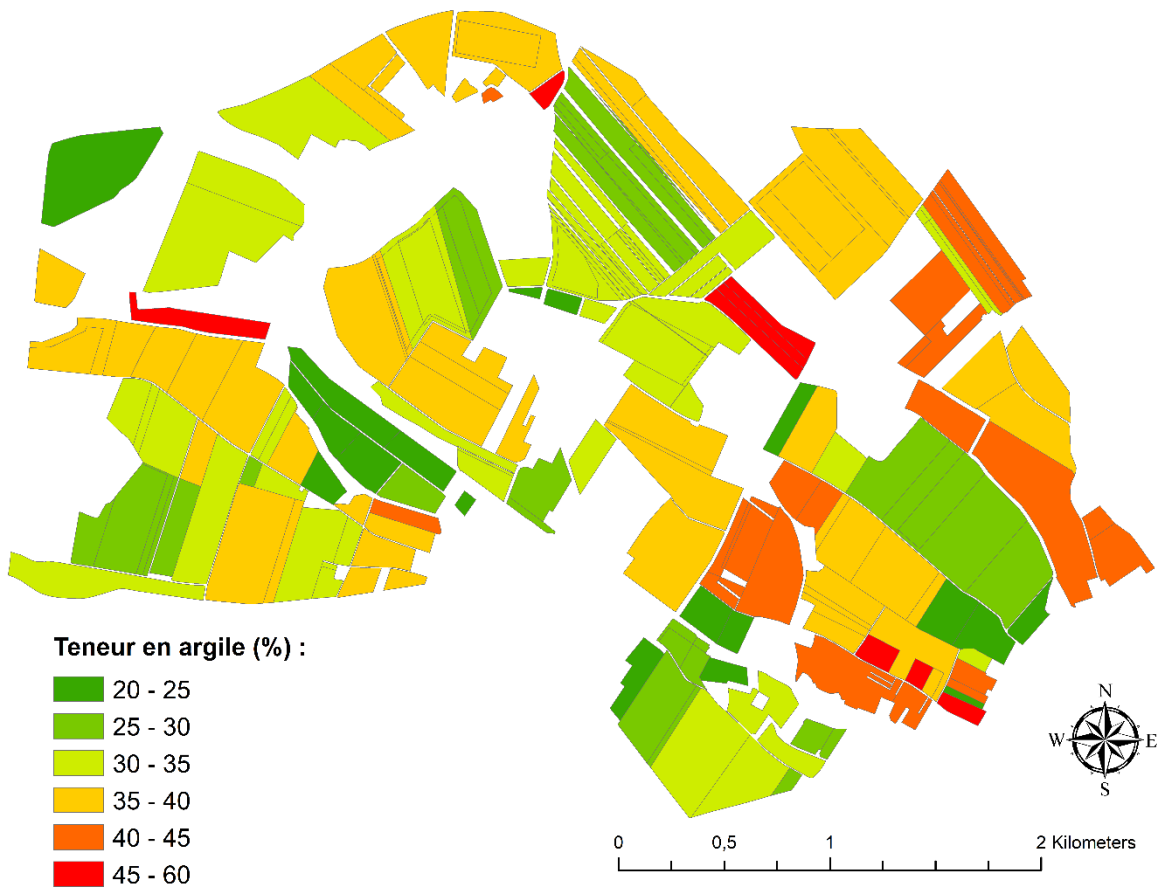


Figure 14 : Teneur moyenne en argile des parcelles de la zone de Fénay d'après les échantillons de sol obtenus lors d'une campagne de prélèvements de sol en 2008.

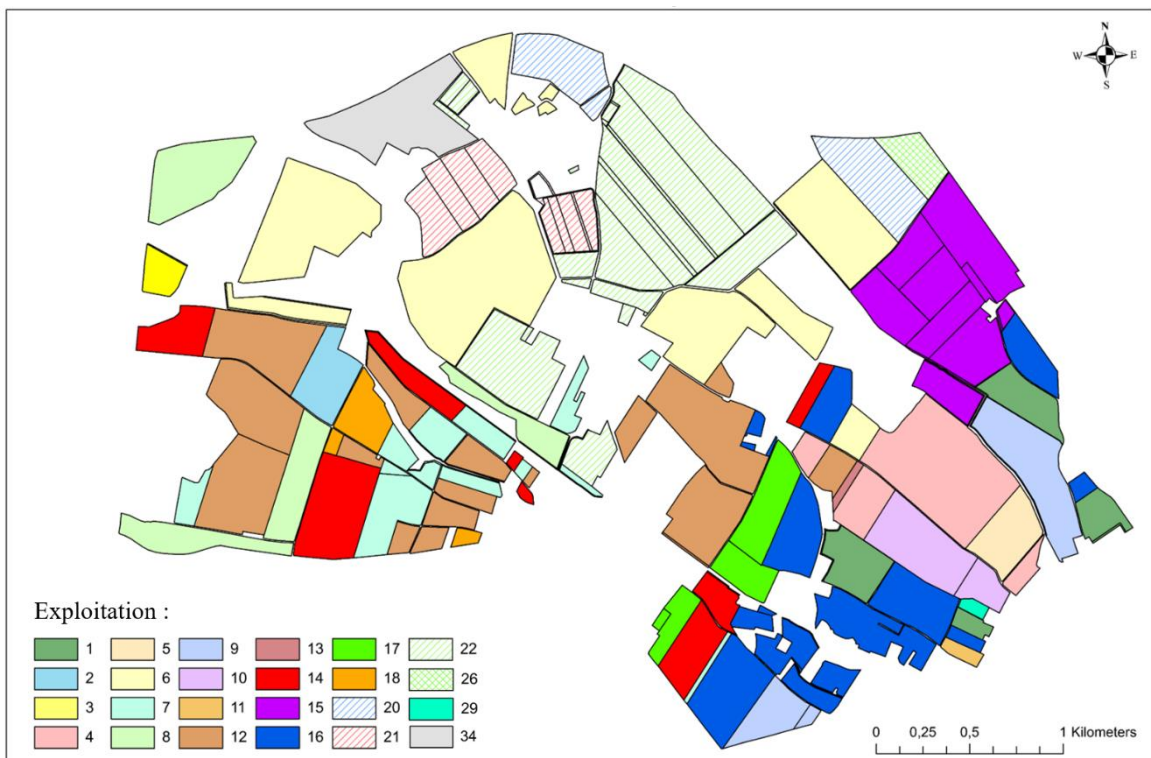


Figure 15 : Répartition des parcelles agricoles entre les 24 exploitations présentes sur la zone de Fénay en 2019.

2. Pratiques agricoles

Depuis 2004, des entretiens sont réalisés avec les agriculteurs tous les ans pour documenter l'ensemble des interventions mises en place sur les parcelles de la zone (par ex. le travail du sol, le semis, les désherbages ou encore la fertilisation). Chaque intervention est caractérisée par sa date d'application, le matériel utilisé, le type d'intrant et la quantité apportée, le cas échéant.

Dans la région, les étés sont globalement chauds et secs ce qui explique une prédominance des cultures d'hiver (Figure 16). La rotation locale dominante est colza-blé-orge (d'hiver ou de printemps). Le blé représente ainsi 30 à 40% de la surface chaque année, l'orge (hiver et printemps) de 15 à 30% et le colza 15 à 20%. Les successions culturales incluent cependant des cultures de diversification, avec la majorité des successions contenant 5 à 6 cultures différentes observées sur la période 2004-2016 (Figure 17). Jusqu'en 2007 (dernière année avant la fermeture de la sucrerie d'Aiserey), 15 à 20% de la sole était consacrée à la betterave sucrière. L'arrêt de la betterave en 2008 a entraîné des changements importants dans la répartition des cultures avec une augmentation des surfaces de colza et d'orge. L'orge de printemps a régressée avec la progression de l'orge d'hiver en surface (Figure 16), ce qui s'explique par (i) la disparition de la betterave qui offre la possibilité de semer l'orge à l'automne ; (ii), l'obligation de la mise en place de CIPAN (culture intermédiaire piège à nitrates) avant les cultures de printemps/été, qui sont très peu pratiqués dans la zone à cause des étés très secs ; et (iii) par des printemps relativement secs qui pénalisent davantage l'orge de printemps que l'orge d'hiver. L'arrêt de la betterave est survenu juste avant l'obtention de l'Indication Géographique Protégée « Moutarde de Bourgogne » en 2009, qui a entraîné une forte augmentation des surfaces de moutarde (de 1,2% en 2005 à 13,8% en 2016). Des parcelles de pomme de terre et d'oignon étaient régulièrement présentes sur la zone, mais comme ce fut le cas pour la betterave, la disparition des filières a entraîné l'arrêt de ces cultures après 2014. Ces trois cultures nécessitent de l'irrigation et leur disparition sur la zone a donc conduit les agriculteurs à vendre leurs systèmes d'irrigation. **Ce contexte économique a donc provoqué une simplification de l'assolement avec une proportion de plus en plus importante de cultures semées à l'automne. Les cultures de diversification représentent 10 à 20% de la zone suivant les années.** Parmi les cultures de diversification qui sont encore présentes aujourd'hui, on peut notamment citer le soja, le tournesol et le maïs. Ce dernier est principalement cultivé par une exploitation afin de nourrir un élevage porcin. Jusqu'en 2012, le tournesol était la principale culture estivale présente sur la zone, mais depuis, la proportion de

soja ne cesse d'augmenter et le tournesol devient de plus en plus rare. Ce changement est dû en partie au plafonnement et à la forte variabilité des rendements obtenus en tournesol.

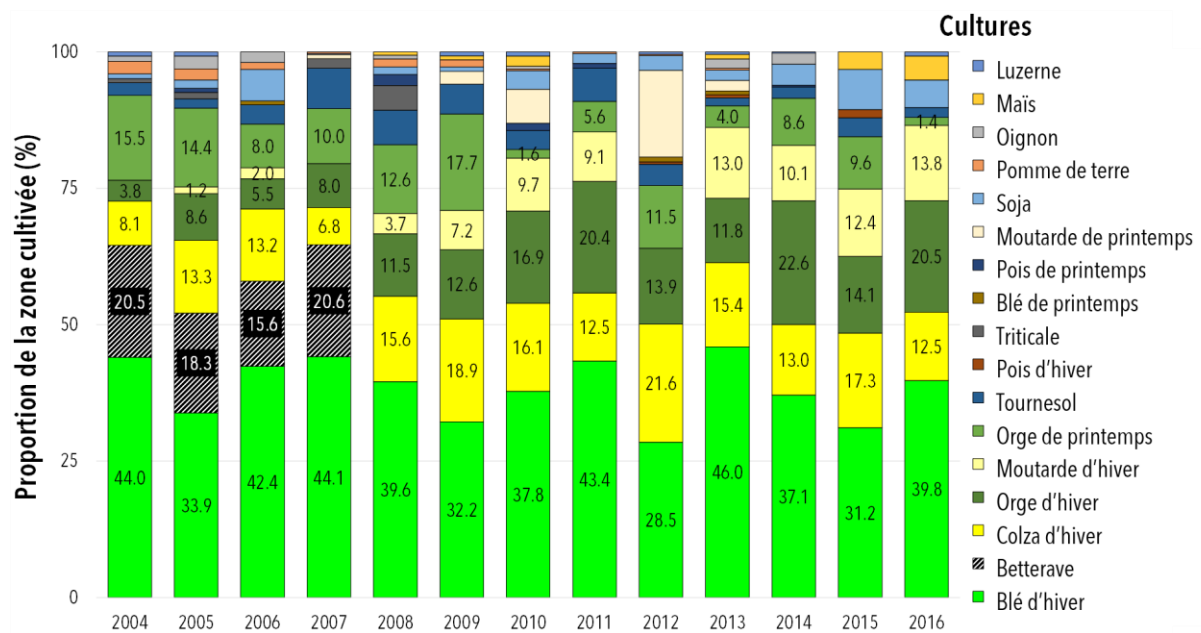


Figure 16 : Évolution des assolements (% de la surface cultivée chaque année sur les 950 ha) de la zone de Fénay, France (47°13 N, 5°03 E), sur la période 2004-2016.

Les pratiques agricoles ont également évolué depuis 2004, en partie suite à des changements d'exploitants. En effet, certaines parcelles ont été échangées entre exploitants, certains exploitants sont également partis en retraite et leurs parcelles ont été reprises par un membre de la famille ou une personne extérieure. Cela a aussi entraîné une perte de parcelles agricoles de grandes cultures, qui ont été converties à une autre utilisation (prairie, maraîchage, terrain constructible). Les systèmes de culture ont également été impactés par ces changements, notamment depuis 2010. Ainsi, bien qu'historiquement le labour soit une pratique courante (Figure 17), certaines exploitations ont adopté une réduction de la fréquence de labour, voire la mise en place de système en travail du sol sans labour ou en semis direct opportuniste. Certaines exploitations se sont également converties en agriculture biologique, ce qui a entraîné l'apparition de nouvelles cultures de diversification, comme la luzerne ou la féverole.

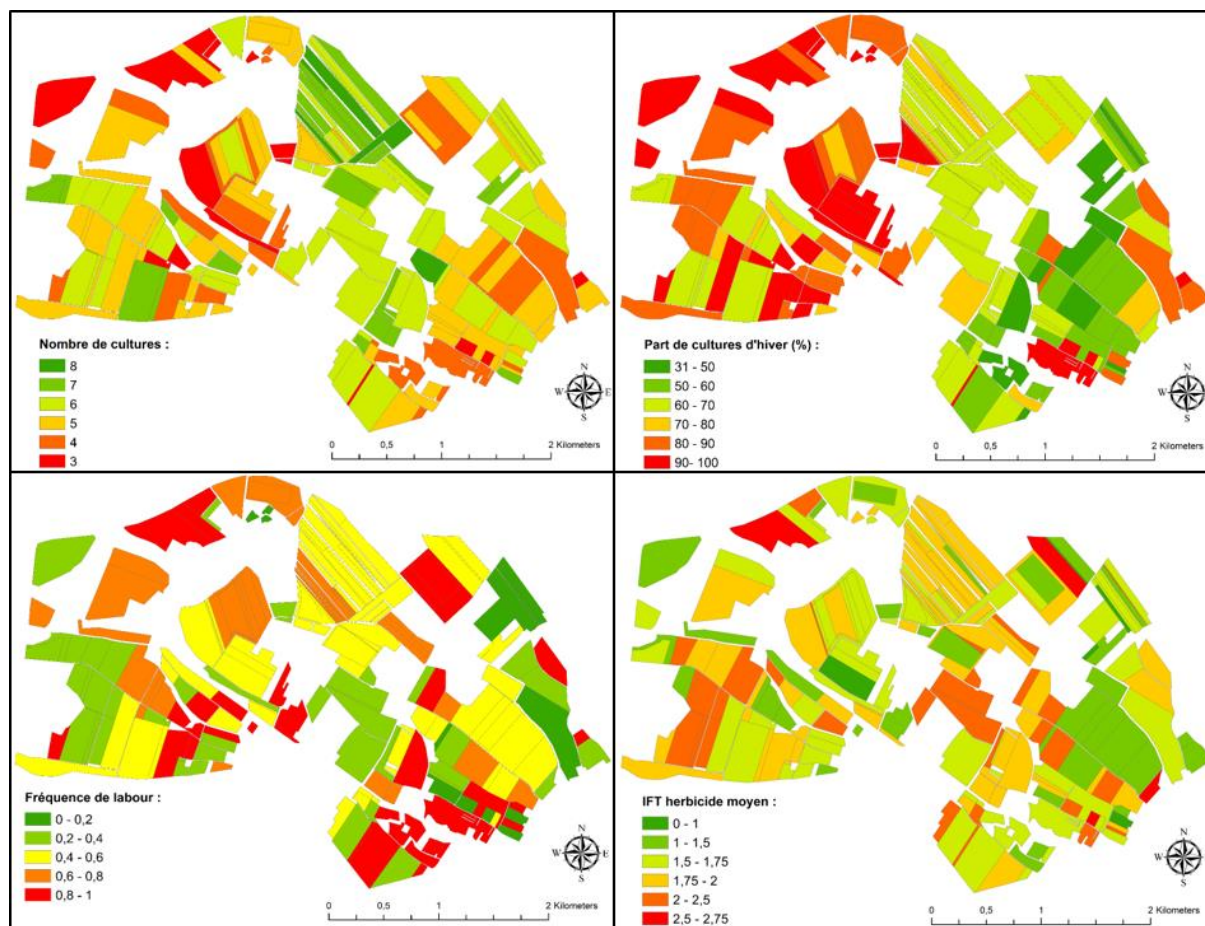


Figure 17 : Description des pratiques agricoles moyennes mises en place sur les parcelles de la zone de Fénay de 2004 à 2016. IFT : indice de fréquence de traitement. Ces cartes ont une valeur descriptive/ factuelle, et pas de valeur explicative.

3. Flore adventice : relevés floristiques et données collectées

Entre 2008 et 2013, des relevés de flore ont été réalisés chaque année en plein champ et en interface de 97 parcelles (Figure 18). Le plein champ correspond à l'intérieur de la parcelle où la culture est présente, que l'on considère homogène en termes de flore au-delà des 20 premiers mètres depuis le bord de la parcelle. L'interface correspond quant à elle à la zone perturbée localisée entre la bande herbacée pérenne et la première ligne de semis de la culture. Bien que subissant des perturbations fréquentes, leur intensité est généralement plus faible en interface car elles sont moins bien appliquées. En effet, le travail du sol n'y est pas toujours systématique et l'épandage d'engrais et de produits phytosanitaires peut y être moindre, car en bout de rampe. De plus, la compétition de la culture y est également moins intense car seulement présente sur un côté de l'interface. Enfin, sa proximité de la bordure extérieure (par ex. haie, bande enherbée, bordure herbacée, chemin) rend cette zone plus sensible aux interactions avec le paysage environnant.

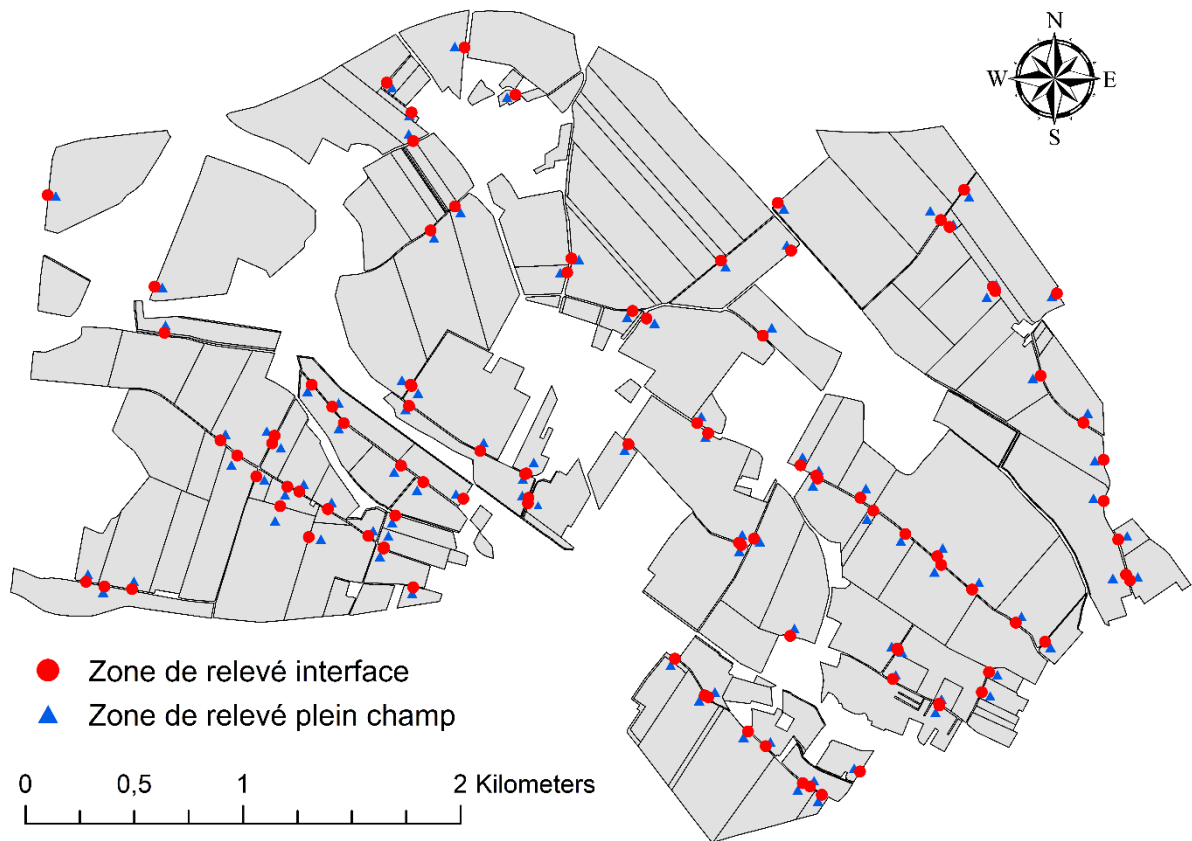


Figure 18 : Localisation des 97 zones de relevé de flore de plein champ et d’interface suivies de 2008 à 2013.

Au niveau du plein champ, les relevés de flore sont réalisés au sein d’une zone homogène en termes de type de sol de 2000 m² (40 * 50 m), localisée à plus de 20 m de la bordure, au sein de laquelle les expérimentateurs réalisent un parcours en « W » (Figure 19). Ils identifient alors toutes les plantes qu’ils rencontrent (à l’échelle de l’espèce si possible) puis leur attribuent une note d’abondance suivant l’échelle de Barralis (1976) contenant six classes : un individu observé, <1 individu.m⁻², 1–2, 3–20, 21–50, et >51 individus.m⁻², cette dernière classe étant souvent bornée à 100 individus.m⁻². Au sein de l’interface, et à la même date, la même méthode est mise en place le long d’un linéaire de 50 m localisé en face de la zone de 2000 m² (Figure 19). Les dates de relevés ont été déterminées afin d’être placées après la majorité des interventions de désherbage, sans en avoir la certitude, car les relevés sont réalisés avant la récupération des interventions mises en place par les agriculteurs. Dans tous les cas, il est possible de le savoir *a posteriori*. Ainsi les relevés sont réalisés début mars pour les cultures d’hiver, mi-avril pour les cultures de printemps et début juin pour les cultures d’été.

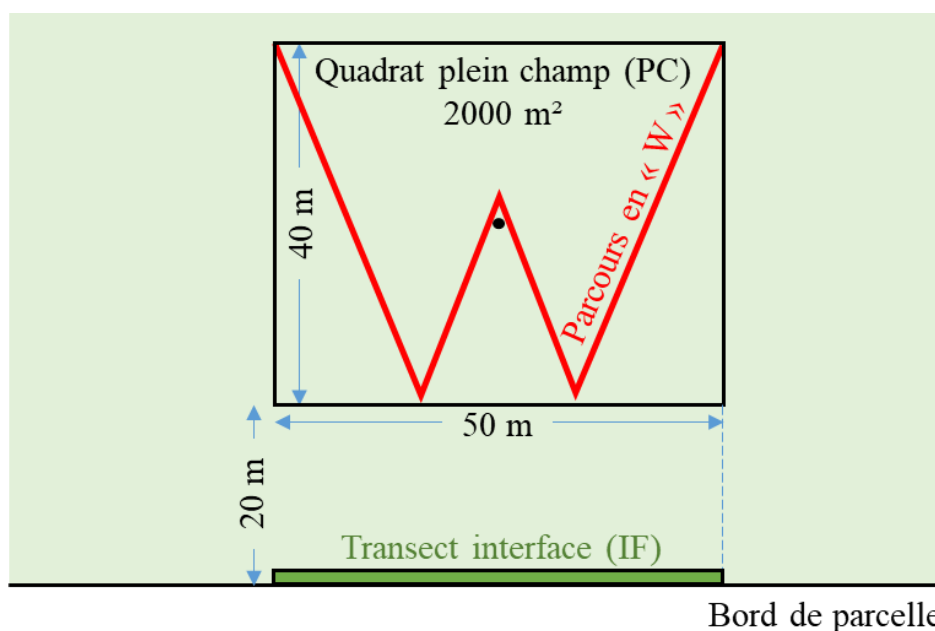


Figure 19 : Schéma descriptif des zones de relevé de flore localisées dans le plein champ et dans l'interface des parcelles.

4. Données récoltées au cours de la thèse

En complément de ces données, qui étaient déjà disponibles au commencement de ma thèse, plusieurs bases de données ont été acquises au cours des trois années afin de répondre plus spécifiquement à la problématique de la thèse. La Figure 20 resitue ces acquisitions dans le schéma général de la thèse.

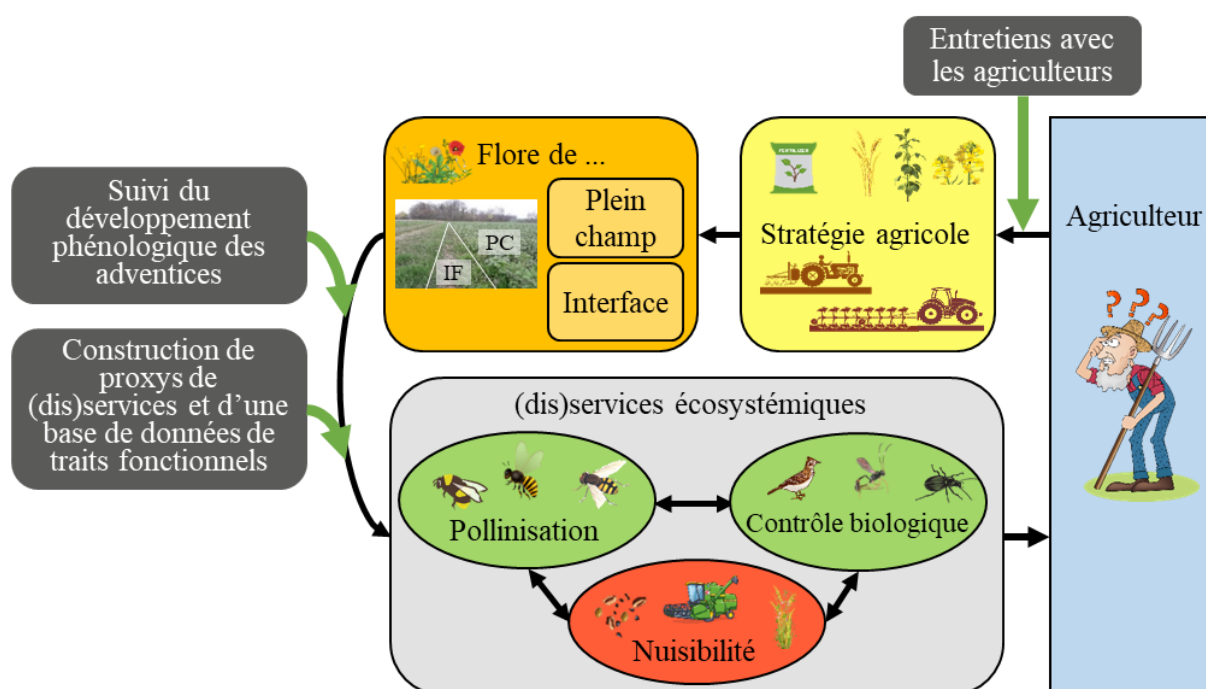


Figure 20 : Localisation au sein du schéma général de la thèse, des différentes étapes de récolte de données mises en place au cours de la thèse.

4.1 Entretiens avec les agriculteurs de la zone

Après avoir caractérisé les stratégies agricoles mises en place sur la zone de Fénay via des analyses de données (chapitre I), des entretiens ont été réalisés auprès de 11 agriculteurs (Figure 20) cultivant la majeure partie de la zone (66% de la surface de la zone). L'objectif principal de ces entretiens étaient de valider la démarche mise en place et les résultats obtenus, en les confrontant aux regards et à l'analyse des agriculteurs. Un second objectif était de comprendre les raisons de la mise en place de ces stratégies, notamment lorsque plusieurs stratégies étaient présentes sur la même exploitation. Enfin, ces entretiens ont permis de mieux cerner la perception qu'ont les agriculteurs de la flore adventice et la propension qu'ils ont à la gérer (objectifs). L'entretien se décomposait en quatre parties :

- la vision de l'agriculteur par rapport aux pratiques qu'il met en place. Dans cette première partie, les agriculteurs ont ainsi été questionnés sur les successions culturales et les pratiques qu'ils mettaient en place et les objectifs ou les raisons des différentes interventions. Des questions plus précises se sont intéressées aux leviers de gestion des adventices qu'ils mobilisent. Une potentielle évolution des pratiques mises en place depuis 2004 a été évoquée et si elle a eu lieu les raisons de ces changements ont été prospectées.
- sa perception générale des adventices (bénéfiques et nuisibilités). Cette partie visait quant à elle à évaluer la perception de nuisibilité qu'avait l'agriculteur d'un ensemble de relevés de flore fictifs, variant par leur composition, richesse, abondance et équitabilité. Ce questionnaire se basait sur un travail d'enquête réalisé à l'échelle nationale sur la perception qu'ont les agriculteurs des aspects positifs et négatifs des adventices (Cordeau and Schwartz, 2019).
- la vision et l'importance qu'il accorde à la flore des interfaces. Cette partie visait à savoir si l'agriculteur appliquait des pratiques particulières au niveau des interfaces, pour gérer la flore par exemple, et si oui, pour quelles raisons. De plus, les discussions permettaient d'identifier si l'agriculteur se basait sur la composition de la flore d'interface pour décider de la gestion de ses parcelles.
- la confrontation de nos résultats à son analyse. Enfin, dans cette dernière partie, les résultats de la caractérisation des stratégies agricoles étaient présentés à l'agriculteur et il lui était demandé s'il les trouvait cohérents au regard de la perception qu'il avait de ses pratiques, et s'il voyait des explications aux potentielles différences observées avec

la classification proposée. Les raisons de la mise en œuvre de plusieurs stratégies au sein de ses parcelles étaient également sondées.

4.2 Suivi du développement phénologique des adventices

Dans le chapitre III, nous avons comme objectif de mieux connaître le devenir des plantules observées pendant les relevés de flore annuelle. En effet, les opérations de désherbage laissent une flore résiduelle, dont le devenir (probabilité de floraison et grenaison, date de floraison et grenaison) dépend de nombreux facteurs (culture, habitat...). Afin de déterminer le développement des adventices après la date du relevé de flore annuel (réalisé comme indiqué ci-dessus, souvent juste après les dernières opérations de désherbage), un suivi phénologique des adventices de la date du relevé de flore jusqu'à la récolte de la culture (6 à 7 sessions) a été réalisé (Figure 20). Ce suivi a fait l'objet d'un stage de Master 2 (Camille Zuccolo, Uni. Lorraine, Nancy) que j'ai encadré en 2019. Lors du relevé de flore annuel, nous avons identifié au sein des pleins champs et des interfaces, des zones d'un mètre carré (appelés « patches ») contenant les adventices que nous avons identifiées, par analyse des jeux de données collectées par le passé, comme fréquentes sur la zone. Un total de 685 patches a été sélectionné au sein du plein champ et de l'interface, réparties dans 64 parcelles cultivées en 2019 par l'une des 6 cultures (blé, orge d'hiver, orge de printemps, colza, moutarde, soja). Au sein de ces patches, au total, 69 espèces adventices ont été identifiées. Nous sommes ensuite revenus sur chaque patch à un pas de temps régulier (toutes les 2 à 3 semaines) et ce jusqu'à la récolte de la culture afin d'y déterminer le stade phénologique des espèces présentes. Au sein de chaque patch, nous avons attribué un seul stade par espèce (même s'il y avait plusieurs individus), sauf si des individus avec des stades très différents étaient présents (au moins deux stades de différence). Lorsqu'une espèce avait atteint le stade de floraison, des individus ont été prélevés et leur biomasse sèche mesurée individuellement (N=2016 individus). Le nombre d'organes de reproduction (boutons floraux, fleurs et fruits) ont également été comptés pour certains de ces individus prélevés (N=1408 individus). Au total, 43 espèces ont été prélevées.

4.3 Constitution d'une base de traits fonctionnels des espèces adventices

Pour estimer la contribution des espèces adventices à la fourniture d'un ensemble de (dis)services écosystémiques, il était important d'identifier les caractéristiques des espèces contribuant à la fourniture de chacun de ces services (Figure 20). Ce travail a fait l'objet d'un stage de fin d'étude Ingénieur que j'ai encadré en 2020 (Alexandre Ploteau, Groupe ESA, Angers), dont l'objectif était de développer des indicateurs permettant d'estimer la contribution des espèces adventices à la fourniture de (dis)services en fonction de la valeur de leurs traits fonctionnels. Un travail de recherche bibliographique a donc été mis en place afin de déterminer, pour chaque service et disservice, les traits d'effet importants. Cependant, l'application de ces indicateurs à nos données de relevés de flore nécessite d'avoir des valeurs de traits d'effet pour l'ensemble des espèces adventices observées. Pour cela, il a fallu générer une base de données à partir de la littérature, que ce soit à partir de bases de données disponibles (par ex. BiolFlor, LEDA, KewGarden, Telabotanica, FloreAlpes) ou de données extraites d'articles scientifiques (par ex. Bretagnolle et al., 2016; Pamminger et al., 2019b). Cependant, nous ne sommes pas parvenus à trouver des données pour toutes les espèces adventices rencontrées au champ. Des estimations à partir d'espèces proches fonctionnellement, appartenant au même genre ou possédant un ensemble de traits fonctionnels similaires ont pu être mises en œuvre. Enfin, pour certains traits, des experts ont pu être sollicités afin de valider ou compléter certaines données manquantes ou incertaines.

En fonction des questions de recherche traitées, différents sous-jeux de données seront mobilisés dans les six chapitres composant ce manuscrit de thèse. La Figure 21 synthétise ainsi les données mobilisées dans chacun des chapitres.

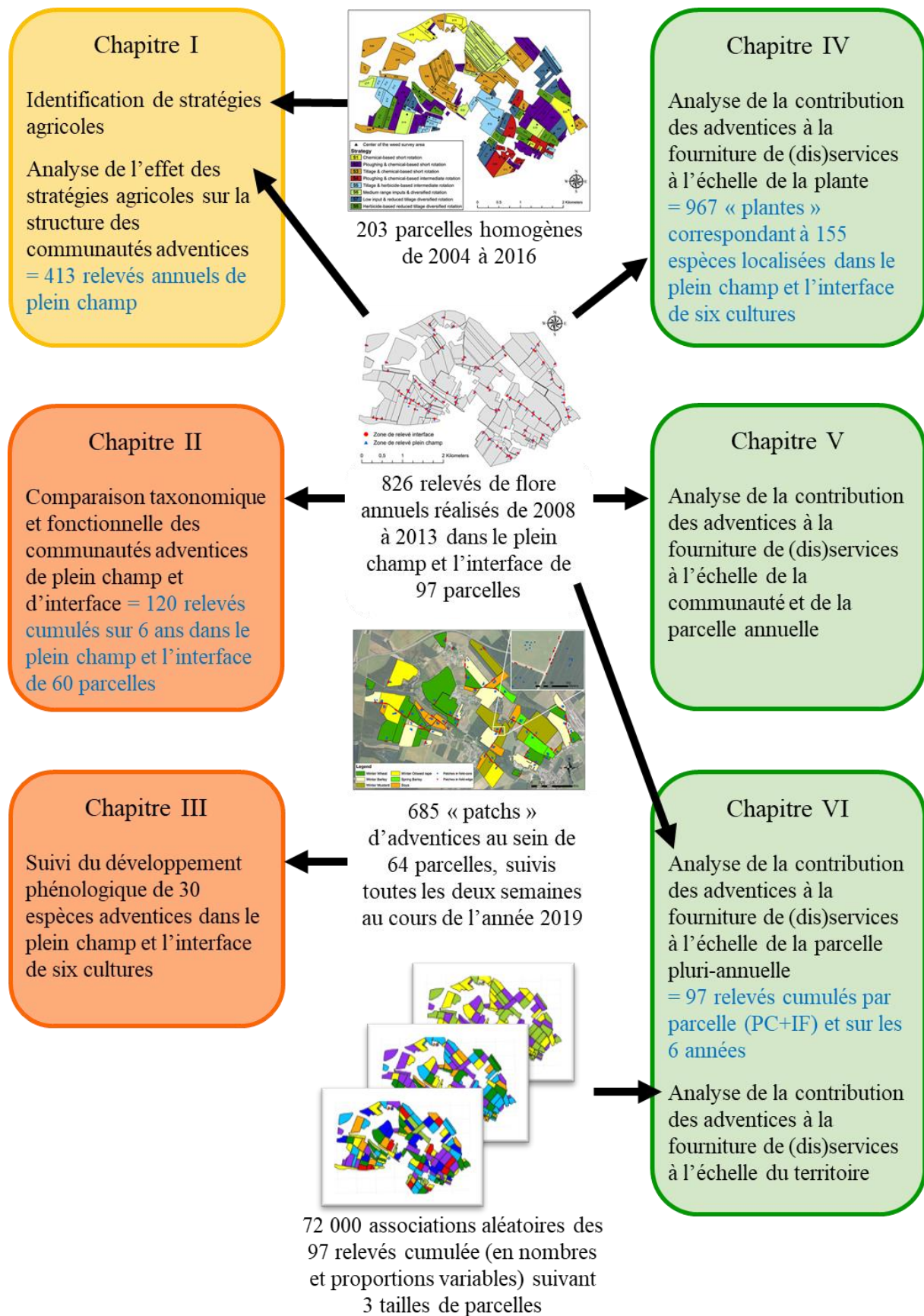


Figure 21 : Sous-jeux de données mobilisés dans chacun des six chapitres de la thèse.

Chapitre I :

Identification de stratégies agricoles variées au sein d'une situation de production et intérêt pour la compréhension des communautés adventices



Résumé du chapitre

Rappel : Au sein d'une petite aire agricole homogène, les agriculteurs font face à des situations de production relativement similaires, que ce soit en termes de type de sol et de conditions climatiques, que des filières agricoles et des débouchés existants. Cependant les agriculteurs peuvent mettre en place des cultures et des pratiques agricoles différentes, pouvant dépendre de leurs objectifs de production (par ex. la rentabilité, la santé ou la préservation de l'environnement), de variations intrinsèques aux parcelles (par ex. le type de sol, la réserve utile) ainsi que de leur préférence vis-à-vis des différents leviers existants. Les pratiques mises en place ne sont pas choisies indépendamment par l'agriculteur, mais sont appliquées de manière cohérente en tenant compte de l'ensemble des autres pratiques déjà mises en place (par ex. la réduction de l'utilisation d'herbicide est généralement compensée par une augmentation du travail du sol, ou de la diversité des cultures). Les communautés adventices sont en partie déterminées par cette stratégie agricole, principalement par la culture en place et le précédent, mais aussi par les pratiques mises en place sur la culture comme le travail du sol, l'utilisation d'herbicide ou la fertilisation (Figure 10). L'interdépendance des pratiques et leur diversité sont d'une manière générale très peu décrites dans les études qui visent à identifier les déterminants de la flore adventice avec une description des pratiques parfois résumée par des niveaux de fertilisation ou d'usage d'herbicide.

Questions de recherche :

- Comment caractériser les stratégies agricoles mises en place par les agriculteurs ?
- Existe-t-il plusieurs stratégies dans une même situation de production agricole ? si oui, quels en sont les déterminants ?
- La prise en compte de la stratégie agricole permet-elle de mieux expliquer la variabilité des communautés adventices observées que la simple prise en compte des pratiques de manière indépendante ?

Matériels et méthodes mobilisés : Sur la zone de Féney, nous avons caractérisé les pratiques agricoles de chaque parcelle (sur la période 2004-2016) via l'utilisation de 14 indicateurs d'intensité des pratiques agricoles (ratios comparant la valeur de la parcelle à la valeur moyenne des parcelles ayant la même culture au cours de la même année). Ainsi, nous tenons compte de l'effet de l'année et de la culture, sachant par exemple, que l'usage d'herbicide dépend de l'année et de la culture. Dans un second temps, nous avons mis en place une classification

ascendante hiérarchique afin d'identifier des groupes de parcelles présentant des combinaisons de pratiques similaires, appelées stratégies agricoles. Nous avons ensuite validé ces stratégies lors d'entretiens avec 11 agriculteurs de la zone, représentant 66% de la zone de Fénay. Enfin, nous avons évalué le bénéfice apporté par la prise en compte de la stratégie, en plus de l'effet d'une pratique agricole (par ex. usage d'herbicide), sur la structure des communautés adventices (par ex. richesse spécifique, abondance).

Résumé des résultats : Ce premier chapitre met en évidence 8 stratégies agricoles, se différenciant premièrement par la diversité de la rotation, puis par le choix des pratiques de désherbage suivant un gradient opposé de travail du sol et d'utilisation d'herbicide. Les enquêtes révèlent que les agriculteurs valident cette classification, et notamment le fait que certains mettent en œuvre plusieurs stratégies, dont les déterminants ont été identifiés. L'intégration de la stratégie à laquelle appartient la parcelle améliore la compréhension de l'effet des pratiques agricoles (par ex. l'IFT herbicide) sur la structure des communautés.

Portée des résultats pour la thèse : Les stratégies identifiées dans cette partie permettront dans la suite de la thèse d'identifier celles qui procurent les meilleurs compromis entre (dis)services. Nous comparerons alors la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services pour chaque stratégie, considérant que les pratiques associées aux parcelles sont homogènes au sein de chaque stratégie. Ceci nous permettra alors de n'avoir qu'une seule variable synthétique décrivant les pratiques agricoles mises en place, avec la volonté que cette variable exprime une cohérence agronomique de pratiques réalisées sur la zone.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *European Journal of Agronomy*, d'une présentation affichée lors de la 24^{ème} conférence du COLUMA (Annexe 1) et d'un compte-rendu synthétique à destination des agriculteurs de la zone d'étude (Annexe 2).

A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities

Séverin Yvoz ¹, Sandrine Petit ¹, Luc Bijou-Duval ¹, Stéphane Cordeau ^{1*}

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE; Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

*Corresponding author: stephane.cordeau@inrae.fr, Tel. +33 3 80 69 32 67

Published in *European Journal of Agronomy* 115 (2020).

[DOI: 10.1016/j.eja.2020.126009](https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126009)

Abstract

Farmers facing the same production situation may have different farming objectives and thus farming practices. However, the latter are rarely precisely described since studies often use a unique indicator of soil use intensity, showing a weak explanatory value of biotic pressures. Our aim was to develop a framework to identify crop management strategies based on (i) 14 indicators of farming practices collected in 203 fields from 2004 to 2016 through interviews with the 23 farmers managing the fields, and (ii) a discussion with the farmers to assess to what extent they are valid. Then, we assessed how much these strategies helped improving our understanding of 412 weed communities surveyed in their fields. Indicators of farming intensity (*e.g.* treatment frequency index) was converted into ratios by dividing with the mean value of all the fields cultivated with the same crop in the same year. We identified eight crop management strategies with cluster analysis within a 950 ha area exposed to the same production situation. They differed, in decreasing order of importance, by the diversity of crops, tillage intensity, pesticide and fertiliser uses. The interviews of the farmers validated their assignment to each strategy. The interviews revealed the reasons why farmers implement a single or various strategies in their fields (seven farmers practiced two or three strategies because of differences in soil types or history of fields). The outputs of the classification gave them additional information on how their farming system differed from those of their neighbours. Using crop management strategies improved the quality of the statistical models predicting weed richness, cumulated weed richness over the 2008-2013 period, weed abundance and the frequency of weeding failure. This framework is useful to identify crop management strategies and to share information with farmers in order to be used to redesign cropping systems toward a more environmentally friendly agriculture.

Keywords: Treatment Frequency Index; mouldboard ploughing; nitrogen; tillage intensity; weeding failure; participatory research

Abbreviations: TFI: Treatment Frequency Index, AIC: Akaike Information Criterion

1. Introduction

Farmers within a small agricultural area, face the same production situation (Aubertot and Robin, 2013) including soil types, climate conditions, economic and social context. But, beyond ensuring the economical profitability of their farm, they can differ in their objectives in terms of products, quantity and quality (Therond et al., 2017). These individual differences in terms of objectives lead to differences in the way each farmer manages their farm, on an annual and multiannual basis, with consequences *e.g.* for biodiversity that is naturally present, whether harmful or beneficial to agriculture. In the literature, differences in management practices are generally accounted for with broad classifications, *i.e.* organic farming system, conventional or conservation agriculture (Muneret et al., 2018; Seufert et al., 2012). The diversity of practices existing within mainstream conventional agriculture is often poorly described, *i.e.* only by specific practices such as the annual level of nitrogen fertilisation (Kleijn et al., 2009) or pesticide use (Deytieux et al., 2012), or sometimes with indicators of land use intensity (Quinio et al., 2017). This coarse, short-term and non-systemic account of crop management strategies currently limits our ability to analyse the impact of farming activities on crop pests and beneficial organisms.

As an alternative, the concept of crop management strategy has been proposed (Marshall et al., 1997) which considers the diversity and interconnectivity of farming practices. It embraces the concepts of (i) crop management (Sebillotte, 1978), *i.e.* the logical and ordered combination of cultural techniques aiming to manage the biological, physical and chemical environment of the crop in order to reach qualitative and quantitative production targets and of (ii) cropping system (Sebillotte, 1990), *i.e.* the crop sequence and the management of each crop of the rotation. Previous studies have attempted to identify crop management strategies but either considered a limited number of farming practices (Guerci et al., 2013) or used aggregated indicators, for the sake of genericity (Therond et al., 2017). The description of farming practices as crop management strategies has not been used in relation to pest management, even though this step appears highly suited to account for the particular effect of crop and year both on pest dynamic and land-use indicators. For instance, oilseed rape is well known to be more sensitive to insect pests (Alford et al., 2003) and shows higher N requirements (Rathke et al., 2006) than winter wheat (Fowler, 2003). In consequence, it is not acceptable to average or sum insecticide or fertilisation rates, or other indicators at the crop sequence level, without considering the composition of the crop sequence. In addition, practices interact and may lead to pest infestation different from what was expected when simply adding effects of individual practices. For

instance, the effect of fertilisation rate on the crop attractiveness to pests differs between crops, affecting pest abundance in the field through bottom-up effects of resource quality (Veromann et al., 2013). Finally, it is well known that pest populations vary according to weather conditions of the year (Alford et al., 2003; Cordeau et al., 2017b) resulting in variable use of pesticide or alternative pest management methods in different years. Thus, the identification of crop management strategies that consider the systemic complexity of interactions between farming practices as well as their year-to-year variation appears to be a promising avenue to advance our understanding of the effects of farming activities on pest populations.

The case of weed management is highly suited to such an approach since the persistence of weed seeds in the soil seedbank requires long-term management strategies (Barberi and Lo Cascio, 2001). Moreover, weeding practices interfere with all the other farming practices such as tillage or sowing date and rates (Colbach and Cordeau, 2018). Environmental and management factors affecting arable weed communities throughout France are, in decreasing order of importance, the crop (and thus crop type), the preceding crop, the soil type and climatic conditions (Fried et al., 2018). However, the crop type also defines the seeding period and density, tillage practices, fertilisation rate and pesticide use intensity. For instance, winter wheat is sown in autumn whereas spring barley is sown in the spring, and associated weed communities shift drastically because of the timing of seed bed preparation (Cordeau et al., 2017c). But, weed management options other than herbicide use (*e.g.* diversity in crop sequence, false seed bed techniques, mechanical weeding, etc.) and weed community data are rarely reported jointly in large-scale farm field surveys (Lechenet et al., 2017). Quinio et al. (2017) demonstrated with path modelling methods that detailed information on farming practices and their interaction are essential to disentangle the confounding effects of farming practices on weeds. However, such studies are either focused on a single crop such as wheat (Quinio et al., 2017) or at an annual scale (Hawes et al., 2010), thus ignoring the long-term and cumulative effects of farming practices on weeds (Alignier et al., 2013). Thus, a comprehensive description of crop management strategies could be useful to explain the weed flora (*i.e.* richness, abundance, etc.) assessed on numerous fields cropped with a wide variety of crops over multiple years.

In this paper, we propose to apply the concept of crop management strategy within a small agricultural area and to test its relevance to explain observed variations in the weed flora in the area as a function of the identified strategies. We analysed a unique dataset compiling weed surveys and farming practices recorded in the period 2004-2016 of 203 fields farmed in a continuous 950 ha area by 23 farmers. From the comprehensive record of farming practices

implemented by farmers, we developed a set of indicators at the crop and crop sequence level that was used to classify fields in terms of crop management strategies and discussed the results with the farmers. We then tested the explanatory value of the identified crop management strategies in comparison to a single farming practice for variations in weed community indicators (*i.e.* annual richness, cumulated richness, annual total abundance, and weeding failure frequency).

2. Material and methods

The study was conducted on the Fénay platform located near Dijon in eastern France (47°13 N, 5°03 E) on 950 ha of contiguous fields cultivated by 23 conventional farmers. We assumed homogenous continental climate conditions (Average temperature: 10.7°C, average precipitation of 744 mm per year, mainly in winter) across the area. Crops in the area are representative for the Burgundy region. Over the 2004-2016 period, the major crops were winter wheat (representing 38.4% of the area in average), sugar beet (18.7%, stopped in 2007 following the shut-down of the sugar factory), oilseed rape (14.2%), winter barley (13.1%), and winter mustard (8.2%, cropped since 2008). The rest of the area was mainly cropped with spring (*e.g.* barley, peas, onion) or summer crops (*e.g.* soybean, maize, sunflower).

2.1 Data collection

2.1.1 Farming practices

Farmers were interviewed annually from 2004 to 2016 for comprehensive records of farming operations and their characteristics (*e.g.* date, area of implementation, machinery, type of pesticides or fertilisers, quantity). We identified 203 spatial units (named fields thereafter, from 0.1 to 19.8 ha with an average and median surface of 4.1 and 2.7 ha, respectively), where the crop sequence and associated farming practices were homogeneous over the 2004-2016 period.

Crop management strategies were derived from a selection of 14 indicators (Table I.1) which represent the level of farming intensification and for most of them are known to impact weed communities. They measure the intensity of the main farming practices such as tillage intensity, level of mineral fertilisation, herbicide and other pesticide use and some practices specifically dedicated to weed management (*e.g.* late sowing, false seedbed). Five indicators were computed at the crop rotation level (*e.g.* frequency of mouldboard ploughing), among

Table I.1: Description of the indicators and range (min-max) used to characterise crop management strategies. As practices highly depended on the crop and on the year, the ratios were the value of the indicator divided by the mean value of all fields of the area cultivated with the same crop during the same year (for explanation on the computation see Eq. I.1 and Eq. I.2).

Indicator	Description	Range
Nb_Crops (†)	Number of crop species grown between 2004 and 2016	3 – 8
Nb_Families (†)	Number of crop families grown between 2004 and 2016 (<i>Poaceae</i> , <i>Brassicaceae</i> , <i>Fabaceae</i> , <i>Solanaceae</i> , etc.)	2 – 7
Prop_Winter_Crops (†)	Proportion of crops sown from 1 st August to 31 th January between 2004 and 2016 (<i>e.g.</i> oilseed rape, mustard, winter wheat, barley and pea)	0.31 – 1
Prop_Summer_Crops (†)	Proportion of crops sown from 1 st April to 31 th July between 2004 and 2016 (<i>e.g.</i> maize, soybean)	0 – 0.46
Ploughing_freq (†)	Mouldboard ploughing frequency (Number of ploughing operations between 2004 and 2016, divided by 13 years)	0 – 1
Ratio_Tillage_Fallow (*)	Number of tillage operations implemented from harvest of the preceding crop to at least 7 days before sowing, excluding mouldboard ploughing	0.53 – 1.46
Ratio_Tillage_Sowing (*)	Number of tillage operations for seedbed preparation implemented less than 7 days before sowing	0.12 – 2.32
Ratio_Sowing_Date (*)	Sowing date in Julian days since the 1 st January 1900	-0.23 – 0.32
Ratio_TFI_Herbi (*)	Ratio of the Herbicide Treatment Frequency Index (TFI) during the cropping season (from the harvest of the preceding crop to the harvest to the crop).	0.29 – 1.40
Ratio_Herbicide (*)	Number of herbicide treatments during the cropping season.	0.31 – 1.49
Ratio_TFI_Insect (*)	Insecticide TFI during the cropping season.	0.30 – 4.27
Ratio_TFI_Fongi (*)	Fungicide TFI during the cropping season.	0.49 – 1.50
Ratio_TFI_Mollu (*)	Molluscicide TFI during the cropping season.	0.15 – 3.50
Ratio_Nitrogen (*)	Amount of mineral nitrogen fertiliser (kg N ha ⁻¹) during the cropping season	0.70 – 1.24

(*) computed at the annual scale and then averaged over the 2004-2016 period

(†) computed at the crop sequence level on the 2004-2016 period

which some characterise the level of crop diversification. Nine indicators were computed on an annual basis and then averaged over the 2004-2016 period, a cropping season starting at the harvest of the previous crop and ending at the harvest of the crop. The treatment frequency index (TFI) was calculated for each pesticide group as the number of full doses applied, per cropping season on the whole surface (Gravesen, 2003). TFI is commonly used in Europe to assess the reliance of cropping systems on pesticides (OECD, 2001). As most practices highly depended on the crop and on the year (*e.g.* pesticide use), these nine indicators were ratios that reflect how each farmer acts compared to other farmers growing the same crop during the same year. The ratio was the value of the indicator divided by the mean value of all fields of the area with the same crop in the same year (Eq. I.1).

$$Ratio_Indicator(ijk) = \frac{Indicator(ijk)}{Mean(Indicator(ij))} \quad \text{Eq. I.1}$$

Where *i* is the year, *j* the crop type and *k* the field. When the ratio was close to 1, practices were close to what the average farmer does in the area. When it was between 0 and 1, the practice was less frequent (tillage, number of herbicide treatments) or lower intensive (TFI, nitrogen), than that of the average farmer implementing the same practice the same year on the same crop. When it was greater than 1, practices were more used or more intensive than the average. Since the sowing period is potentially longer for some crop (*e.g.* winter crops) than others (*e.g.* summer crops), the ratio for the sowing date accounts for the range (Eq. I.2).

$$Ratio_Sowing_date(ijk) = \frac{Sowing_date(ijk) - Mean(Sowing_date(ij))}{Max(Sowing_date(ij)) - Min(Sowing_date(ij))} \quad \text{Eq. I.2}$$

2.1.2 Farmer interviews

To assess the effectiveness of our method in characterising crop management strategies, we interviewed a subset of farmers about the aims of their practices along their crop sequence. We focused on 11 farmers cultivating 66% of the area and covering 7 of the 8 strategies identified in our analysis. We used semi-directed interviews (Corselius et al., 2003; Doohan et al., 2010) focusing on the rationale for the choice of specific farming practices (tillage, fertilisation, pesticide use, etc.). In a first step, we focused on the farmers' rationale for the choice of the crop sequence and the succession of practices for the main crops grown. We then focused specifically on the goal of different types of practices (tillage, pesticide use, fertilisation, sowing characteristics ...) to highlight aspects that they did not mention on their own. We also asked them if they changed their strategy during the period and for which purpose.

We finally presented our classification of the strategies to farmers and we asked if they agreed with our interpretation and if they could explain some specific characteristics that we

observed or not. As a consequence, we characterised the effectiveness of the classification to highlight dissimilarities of crop management strategies between farmers and between fields managed by the same farmers (if farmers were concerned by different strategies).

2.1.3 Weed surveys

Weed surveys were carried out annually between 2008 and 2013 in 96 of the 203 fields. To ensure homogeneity in the dataset for the analysis of weed community, we only retained weed data surveyed after all the weeding operations were completed in the field that specific year, *i.e.* in March for winter crops, April for spring crops and June for summer crops. This led to a dataset of 412 weed communities observed in 19 fields with six records over the 2008-2013 period, in 20 fields with five records, in 27 with four records and in 30 with three records. We recorded weeds within in a 2000 m² zone (50 m*40 m) located 20 m away from the margin. Weeds were identified to the species level and the abundance of each species was estimated visually using the scale of abundance developed by Barralis (1976) with 6 classes (one individual in the 2000 m² area, <1 individual m⁻², 1–2, 3–20, 21–50, and 51–100 individuals.m⁻²). The total weed abundance was computed using the centre of each density class (0.0005, 0.5, 1.5, 11.5, 35.5, and 75.5 individuals.m⁻², respectively) to be able to add species densities. This dataset was used to compute four weed variables (i) the average of annual species richness which varied between 0.25 and 14.3 species/field, (ii) the average of annual total abundance , ranging from 0.1 to 88.7 individuals m⁻², (iii) the cumulated richness over the 2008-2013 period (*i.e.* the number of different species observed over the period), ranging from 1 to 31 weed species, and (iv) the frequency of weeding failure, *i.e.* the proportion of years (from 0 to 1) with at least one weed species reaching a density of more than 3 plants m⁻² after weeding. Even if the literature indicates that most weed species are detrimental to crop yield at higher density than the 3 plants m⁻² threshold (Swanton et al., 1999), the interviews we conducted with farmers revealed that they did not tolerate such a high density because they considered potential long-term effect on the replenishment of the soil seedbank (Wilson et al., 2009), and thus targeted high efficacy of weed management every single year.

2.2 Data analysis

2.2.1 Identification of crop management strategies

A Principal Component Analysis (PCA) and then a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) of the 203 fields based on the 14 indicators were performed using the [FactoMineR] package (Lê et al., 2008) of R (R Core Team, 2019). The HCA was built using the 14 axes of

the PCA to account for all the variability. The number of clusters was decided visually using the gain of extra-cluster variability for successive clustering, and confirmed using a K-means clustering. Clusters were then described using the 14 indicators using paired-mean comparison analysis for each pairs of clusters (*pairwise.t.test* function from the [stats] package).

2.2.2 Feedbacks from farmers on the crop management strategies

Based on the results of the interviews, we characterised the effectiveness of the classification to highlight dissimilarities of crop management strategies between farmers and between fields managed by the same farmers. Farmers provided feedbacks on their strategies. In case of divergence between the classification and the farmer perception, the limiting aspects of the classification (*e.g.* bias due to indicator computation) and/or explanations (*e.g.* practices cited by the farmers and not included in the analysis) were identified. Results of the interviews were studied to highlight the proportion of farmers expressing differences with our results and the proportion of various explanations listed by farmers.

2.2.3 Effect of crop management strategy on weed communities

The relevance of crop management strategies to predict weed variables was tested by developing and comparing the outcome of three types of linear models (*lm* function of the [stats] package and *Anova* function of the [car] package (Fox et al., 2012)) predicting the four weed variables computing on the 96 fields where weed surveys were done after all the weeding operations were completed. The first type tested for the effect of the crop management strategy alone, the second tested for the effect of a farming practice alone and the third included the crop management strategy, the farming practice and their interaction to account for the fact that the effect of a practice may differ according to the strategy. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the models. We developed models targeting five farming practices recorded between 2008 and 2013 and representing the main drivers of weed community (Fried et al., 2008). They are namely the frequency of mouldboard ploughing (ranging from 0 to 1), the number of tillage operations during the summer fallow period (0.67-4.05), the herbicide TFI (0.66-2.52), the nitrogen fertilisation (61.33-201.7 kg.ha⁻¹) and the number of crops grown over the 2008-2013 period (2-5). Model performance was assessed with the Akaike Information Criterion (AIC) and the proportion of variance explained with the Adjusted R-squared. A model was considered more performant when the Adjusted R-squared increased and if its AIC was at least 4 points less than its competing model (Burnham et al., 2011).

3. Results

3.1 The crop management strategies in the study area

The first 4 axes of the PCA explained 62% of the total variability. The contribution of the indicators to the construction of the first four axes and their correlations to the axes are presented in Supp. Table I.1. The first axis explained 25.4% of the total variation and opposed fields that differed in terms of level of crop diversity, *i.e.* the number of crop species and families, proportion of winter and summer crops (Figure I.1). The second axis explained 17.6% of the total variation and opposed fields that differed in terms of tillage intensity and herbicide use (Figure I.1). The third axis explained 11.7% of the total variation and opposed fields regarding their fertilisation level and herbicide use (results not shown). Finally, the fourth axis explained 7.5% of the total variation and opposed fields according to their tillage intensity for seedbed preparation and the use of fungicides (results not shown).

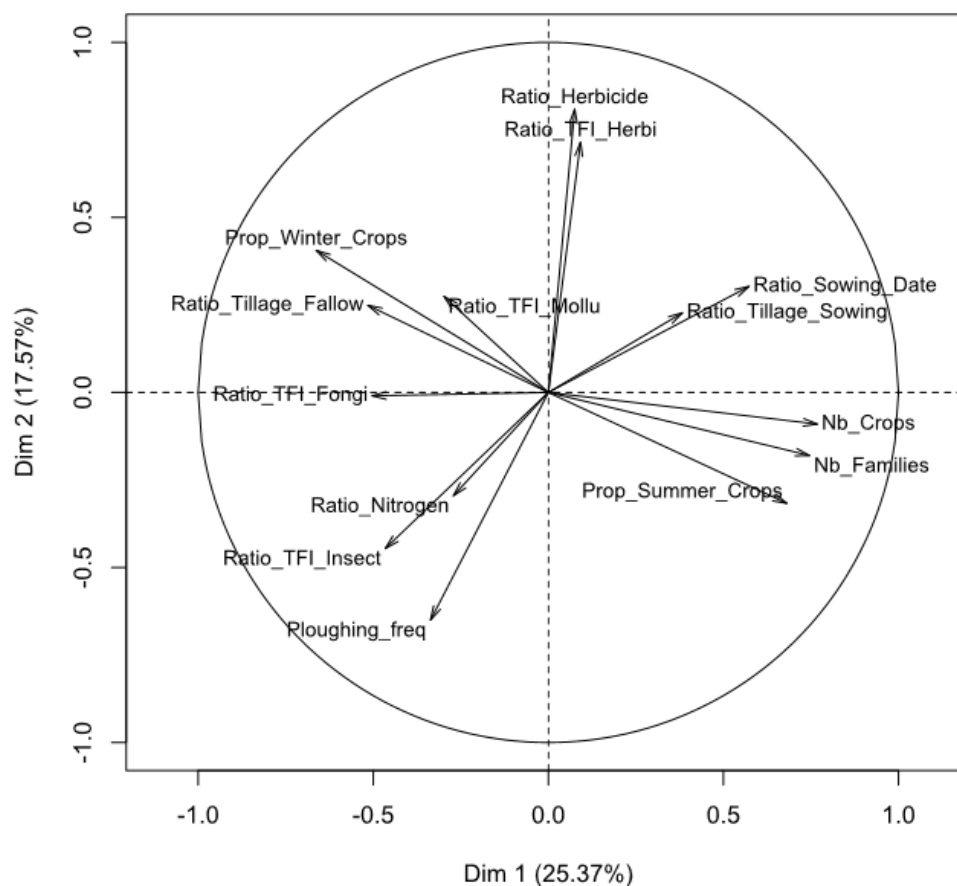


Figure I.1: Correlations between the 14 indicators describing farming practices (see Table I.1 for details) and the first two dimensions of the Principal Component Analysis (PCA).

The 203 fields were clustered into eight crop management strategies (Figure I.2) gathering from 9 to 42 fields (Table I.2). Individual farmers were found to use one (N=12 of 23), two (N=7) or three (N=4) different strategies (Supp. Table I.2). However, even when a farmer had fields in more than one cluster, there was always one dominant strategy (Supp. Table I.2). Except for strategy S3 and S6 (comprising a lot of small sized fields, Supp. Table I.2), the strategies were evenly distributed across the study area (Figure I.3).

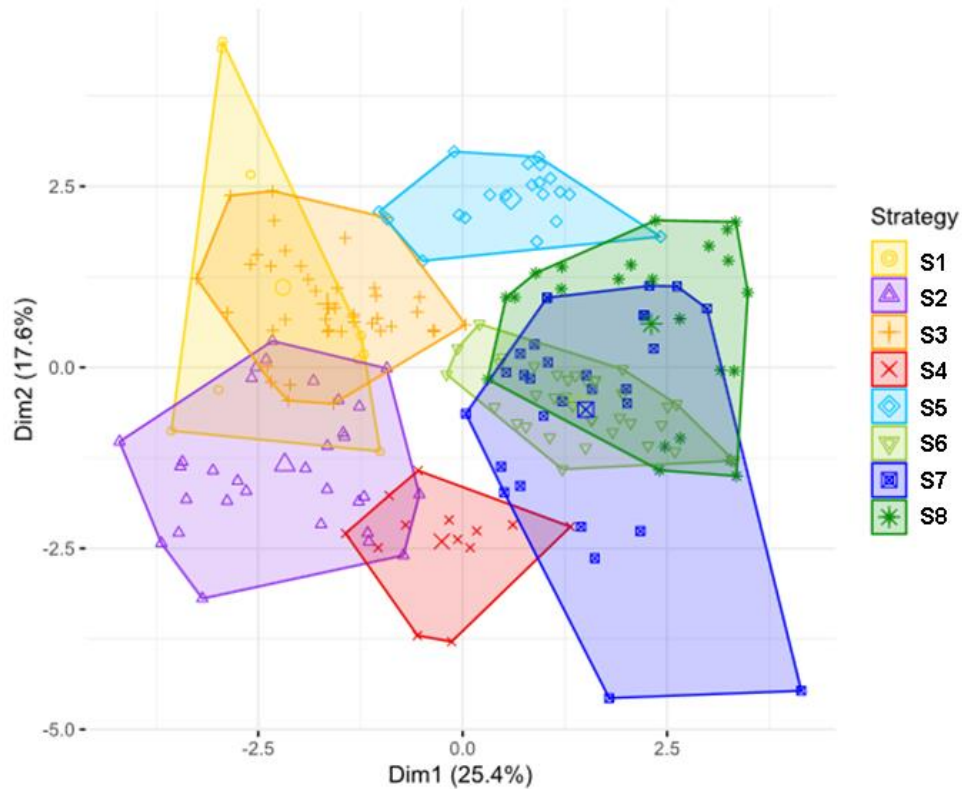


Figure I.2: Representation of the eight clusters (*i.e.* crop management strategies) of the Hierarchical Clustering Analysis (N=203 fields) on the first two dimensions of the PCA.

Crop rotation was the main factor discriminating crop management strategies, followed by the tillage strategy and the reliance on pesticides or alternative crop protection techniques (Table I.2). Strategy S1 combined short winter crops successions, late crop sowing (for winter and spring crop) and intense herbicide use and/or other crop protection techniques (*e.g.* high reliance on molluscicides), with rare tillage (Table I.2). S2 was characterised by short rotations with winter crops, using mouldboard ploughing and chemical crop protection. S3 gathered fields of short rotation with winter crops, with tillage practices (including mouldboard ploughing but not only), chemical crop protection with herbicide split applications. S4 was characterised by moderately diversified rotation with spring and summer crops, mouldboard

ploughing, early sowing and chemical crop protection. S5 combined moderately diversified rotation (mostly winter crops), low use of mouldboard ploughing (less than 30% of the years, Table I.2) and late sowing, but high fertilisation rates, herbicides and other tillage operations. S6 was characterised by diversified successions (almost 7 different crops) with reduced tillage and low pesticide use and high mineral fertilisation. S7 was characterised by diversified successions with spring crops with infrequent mouldboard ploughing and low pesticide use (-39% less of insecticides than other farmers, Table I.2). S8 gathered fields with diversified rotations including summer crops (close to once every four years, Table I.2), reduced tillage and fertilisation and late sowing but exhibiting a high reliance on herbicides (Table I.2).



Figure I.3: Geographical distribution of the 8 crop management strategies and the location of weed surveys (triangle) across the Fénay platform. A field on the map correspond to the smallest homogeneous unit where the farming practices including crop rotation and farming practices associated were the same between 2004 and 2016. Blank represents villages or semi-natural habitats (woods, ditches) (Luc Biju-Duval and Séverin Yvoz © 2019).

Table I.2: Mean of the 14 indicators of farming practices (coloured from red (minimum) to green (maximum), described over the 2004-2016 period, see Table I.1 for description and unit) used to cluster fields (N=203) into eight strategies (using PCA and HCA). For each indicator, strategies which do not share the same letter are significantly different from each other at p-value < 0.05.

Category	Indicators of farming practices	Crop management strategy							
		S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
		Chemical-based short rotation	Ploughed chemical-based short rotation	Tilled chemical-based short rotation	Ploughed chemical-based intermediate rotation	Tilled herbicide-based intermediate rotation	Diversified rotation with medium range inputs	Diversified rotation with low inputs reduced tillage	Herbicide-based rarely tilled diversified rotation
Number of fields		9	31	42	13	20	36	29	23
Number of farmers		2	7	5	3	4	4	7	6
Diversification of the crop rotation	Nb Crops	4 a	4.5 a	4.7 a	4.8 ab	5.5 bc	6.6 d	6 cd	5.9 cd
	Nb Families	2.6 ab	2.8 ab	2.7 a	3.6 cd	3.3 bc	4.9 e	3.7 cd	4 d
	Prop Winter Crops	0.91 a	0.83 a	0.84 a	0.5 b	0.82 a	0.7 c	0.61 bd	0.62 cd
	Prop Summer Crops	0.05 abc	0.045 ab	0.02 a	0.19 de	0.09 bcf	0.12 cf	0.13 df	0.24 e
Tillage	Ploughing Frequency	0.6 abc	0.69 ad	0.54 b	0.87 d	0.27 e	0.54 b	0.39 ce	0.39 bce
	Ratio Tillage Fallow	0.97 a	1.12 b	1.11 b	0.85 ac	1.15 b	0.92 a	0.91 a	0.74 c
	Ratio Tillage Sowing	0.51 a	0.62 a	1 b	1.14 bc	1.3 cd	0.86 ab	1.57 d	1.03 bc
Sowing	Ratio Sowing Date	0.1 ab	-0.04 c	-0.03 c	-0.1 c	0.1 ab	0.06 a	0.08 a	0.18 b
Crop protection	Ratio TFI Herbi	1.07 abc	0.89 d	1.05 ab	0.95 ad	1.17 c	1.02 a	0.86 d	1.14 bc
	Ratio Herbicide	1.05 abc	0.88 d	1.15 ae	0.9 bcd	1.22 e	1.03 b	0.9 cd	1.15 ae
	Ratio TFI Fongi	1.13 a	1.09 a	1.11 a	1.13 a	0.92 b	0.8 c	0.94 b	0.95 b
	Ratio TFI Insect	0.87 a	1.67 b	0.79 a	1.49 b	0.55 a	0.72 a	0.61 a	0.75 a
	Ratio TFI Mollu	3.21 a	0.69 b	1.29 c	0.91 bc	0.9 b	0.84 b	0.59 b	0.81 b
N input	Ratio Nitrogen	1.05 abc	1.03 ab	1.07 ac	1.07 ac	0.86 d	1.1 c	0.97 be	0.92 de

3.2 The feed-backs of farmers on the data-driven classification

The 11 farmers interviewed generally agreed that the classification of their fields in specific strategies accounted well for the way they managed these fields between 2004 and 2016. In some instances, a farmer's incomplete knowledge of the practices implemented by his/her neighbours led at first to some misunderstanding but an agreement was reached when information on average practices implemented across the study area was provided. During the interviews, the farmers agreed on the relevance of the indicators we developed. They particularly agreed that the new indicators we developed here (*i.e.* ratios) accounting for year and crop effect were essential. Six farmers mentioned the use of cover crop during the summer fallow periods before the sowing of spring or summer crops. We did not select this practice in our analysis because the use of cover crops before spring or summer crops became compulsory in 2010 (national legislation to limit N leaching) and thus were scarcely represented in our dataset. Overall, farmers were more receptive to exchange on the values of the different indicators than to the name of crop management strategy to which their fields belonged, which they considered a fuzzy 'label' (Table I.2). They all mentioned the shut-down of the local sugar factory as an event which led them to modify their crop rotations. They also mentioned that potatoes and onions were progressively replaced by winter mustard, as a protected geographical indication "Mustard of Burgundy" was created to boost the production. As a consequence, four farmers indicated that their current practices (2016-2019) differ from the crop management strategy presented, particularly on crop rotation, but approve their membership to the identified crop management strategy when considering past practices (2004-2016).

Overall, farmers considered the split between short rotations and highly diversified rotations as realistic. Here, interviews provided additional information and we were able to further discriminate farmers who, from a strategic point of view chose to cultivate many crops in their rotation, sequenced in a coherent manner from farmers who tested many different crops, mainly in the "post-sugar beet years" mentioned earlier. Indeed, many farmers switched to short rotation with only winter crops (oilseed rape - winter wheat – winter barley, Figure 16), whereas some farmers introduced mustard instead of oilseed rape and/or introduced spring and summer crops (*e.g.* spring barley, sunflower or soybean, Figure 16). In addition, year-to-year variations in autumn and winter weather conditions led farmers to avoid some winter crops and thus test a wide variety of spring or summer crops. As a result, two of the six farmers classified under highly diversified successions were surprised. Farmers willingly discussed their tillage and weeding strategies other than herbicide, but were not very informative about their use of

pesticides and nitrogen, and mentioned using these inputs only when necessary. Only one farmer mentioned an intention to reduce herbicide use, and solely in winter cereals.

An important outcome of our classification was that seven farmers were found to implement several strategies on their farms (Supp. Table I.2). That was mainly explained by differences in the crop rotations implemented in their different fields. The interviews revealed that six farmers deliberately implement different crop rotations because of differences in soil types across their farms, *e.g.* mustard is cropped in fields with the highest water capacity. Three farmers mentioned historical differences in weed infestations between fields as a factor leading to differences in herbicide use among their fields.

3.3 The relevance of crop management strategies to explain weed communities

Models using the strategy as the single explanatory variable were better than most of the models solely using individual farming practices (Table I.3). Adjusted-R-squared indicates that the strategy alone explains twice as much variability of weed community indicators as a practice alone, except for the effect of herbicide-TFI on the mean annual and cumulated weed richness. When the crop management strategy, a farming practice and their interaction were taken as explanatory variables, the model better predicted the weed indicators, as shown by the increase of the adjusted-R-squared (Table I.3). It is remarkable that when using a single farming practices explaining either the mean annual weed abundance or the frequency of weeding failure, almost none of the models were significant ($p\text{-value} > 0.05$, Table I.3). However, when the strategy was included along the practice alone, all the models were significant ($p\text{-value} < 0.05$, Table I.3). When explaining either the mean annual or the cumulated richness, the interest in adding the crop management strategy in the model is low.

The herbicide TFI was the only practice, which explained the weed indicators well (except for the frequency of weeding failure) without the need for integrating the strategy. The slopes are positive meaning situations with the highest herbicide TFI were also those with the highest species richness (Supp. Figure I.1) and cumulated species richness (Supp. Figure I.2).

The best model for explaining the mean annual species richness included the annual fertilisation rate, the strategy and their interaction (adjusted-R-squared = 0.22). The effect of nitrogen is not significant, except for strategies S1 and S3 (short rotations) for which the weed mean annual richness increased with the use of nitrogen ($p\text{-value} < 0.05$, Supp. Figure I.3).

92

Table I.3: Effect of the crop management strategy and farming practices on weed community over the 2004-2016 period. All models include the effect of the number of years used for calculating the community descriptors and farming-practice indicators. Values in bold correspond the highest Adjusted R-squared (Adj R²) and the lowest AIC values where difference of AIC between paired models with and without the effect of the strategy exceeded 4.

Independent variables	Dependent variables											
	Mean Annual Richness			Cumulated Richness			Mean Annual Abundance			Weeding failure frequency		
	p-value	Adj R ²	AIC	p-value	Adj R ²	AIC	p-value	Adj R ²	AIC	p-value	Adj R ²	AIC
Strategy	0.013	0.13	466.85	0.028	0.11	608.35	0.001	0.19	755.37	0.003	0.17	-11.96
Herbicide TFI	0.002	0.13	461.49	0.008	0.10	603.71	0.024	0.08	763.00	0.141	0.03	-2.48
Herbicide TFI x Strategy (*)	0.008	0.19	466.66	0.019	0.16	609.11	<0.001	0.28	750.63	0.004	0.21	-9.90
Ploughing frequency	0.075	0.05	470.14	0.033	0.03	610.75	0.136	0.03	767.45	0.465	0.00	0.99
Ploughing frequency x Strategy (*)	0.026	0.15	471.37	0.042	0.13	612.50	0.002	0.24	756.80	0.001	0.25	-14.77
Nitrogen rate	0.076	0.05	470.19	0.135	0.03	610.73	0.201	0.02	768.51	0.658	-0.02	2.20
Nitrogen rate x Strategy (*)	0.003	0.22	463.08	0.024	0.15	610.20	0.027	0.22	758.28	<0.001	0.29	-20.82
Nb Tillage Fallow	0.034	0.07	468.17	0.066	0.05	608.88	0.178	0.03	768.18	0.635	-0.02	2.07
Nb Tillage Fallow x Strategy (*)	0.006	0.20	465.81	0.011	0.18	606.99	0.001	0.25	754.48	0.001	0.26	-16.30
Nb of crop	0.045	0.06	468.86	0.124	0.03	610.52	0.031	0.03	767.62	0.421	0.00	0.68
Nb of crop x Strategy (*)	0.006	0.20	465.40	0.020	0.16	609.40	<0.001	0.28	750.92	<0.001	0.30	-21.29

(*) the model tests the effect of the strategy, the practice and the interaction between both

The best model for explaining the cumulated weed richness included number of tillage during the summer fallow, the strategy and their interaction (adjusted-R-squared = 0.18). The effect of the tillage was significant only for the strategies S1 and S5, for which the cumulated richness decreased with the number of tillage operations (p-value < 0.05, Supp. Figure I.4). It was probably not for the same reason since, even if strategy S1 and S5 used late sowing, they differed in mouldboard ploughing frequency and herbicide use (Table I.2).

The best model for explaining the annual weed abundance included the annual herbicide TFI, the strategy and their interaction (adjusted-R-squared = 0.28). The mean annual abundance significantly increased with herbicide TFI for strategies S1 and S7 (p-value < 0.05, Supp. Figure I.5) which were described as complete opposite strategies earlier (Table I.2).

Finally, the best model for explaining the frequency of weeding failure included number of crops, strategy and their interaction. The frequency of weeding failure significantly decreased with the number of crops for strategies S1 and S6 (p-value < 0.05, Supp. Figure I.6). Since the strategy highly depend on the crop diversification indicators, there was a low variability of the number of crops within each strategy (Supp. Figure I.6), warning to carefully interpret this last result.

4. Discussion

The framework developed here consisted of (i) the registration of farming practices implemented each year on each field, collected through farmers' interview, (ii) the development of innovative indicators to describe the farming practices at the year and crop rotation level without being biased by year-to-year or crop-to-crop effects, (iii) the identification of crop management strategies by Principal Component Analysis (PCA) and Hierarchical Clustering Analysis (HCA), (iv) and then discussions with farmers to collect their feedbacks and crucial information to interpret them. Our study shows that it is relevant to discriminate co-existing crop management strategies within a single production situation, validated by the farmers, to study weed community. In addition, it is a way of combining participatory and quantitative methodology to be more precise in the description of crop management strategy (Teixeira et al., 2018).

4.1 A diversity of crop management strategies exists in a single production situation

The results of our classification and farmers interviews farming under in the same production situation highlighted dissimilarities of crop management strategies between farmers

(eight strategies) and between fields managed by the same farmers (seven farmers practiced 2 to 3 strategies). To our knowledge, this is the first time such results were presented at a local scale, since previous studies reaching similar conclusions were conducted at regional (Aouadi et al., 2015) or national scale (Lechenet et al., 2017). Even if all the farmers of our study site rely on the use of external inputs (pesticide and fertilisers), we were able to finely discriminate eight strategies, corresponding to the “chemical input based farming system” (for strategies S1, S2, and S3) and the “biodiversity-based farming systems” (for strategies S6, S7 and S8) determined by Therond et al. (2017). Thus, our classification is more detailed but still consistent with the first axis of the classification recently developed by Therond et al. (2017), based on the biotechnical type of farming systems along a gradient of ecosystem services and external inputs.

Our crop management strategies mostly differed in term of crop diversification. All the farmers of the study area cropped the three major crops of the region (*i.e.* winter wheat, winter barley and rapeseed/mustard). When it comes to diversifying the crop rotation they increased the number of crop families and diversified the sowing periods with spring and summer crops (*e.g.* soybean, maize, sunflower), which are rare, not very productive and not well priced in the region. Even if previous results concluded that the cultivation of minor crops is hindered by a socio-technical lock-in in favour of the dominant species (Magrini et al., 2016; Meynard et al., 2018), our results show that the economic aspects are not the only determining factor for selection of practices (Edwards-Jones, 2006). The interviews revealed that farmers did not always diversify on purpose. Farmers with the highest diversity of crops often tested new crops, but only once. Indeed, Meynard et al. (2018) mentioned that the lack of knowledge and specificities in farming new crops (*e.g.* sowing, fertilisation, pest management, harvest) are sources of apprehension for farmers, which can hinder the adoption of these crops. These authors mentioned that the learning phase requires time, often several seasons (Chantre and Cardona, 2014), during which there are high risks that the new crop will be abandoned (Ghadim et al., 2005).

Our eight crop management strategies were then discriminated by the tillage intensity and herbicide use, both being alternative strategy for weed control. The mouldboard ploughing and tillage frequencies were negatively correlated with herbicide use, as previously demonstrated (Fuglie, 1999). However, our study do not support the idea that diversified crop rotations help decrease herbicide use (Liebman et al., 2001). This is not surprising since the interviews revealed that farmers in the area do not tolerate high weed density, suggesting that even in highly diversified systems herbicides are applied at full dose. However, we noted that

the use of fungicides and insecticides was negatively correlated with the level of diversification, in line with previous studies (Andert et al., 2016).

Our classification and the relationships between the practices in the PCA clearly showed that practices were not combined randomly. For instance, a diversified rotation was often associated with a reduction in the mouldboard ploughing frequency, a delay of the sowing period and a reduction of fungicide and insecticide use. This suggests that even in a geographically constrained area, facing the same production situation, weather and economy, comprehensive surveys of farming practices and original indicators are still required to identify complex combinations of farming practices (crop management strategies). That appears obvious for agronomist but, in our view, too many studies focus on a single indicator to describe land use intensity (*e.g.* Armengot et al., 2011).

4.2 Benefits of the framework to reflect farmers' strategies

Our framework has two main advantages because it proposes (i) to identify crop management strategies based on innovative indicators and (ii) to discuss the output of the classification (*i.e.* the crop management strategies) with farmers in dedicated interviews.

4.2.1 Using ratios instead of raw indicators

Using ratios instead of absolute values was appreciated by farmers during the interviews. All farmers know they adapt their practices to the weather conditions of the year because crop growth and pest populations vary according to the weather conditions of the year (Alford et al., 2003; Cordeau et al., 2017b). In addition, practices vary by crop. To improve our methodology, it will be interesting to take into account the two preceding crops, because tillage practices during the summer fallow differ according to the previous crop. In addition, using ratios instead of absolute values allowed to rank the farmers for each indicator, showing that some of them rely more or less on pesticides, tillage, fertilisation, etc. This framework is valuable because the farmers investigated here faced the same production situation (Aubertot and Robin, 2013), previously identified as the first driver of farming practices at larger scale (Lechenet et al., 2017). In our study, the ratios helped to rank the 203 fields based on the farming intensity through 14 indicators, and to interpret the practices such as “this farmer use *e.g.* more herbicides/fertiliser on these fields than other farmers in the same production situation, the same year on the same crop” instead of interpreting them such as “this farmer use a lot of *e.g.* herbicide/fertiliser on these fields” which is not very informative.

4.2.2 The feed-backs of farmers

The farmers interviewed agreed that the identified strategies reflected their actual practices. They recognized the value of the classification, which gave them a new perspective of their practices. In addition, the output of the classification gave them additional information on how their farming system differed from their neighbours. This last point is highly interesting because farmers are more likely to change their practices when they are compared to their neighbours. A previous study developed tools to inform farmers on their practices and gradually guide them towards more sustainable systems (Prost et al., 2018). Farmers were more likely to change their practices when they were provided with a diverse set of information resulting from a wide range of sources (Chantre and Cardona, 2014). Thus, the interviews were a straightforward way of sharing the information gathered and could be particularly useful to make them redesign their cropping system towards more environmentally friendly agriculture.

Farmers were informative about the practices they did over the last three years which were after our studied period (*i.e.*, 2004-2016). The difference of time between the studied period (2004-2016) and the one perceived by farmers (the last three years) can be a limitation to the method which Guillem et al. (2012) also raised comparing farmers' perception of their practices and past data. However, our experience should encourage scientists to focus on discussing actual and/or future practices with farmers to improve the relevance of the classification and meet the farmers' needs (*i.e.* talk about success and failure of recent experiences). Even if our classification is based on a long period and the indicators were averaged over that period, we postulate that this large time view is necessary to describe strategic choices of a farmer and to limit biases due to practices implemented in reaction to particular events (*i.e.* tactical choices). However, the interviews revealed that over the investigated period, farmers changed towards new systems (*e.g.* to conservation agriculture, less reliant on pesticide or less diversified). Our classification cannot capture these temporal changes. Improvement should focus on the analysis of crop management strategy as trajectories of practices (Chantre and Cardona, 2014).

4.3 Benefits for weed community studies

We tested how much classification into crop management strategies improve the understanding of weed community in comparison to a single farming practice. Our results showed that this improved the comprehension of the weed community in comparison with different individual farming practices. The low level of explanation of single variables is

consistent with previous studies and can be explained by the interdependence which exists between weeding practices (Hawes et al., 2010; Petit et al., 2015). For example, a decrease in tillage intensity increase the reliance on herbicide, at least during the first years (Chauhan et al., 2012).

Classification of crop management strategies to explore weed communities requires to focus on a longer period of time, even if this period is larger than the farmer's recollection, like our interviews revealed. Indeed, weeds persist in the soil seedbank (Lutman, 2002) and past practices affect weeds in the succeeding years (Blackshaw et al., 1994). This is the reason why we analysed weed surveys collected from 2008 to 2016 to strategies identified with data collected from 2004 to 2016.

Our results showed that situations with the highest herbicide TFI were also those with the highest species richness. The literature is not consistent on that point. Ulber et al. (2009) showed that weed species richness decreased with the intensity of weed control treatment, whereas Boström and Fogelfors (2002) showed that the increase of herbicide use reduced weed species diversity but increased the density of difficult-to-control species. Derksen et al. (1995) indicated that weed richness was not affected by herbicides in contrary to their abundance. In all these studies, including our, we never know if increasing the use of herbicide increased the weed richness or if the high use of herbicide was the consequence of high species richness emerging in the field, perceived as a short- or long-term risk by the farmer (Borger et al., 2012), and thus prompting a high herbicide dose (Wilson et al., 2008). In our study, we hypothesize that the crop used to diversify crop rotation required efficient weed management to produce high yield like sugar beet (Cousens, 1985) or onion (Hewson and Roberts, 1971) and thus were at the same time responsible for the increase in species richness (the diversity of sowing period favours the diversity of timing of emergence, *i.e.* autumn-, spring, summer-germinating weeds over the crop sequence) and increased use of herbicide. Not surprisingly, the effect of herbicide use on weed abundance is quite low as we selected fields where all surveys were done after weeding. Thus, we observed the residual weed community showing low abundance. Our farmers target a low weed density after weeding every single year as it was indicated during the interviews.

We revealed a positive relationship between nitrogen fertilisation and weed mean annual richness which is not consistent with previous results showing that the increase in nitrogen fertilisation over the last decades lead to a decrease in species richness by filtering oligotrophic weed (Fried et al., 2015, 2009a). We found however only this relationship for strategies S1 and S3, characterised by short rotations, low use of herbicide and tillage in

comparison to strategy S2. We hypothesize that strategies S1 and S3 selected for nitrophilous weeds, adapted to short winter rotation and hard to control such as *Alopecurus myosuroides*, *Galium aparine*, *Geranium* sp., *Bromus* sp. (Moreau et al., 2013). Finally, we showed a negative correlation between the number of crops in the rotation and the frequency of weeding failure for strategies S1 and S6. This is consistent with studies showing that short rotations increased the abundance of difficult-to-manage weeds (Boström and Fogelfors, 2002).

5. Conclusion

We developed an efficient framework with original indicators unbiased by year and crop effect, identified eight different crop management strategies and described the variability between strategies as well as between fields of different strategies belonging to the same farmer. The feed-back of farmers via interviews contributed to validate the strategies, to identify the reasons why they implemented one or multiple strategies and to reveal that diversification did not always indicate strategic choices but sometimes opportunism or reaction to weather condition (*i.e.* tactical choices). Our work demonstrated that the impact of specific farming practices cannot be investigated without digging deeper into the crop management strategy and that interviewing farmers is essential to understand the effect of farming practices on biodiversity whether viewed as pests or beneficials.

6. Acknowledgements

We would like to thank (i) all current or past members of the INRAE Agroecology Lab for carrying out the weed surveys and farmers' interviews (Emilie Cadet, Guillaume Fried, Marc Buthiot, Emeline Felten, Eric Vieren, Bruno Chauvel, Claude Sarrasin), (ii) Fabrice Dessaint who provided support to the statistical analyses, (iii) Nathalie Colbach for her valuable review of the manuscript, (iv) Richard Smith, Aurélie Cardona, Claude Compagnone, Mariane Cerf, all sociologists and/or agronomists for discussions about recent studies on farmers' behavior, and (v) all the farmers of the Fénay platform for providing time and information regarding their fields, and access to their fields for weed surveys.

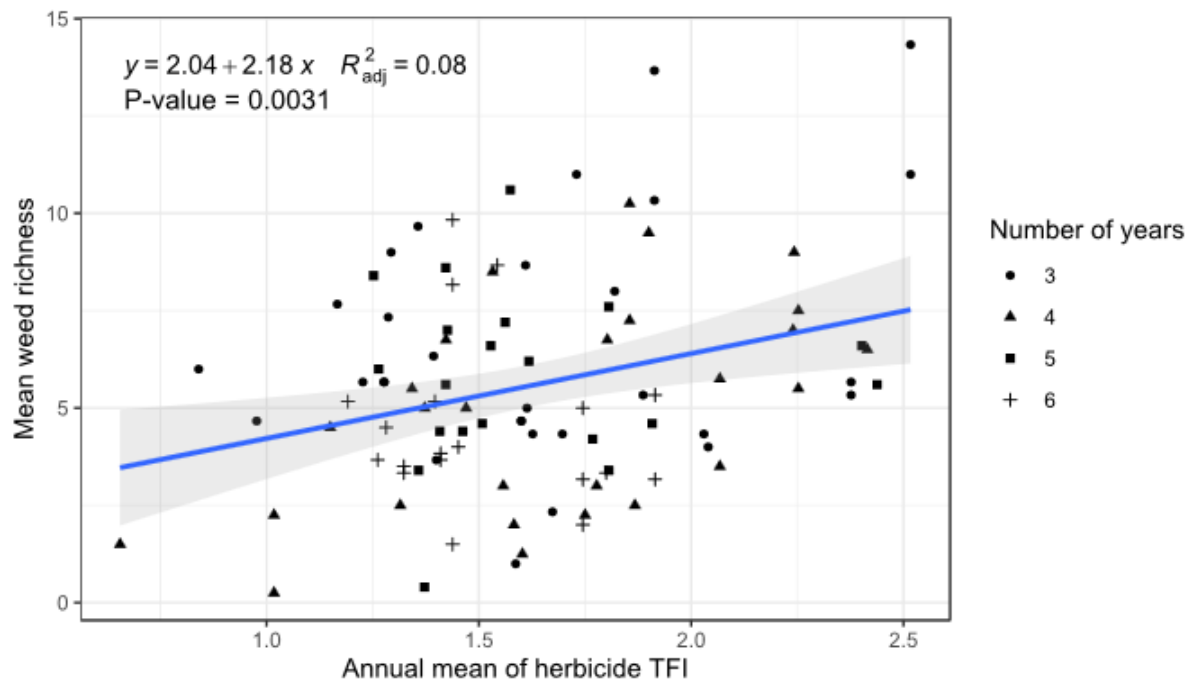
7. Supplementary materials

Supp. Table I.1: Correlation with and contribution of the 14 indicators of farming practices to the construction of the four first axes of the Principal Component Analysis (PCA).

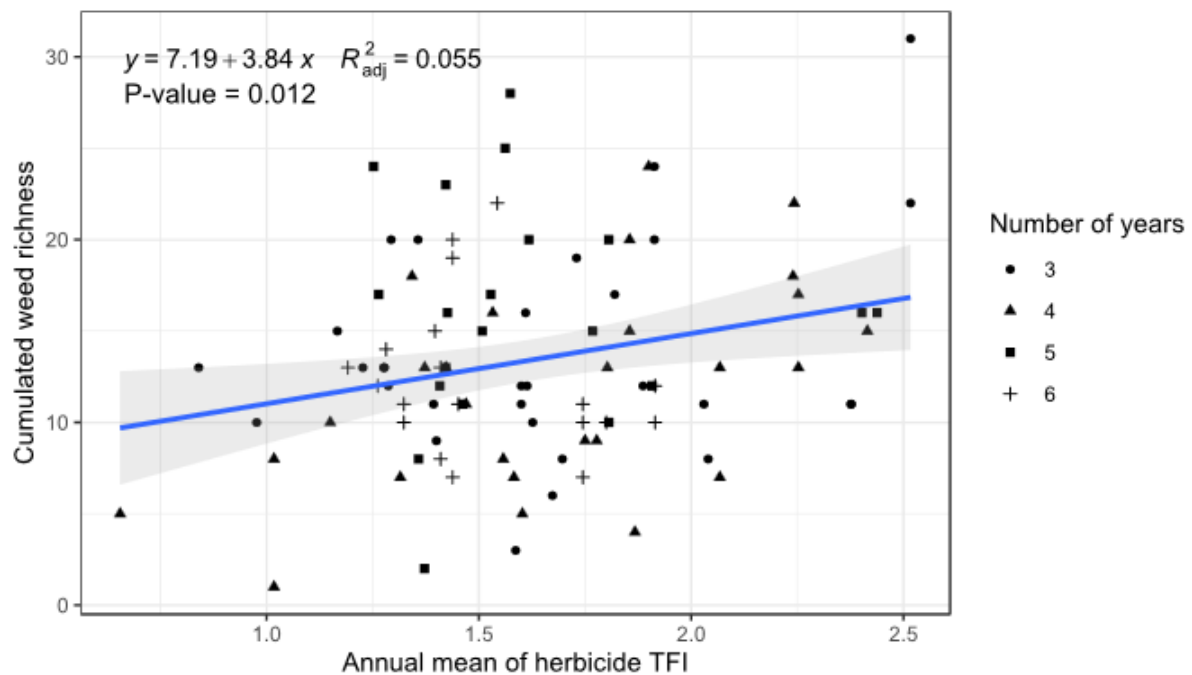
Indicator	Contribution to	Correlation with	Contribution to	Correlation with	Contribution to	Correlation with	Contribution to	Correlation with
	Axis 1		Axis 2		Axis 3		Axis 4	
Nb Crops	16.6	0.768	0.3	-0.09	4.4	0.268	6	-0.252
Nb Families	15.7	0.746	1.3	-0.18	9	0.383	4.5	-0.218
Prop Autumn Crops	12.4	-0.663	6.7	0.406	1.5	-0.158	4.9	-0.227
Prop Summer Crops	13.1	0.681	4.1	-0.317	0	-0.027	4.2	0.21
Ploughing frequency	3.2	-0.337	17.2	-0.65	4.4	0.269	1	-0.104
Ratio Tillage Fallow	7.5	-0.515	2.5	0.249	7.4	-0.349	9.7	-0.32
Ratio Tillage Sowing	4.1	0.383	2.1	0.228	3.5	-0.239	28.1	0.545
Ratio Sowing Date	9.3	0.573	3.7	0.303	5.5	-0.301	2.6	0.165
Ratio TFI Herbi	0.2	0.092	20.8	0.715	13.9	0.476	0.2	-0.049
Ratio Herbicide	0.2	0.075	26.6	0.809	12.3	0.449	0.1	0.028
Ratio TFI Insect	6.1	-0.503	8.1	-0.01	1.1	0.285	5.7	0.563
Ratio TFI Fongi	7.1	-0.466	0	-0.446	5	0.131	30	0.246
Ratio TFI Mollu	2.5	-0.298	3.1	0.274	7.9	0.359	2.9	0.176
Ratio Nitrogen	2.1	-0.271	3.5	-0.295	24.1	0.628	0.2	-0.045

Supp. Table I.2: Number of fields (green gradient) and cropped area (red gradient) per strategy and per farmer over the 950 ha area of the Fénay Platform.

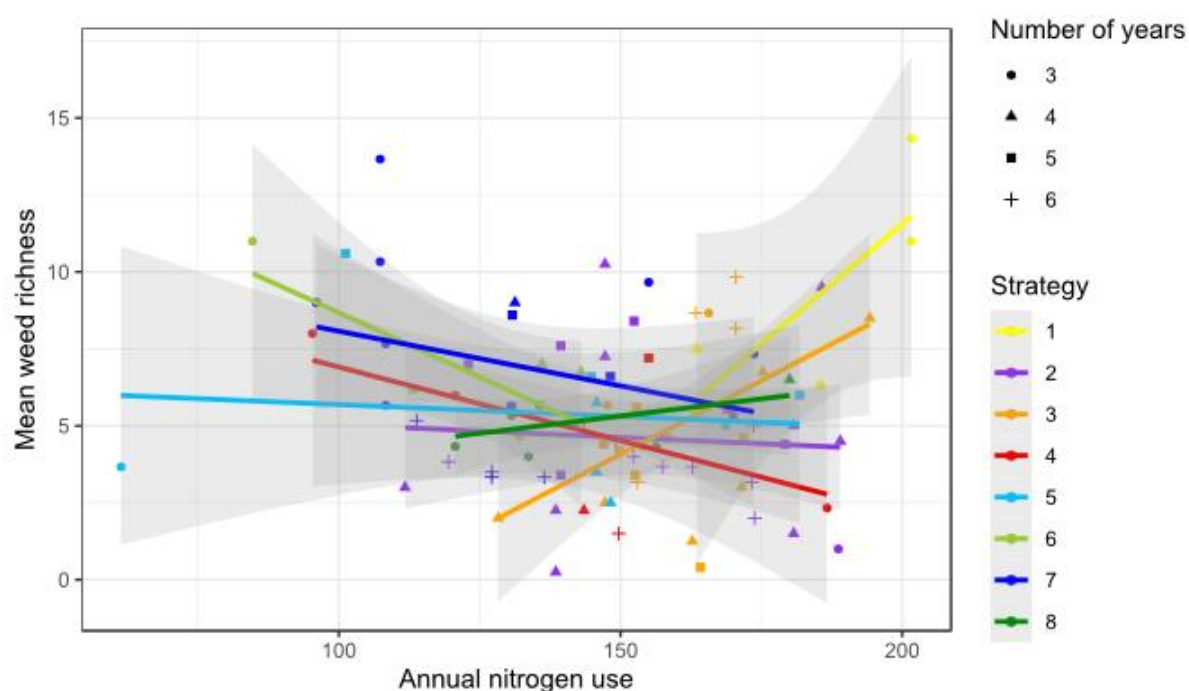
Farmer	Nb of Strategies	Strategy 1		Strategy 2		Strategy 3		Strategy 4		Strategy 5		Strategy 6		Strategy 7		Strategy 8	
		Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)	Nb fields	Surface (ha)
F01	3					1	5.1			1	1.9					5	17.8
F02	1			1	10.8												
F03	1			4	5												
F04	1			5	44.6												
F05	2							1	0.7					1	10.2		
F06	1					28	140.3										
F07	1			12	34.5												
F08	2			1	11.3	5	33.5										
F09	1	3	22.8														
F10	2											2	11.1			2	9.3
F11	2					1	7.8			1	1.7						
F12	3									17	79.8			2	5.3	10	32
F13	1											1	1.1				
F14	3											3	25.4	3	13.4	4	8.7
F15	3									1	4.2			10	28.3	1	5.9
F16	2			5	22.6			11	50.3								
F17	2													7	12	1	5.6
F18	1													5	9.9		
F19	1	6	38.5														
F20	1			3	16.2												
F21	1													1	0.1		
F22	2					7	30.3					30	73.7				
F29	1							1	1.1								



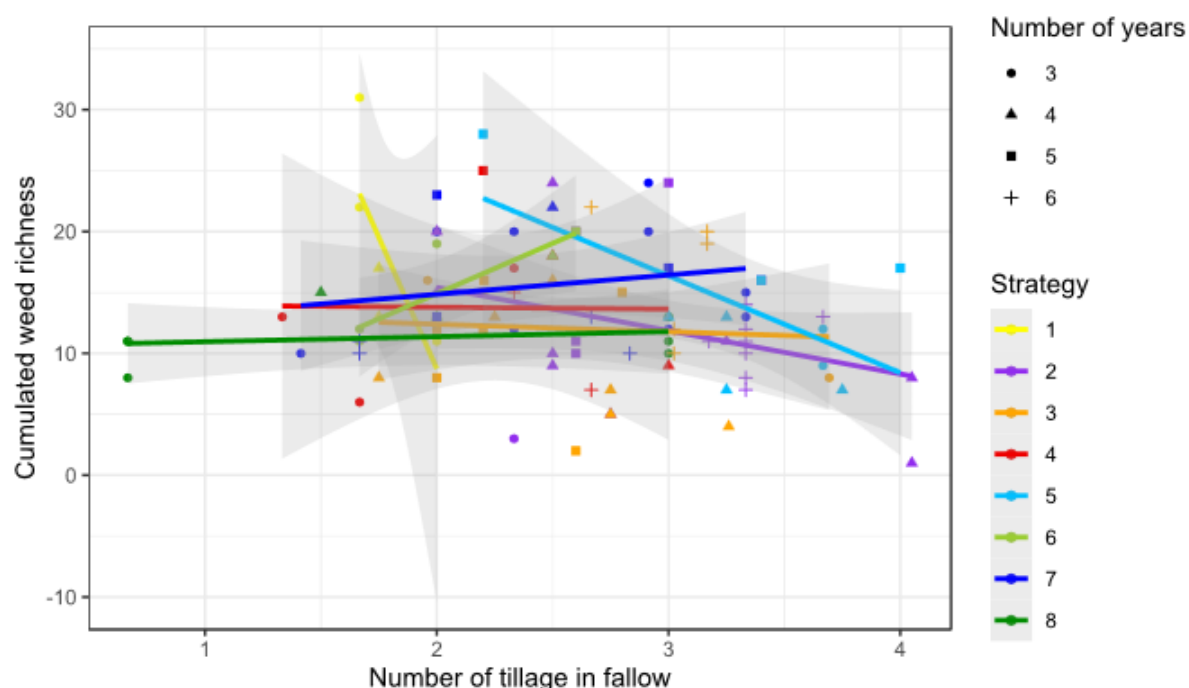
Supp. Figure I.1: Regression of the mean annual weed species richness vs the mean annual herbicide TFI (Treatment frequency index) averaged over the 2008-2013 period. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the model and presented here.



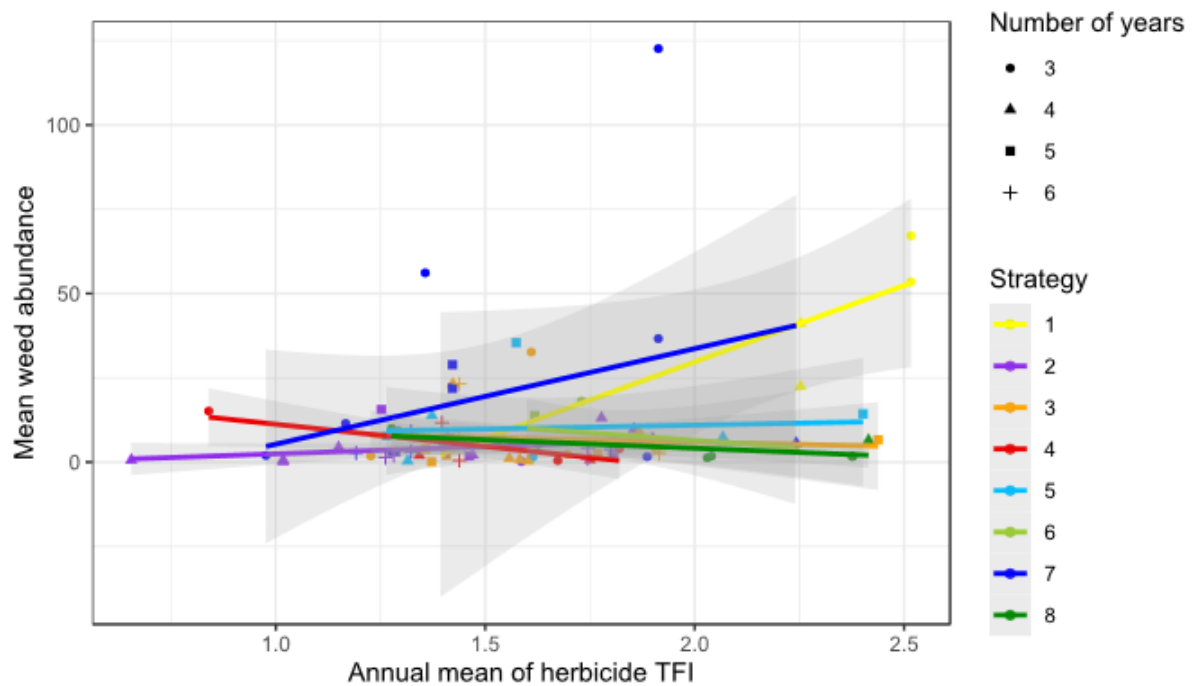
Supp. Figure I.2: Regression of the cumulated weed species richness on the mean annual herbicide TFI (Treatment Frequency Index) averaged over the 2008-2013 period. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the model and presented here.



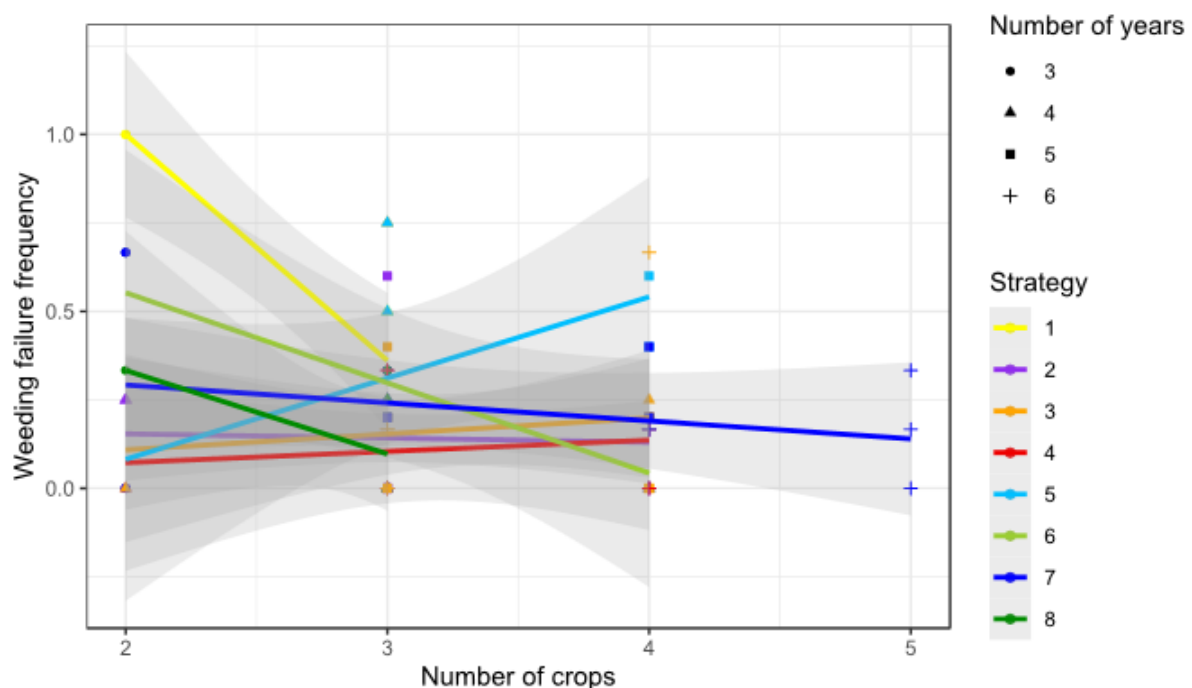
Supp. Figure I.3: Regression of the mean annual weed species richness on the mean annual use of nitrogen (kg ha^{-1}) averaged over the 2008-2013 period for the eight crop management strategies. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the model and presented here.



Supp. Figure I.4: Regression of the cumulated weed species richness on the mean annual number of tillage operations during the summer fallow averaged over the 2008-2013 period for the eight crop management strategies. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the model and presented here.



Supp. Figure I.5: Regression of the mean annual total weed abundance (plant.m⁻²) on the mean annual herbicide TFI averaged over the 2008-2013 period for the eight crop management strategies. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the model and presented here.



Supp. Figure I.6: Regression of the weeding failure frequency (*i.e.* the proportion of years with at least one weed species reaching a density of more than 3 plants.m⁻² after weeding) on the number of crops grown during the 2008-2013 period for the eight crop management strategies. As weed variables were derived from data covering three to six years over the six years of surveys, the number of years was included as a covariable in the model and presented here.

Chapitre II :

Caractérisation taxonomique et fonctionnelle des communautés adventices d'interface



Résumé du chapitre

Rappel : Dans les paysages agricoles, les adventices sont présentes dans différents habitats. De nombreuses études ont mis en évidence que les interfaces des parcelles agricoles (zone située entre le premier rang de la culture et la bordure pérenne) présentent des communautés adventices plus riches et abondantes que le centre des parcelles. Les interfaces sont donc considérées comme des zones refuges dans la mesure où elles contiennent des espèces qui étaient présentes dans les parcelles dans les années 1970, mais qui ont aujourd'hui disparu des pleins champs. La littérature scientifique semble indiquer qu'une partie des espèces présentes dans l'interface résulte d'une dispersion depuis les bordures extérieures. Cependant, on dispose de peu d'éléments pour établir si cette flore particulière résulte aussi d'un plus faible impact des pratiques, que ce soit via une plus faible compétition de la culture et/ou une plus faible intensité des pratiques agricoles (par ex. fertilisation, désherbage), que dans le plein champ. Les perturbations moins intenses au niveau de l'interface pourraient également être à l'origine d'une stabilité inter-annuelle des communautés plus importante, comparée à celle observée en plein champ, où la flore est principalement modulée par la culture en place et l'intensité des pratiques annuelles. Une analyse des caractéristiques fonctionnelles (traits dominants) des espèces de l'interface et du plein champ pourrait apporter des éléments de réponse (Figure 10). Cependant, peu d'études se sont intéressées à la comparaison des communautés de plein champ et d'interface à l'échelle pluri-annuelle, réel reflet du pool d'espèces en capacité de se maintenir et de s'établir dans ces habitats.

Questions de recherche :

- Quelles différences taxonomiques et fonctionnelles existe-t-il entre les communautés d'interface et de plein champ ? Quelles sont les particularités fonctionnelles des espèces d'interface ?
- Répondent-elles de la même manière aux effets des stratégies agricoles ?

Matériels et méthodes mobilisés : Nous avons analysé la composition et la structure des communautés adventices de plein champ et d'interface de 60 parcelles de la zone, pour lesquelles nous disposons de relevés de flore en continue de 2008 à 2013 et sur lesquelles nous avons décrit les stratégies agricoles dans le chapitre I. Les communautés étudiées correspondaient pour chaque parcelle à l'assemblage des 6 communautés observées de 2008 à 2013. L'objectif est ainsi de se focaliser sur une communauté composite, reflet de l'effet long-terme de la stratégie agricole sur la flore du plein champ et de l'interface. Après avoir analysé

la composition des communautés, nous avons étudié la distribution individuelle de 6 traits fonctionnels en fonction de la localisation (plein champ vs interface) et de la stratégie agricole (identifiée dans le chapitre I). De plus, nous avons identifié des groupes fonctionnels (groupes d'espèces présentant des valeurs de traits fonctionnels similaires) et étudié leur proportion relative entre le plein champ et l'interface de chaque stratégie agricole.

Résumé des résultats : Nous avons confirmé que les communautés d'interface sont taxonomiquement différentes de celles du plein champ, plus riches et plus abondantes. Nous avons aussi mis en évidence qu'elles sont généralement plus stables entre années et fonctionnellement plus diverses. La distribution des valeurs de traits est généralement plus large dans l'interface, traduisant une niche écologique plus grande. Il ressort ainsi que les communautés d'interface sont composées d'espèces observées dans le plein champ, d'espèces typiquement associées aux bordures herbacées et d'espèces ayant des caractéristiques similaires de celles du plein champ mais qui y sont pourtant absentes. Ces différences sont en partie expliquées par le fait que la stratégie agricole impacte moins les communautés adventices au niveau de l'interface que du plein champ.

Portée des résultats pour la thèse : Ces résultats mettent donc en évidence que l'interface des parcelles possède une flore unique, aux caractéristiques fonctionnelles particulières, plus riche et abondante. Bien que représentant une surface restreinte à l'échelle de la parcelle (quelques dizaines de centimètres de large sur le périmètre), les interfaces pourraient donc jouer un rôle important dans la fourniture de services. Néanmoins, les résultats démontrent que sur les 147 espèces adventices recensées, seules 46 sont observées uniquement dans les interfaces. Une grande partie des adventices sont donc en capacité de se retrouver dans les deux habitats. Or les résultats de ce chapitre II indiquent que l'effet des pratiques de gestion est moindre dans les interfaces. Cela suggère que pour une même espèce adventice, la croissance et la phénologie pourraient être différentes entre les deux localisations.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication soumise à la revue *Basic and Applied Ecology*.

Taxonomic and functional characteristics of field edge weed communities along a gradient of crop management intensity

Séverin Yvoz ¹, Sandrine Petit ¹, Emilie Cadet ¹, Fabrice Dessaint ¹, Stéphane Cordeau ^{1*}

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

* Corresponding author: stephane.cordeau@inrae.fr; Tel. +33 3 80 69 32 67

Submitted to *Basic and Applied Ecology*.

Abstract

The widespread loss of weed diversity is raising important concerns. Field edges could play a major role in the maintenance of weed diversity in arable landscapes as these habitats still harbour high weed diversity, owing to either a reduced farming management intensity and/or to spillover of species from adjacent perennial field margins. Here, we investigated the taxonomic and functional characteristics of weed communities of field edges and their associated field cores over six consecutive years in 60 arable fields along a gradient of crop management intensity. We found that field edges communities were richer, more functionally diverse and more stable over years than field core communities. The distribution of individual functional traits differed in the field edge compared to field core, with higher values for seed mass and nitrophily (Ellenberg.N), and a wider distribution of Specific Leaf Area (SLA) values. The unimodal distribution of plant height and Leaf Dry Matter Content (LDMC) observed in field cores became bimodal in field edges. Field edges contained species with ecological strategies associated with field cores (ruderal and competitor strategies) plus a conservative strategy which could be explained by a spillover from the close boundary. The number of species within each strategy was consistently higher in the field edges, suggesting the refugia role of field edges for field core species. Crop management impacted field edge communities, though to a lesser extent than field core communities whereas the functional difference between the two habitats was less marked when crop management intensity was lower. These results indicate that field edges harbour a unique assemblage of species, highly contribute to the maintenance of weed diversity in arable landscapes and could be a major source of species that have now disappeared from the core of arable fields, should the intensification of crop management in field cores reverse.

Keywords: biodiversity conservation, agroecology, functional ecology, ecological strategy, species spillover, plant traits, field margin, disturbance.

1. Introduction

Arable weeds are increasingly considered as key organisms supporting essential ecosystem services in agroecosystems (Blaix et al., 2018). However, agricultural intensification, including simplification of crop rotations and increased use of external inputs such as fertilisers and herbicides, has led to their widespread decline in many parts of the world during the last decades (Andreasen et al., 1996; Fried et al., 2009b). The loss of weed diversity in arable landscapes is raising important concerns as the drastic reduction of these primary producers may trigger the decline of other taxa (Marshall et al., 2003), with adverse consequences on agroecosystem functioning.

It is often suggested that the edge of arable fields, which corresponds to the small disturbed area between the grass margin and the first row of the crop, could play a major role in the maintenance of weed diversity (Rotchés-Ribalta et al., 2015). These edges have been shown to shelter up to twice as many weed species as the adjacent field core (Cordeau et al., 2012b), although this can vary greatly depending on how much agricultural practices conducted in the field impact the field edge (De Snoo, 1997; José-María et al., 2013). However, these comparisons are often conducted at the annual scale which may underestimate weed diversity in field cores, as crop type is a strong environmental filter for weeds (Fried et al., 2008).

A higher level of weed diversity in field edges could result from two main processes. First, it is often argued that field edges are less subjected to fertiliser and herbicide inputs than field cores, and as such, field edges could harbour weed species adapted to arable conditions but unable to cope with the high level of disturbance in intensively managed field cores, *i.e.* frequent tillage, and high herbicide and nitrogen inputs (Kovács-Hostyánszki et al., 2011). Similarly, field edges could shelter the least competitive weed species unable to withstand the increasing use of highly competitive crop varieties (Seifert et al., 2014). Field edges would thus act as a refugia for arable weeds, an idea supported by diachronic studies showing that some species that were widespread in field cores some decades ago are now only observed in the edge of fields (Fried et al., 2009b). This would also explain why the differences in weed diversity between the edge and the core are less marked when fields are under less intensive or organic management (Romero et al., 2008; Roschewitz et al., 2005). Another hypothesis for the higher weed diversity found in field edges is that they harbour species that have spilled over from neighbouring habitats, and notably perennial field margins (Dutoit et al., 1999; Metcalfe et al., 2019; Poggio et al., 2013). This is supported by studies showing that field edge weed communities are composed of species commonly observed in the adjacent boundary (Cordeau

et al., 2012a; Marshall and Moonen, 2002; Romero et al., 2008; Wilson et al., 1995). Each of these two processes could explain the higher weed diversity observed in field edges compared to field cores but their relative contribution remains unclear.

One way to assess the relative contribution of these two processes and assess the real contribution of field edges in weed diversity is to examine the taxonomic and functional composition of field edge weed communities at a pluri-annual scale. Functional weed ecology approaches have proven successful in investigating how different factors select for different types of weeds and different levels of weed diversity (*e.g.* Cordeau et al., 2017a; José-María et al., 2011; Ryan et al., 2010; Storkey et al., 2010). Comparisons of the distribution of key weed response traits in the field edges and the field cores could help deciphering the relative role of the ecological processes at play. For example, the spillover of species from the grass margin to the field edge would be reflected by a high proportion of perennials such as geophytes and hemicryptophytes (Grime's strategies C and CR). Field edges could also shelter species expressing a shade avoidance syndrome (high height and low specific leaf area) not observed in field cores (Perronne et al., 2014).

In this study, we analyse the taxonomic and functional differences of field edge and field core weed communities recorded for six consecutive years in 60 fields under different crop management intensity. We expect that field edge communities are richer than field cores and their composition more stable between successive years. We hypothesise that (i) the distribution of key plant characteristics, namely Height, Specific Leaf Area (SLA), Leaf Dry Matter Content (LDMC), Seed.mass, Ellenberg.N, Ellenberg.L will differ between field edge and field core communities, (ii) the functional profiles of field core and edge weed communities will differ due to discrepancies in the relative representation of different functional groups of weed species between the two habitats (iii) field edge communities will contain species now disappeared from the field core, and thus functional differences between field edge and field core communities will decrease as the intensity of crop management decreases.

2. Material and methods

2.1 Study system

The study was carried out on the Fénay study site (950 ha) located near Dijon in eastern France (47°13'N, 5°03'E). We assume homogeneous continental climate conditions across the area with an average temperature of 10.7°C and an average precipitation of 744 mm per year, mainly in winter. Between 2008 and 2013, rotations were mainly composed of a three-year

rotation based on a *Brassicaceae* crop and winter cereals. Some rotations included more rarely spring (*e.g.* barley, peas) and/or summer crops (*e.g.* sunflower, soybean). Since 2004, annual interviews with farmers of the studied area have documented their practices in each field and enabled to classify crop management into eight management strategies (Yvoz et al., 2020b). This classification was based on 14 indicators describing the diversity of the rotation and the intensity of the main practices (ploughing, tillage, nitrogen and pesticide use...). The eight crop management strategies reflected different gradient of farming management intensity (*i.e.* intensity of tillage, herbicide and fertiliser use, crop diversity).

Here, we selected 60 fields representing five of the eight strategies, described in Supp. Table II.1. Strategy S2 (17 fields) is characterised by short rotations with winter crops, based on mouldboard ploughing and chemical crop protection. Strategy S3 (14 fields) gathers short rotations with winter crops, based on tillage practices, chemical crop protection with herbicide split applications. Strategy S5 (8 fields) combines moderately diversified rotation based on low use of mouldboard ploughing and fertilisation, but high herbicide and other tillage operations. Strategy S7 (15 fields) is characterised by diversified successions with spring crops and low use of mouldboard ploughing and pesticides. Strategy S8 (6 fields) gathers diversified rotations including summer crops, reduced tillage and fertilisation but exhibits a heavy reliance on herbicides.

2.2 Weed data

Weed surveys were carried out annually between 2008 and 2013 in the 60 fields. The timing of the survey was adapted to the crop type and conducted after most of the weeding operations (*i.e.* March for winter crops, April for spring crops and June for summer crops). In each field, weed communities were surveyed the same day in the core and the edge of the field, leading to a dataset of 720 weed surveys. As described by Yvoz et al. (2020b), weeds were recorded in field cores following a “W” pattern within a 2000 m² area (50 m by 40 m) located 20 m away from the grass margin. Weeds in field edges were recorded in a 50 m linear transect alongside the grass margin, in front of the field core sampled area. The width of this sampled area corresponded to the space between the first row of the crop and the grass margin, *i.e.* averaging 30 cm width. In both areas, weeds observed were identified to the species level except for 16 taxa. Their abundance was estimated visually using the scale developed by Barralis (1976) with 6 classes (one individual in the 2000 m² area, <1, 1-2, 3-20, 21-50, and 51-100 individuals.m⁻²). The total weed abundance was computed using the centre of each density class (0.0005, 0.5, 1.5, 11.5, 35.5, and 75.5 individuals.m⁻², respectively) to be able to

sum species densities. For the core and the edge of the 60 fields, we estimated the cumulated community by averaging the abundance of the six annual surveys for each species (abundance of zero when the species was not observed). Subsequent analyses are applied on the 120 cumulated weed surveys.

Weed species were described with four functional traits and two ecological indicators (thereafter called traits), all known to respond to the intensity of disturbances (tillage, nitrogen or herbicide use) and/or to the competition for resources (light and nutrient) (Table II.1 and detailed description and references in Supp. Table II.2). Data were collected from the literature, using different databases. For the Specific Leaf Area (SLA) and the Leaf Dry Matter Content (LDMC) the median value was kept for each species. For the taxa not identified to the species level, we use data from the most frequently observed species in the area. Data for SLA, LDMC and seed mass were missing for seven, seven and three weed species, respectively. In that case, the mean values of all the other species were implemented for the species clustering and these species were ignored for the trait distributions.

Table II.1: Species traits/indicators used and their description. Range [minimum – maximum] of the variables for the 147 studied weed species. A detailed justification of trait selection with references could be founded in Supp. Table II.2.

Traits or Indicator values	Unit	Description	Source	Range [min-max]
Height	cm	Ability to compete for light; negatively correlated with soil tillage and to disturbance; proxy of the competitive strategy	(Mamarot and Rodriguez, 2014; TelaBotanica, 2020)	[7-150]
Specific leaf area (SLA)	m ² /kg	High for ruderal plants from disturbed area: efficiency of light interception; correlated with growth rate; increase with light competition	LEDA Traitbase (Kleyer et al., 2008)	[8.6-48.5]
Leaf dry matter content (LDMC)	mg/g	Negatively correlated with disturbance level; indicator of biomass conservation	LEDA Traitbase (Kleyer et al., 2008)	[84-408]
Seed.mass	mg	Negatively correlated with soil disturbance; linked to seed dormancy and persistency	Seed information database (Kew, 2020)	[0.0-33.5]
Ellenberg.N		Response to the soil nitrogen availability; indicator of the type of habitat, especially arable crop	Baseflor (Julve, 1998)	[1-9]
Ellenberg.L		Response to the light resource availability; impacted by the sowing density or row spacing	Baseflor (Julve, 1998)	[4-9]

The 120 weed communities were described by five metrics: species richness (Sp_Richness), total abundance (Abundance), Shannon-Wiener diversity index (Shannon), functional diversity (FD) and inter-annual species turnover (Turnover, calculated as the number of species either gained or lost relative to the total number of species observed between two consecutive years). The functional diversity was calculated as the Rao's quadratic entropy computed from the species-species distance matrix based on the six traits (Table II.1) using the *dbFD* function from the [FD] package of R (R Core Team, 2019). The turnover was calculated as the proportion of gained and lost species between two successive years (here from 2008 to 2013) using the function *turnover* from the package [codyn]. Turnover ranges from 0 to 1 and is high when the proportion of species shared between two successive years is low.

2.3 Statistical analyses

2.3.1 Weed community composition

Linear or generalised linear mixed models using the *lmer* and *glmer* functions from the [lme4] package, were used to test the effect of the Within-field location (edge vs core of the field), the crop management Strategy and their interaction on weed metrics (see Table II.2 for details on models). Abundance was analysed using a log transformation and Sp_Richness a Poisson regression. Turnover was analysed using a beta-regression (package [glmmTMB]). The field was added as a random effect to consider that edge and core surveys are paired within fields (Table II.2). Main effects were tested by a type II ANOVA applied with the *Anova* function from the [car] package and differences between Strategies and Within-field locations were estimated using the function *emmeans* from the [emmeans] package and the function *cld* from the [multcomp] package. We checked for spatial autocorrelation and normal distribution in residuals of the five models.

Table II.2: Description of the five models used to analyse the weed community indicators.

Indicator	Fixed effects	Random effects	Model	Distribution	R function
Sp_Richness	Strategy*Field Location	(1 Field)	GLMM	Poisson (log)	glmer
Abundance	Strategy*Field Location	(1 Field)	GLMM	Gaussian (log)	glmer
Shannon	Strategy*Field Location	(1 Field)	LMM	Gaussian	lmer
FD	Strategy*Field Location	(1 Field)	LMM	Gaussian	lmer
Turnover	Strategy*Field Location	(1 Field)	GLMM	Beta-regression	glmmTMB

Differences in cumulated weed community taxonomic composition were visualized with a distance based redundancy analysis (dbRDA) based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix accounting for weed presence and abundance with the *capscale* function from the [vegan] package. The field was added as a random effect in the dbRDA (*i.e.* strata argument) to account for the paired field edge and core. The effects of Within-field location, Strategy and their interaction on community composition were tested with a permutation-based anova (N = 999 permutations) using the *adonis* function ([vegan] package), preceded by a check of dispersion homogeneity between factors (Within-field location, Strategy and their interaction) using the *betadisper* function ([vegan] package).

2.3.2 Traits distribution

We compared the distribution of the six traits (Table II.1) between field edge and field core communities for each crop management strategy. Cumulated weed communities were first averaged by crop management strategy (N = 5) and within-field location (N = 2) leading to 10 community compositions. Within each of the five crop management strategies we compared the distribution of the 6 traits (Gaussian kernel density estimation weighted by the relative abundance of each species calculated with the *density* function in R) between the core and the edge of the field using the approach described by Perronne et al. (2014) and Bourgeois et al. (2019). We computed the dissimilarity of traits distribution using the *overlapTrue* function from the [overlap] package. In a way to test the significativity of the dissimilarities, we used a randomization method to test whether the overlap between within-field locations in each crop management strategy was significantly lower than the null hypothesis (random layout of the weed community between within-field locations). The randomization procedure was implemented within each crop management strategy by random permutations of the cumulated weed communities between field edge and field core. Thus, we generated 10,000 random distributions and implemented a one-tailed direct test of significance for the non-random structure (p-value < 0.05). P-values were estimated as the proportion of random distributions having an overlap value lower than the observed overlap. Bonferroni adjustments were applied per functional trait to deal with multiple comparisons within the five crop management strategies.

Table II.3: Effects of crop management Strategies (S2 to S8) and Within-field locations (FE: field edge, FC: field core) on the 5 metrics describing the cumulated weed communities (mean values and standard errors estimated by the models with the [emmeans] package). n is the number of fields sampled for each crop management strategy. P-values were based on a type II ANOVA applied on the results of the (generalized) linear mixed models presented in Table II.2 (P-values < 0.05 are in bold).

Strategy	Mean values estimated by the models (standard errors)										P-values		
	S2 (n=17)		S3 (n=14)		S5 (n=8)		S7 (n=15)		S8 (n=6)		Within-field location	Strategy	Interaction
Within-field location	FC	FE	FC	FE	FC	FE	FC	FE	FC	FE			
Sp_Richness	12.4 (0.91)	36.6 (1.75)	14.9 (1.12)	38.8 (2.03)	17.7 (1.61)	40.3 (2.67)	19.4 (1.26)	41.3 (2.02)	20.6 (2.04)	33.4 (2.73)	<0.001	<0.05	<0.001
Abundance	4.09 (1.56)	30.46 (3.08)	4.92 (1.78)	28.81 (3.38)	14.49 (2.82)	35.81 (5.20)	16.01 (2.18)	36.01 (3.96)	4.41 (2.90)	30.28 (5.00)	<0.001	NS	<0.01
Shannon	1.47 (0.12)	2.13 (0.12)	1.70 (0.13)	2.32 (0.13)	1.49 (0.17)	2.41 (0.17)	1.84 (0.12)	2.32 (0.12)	2.26 (0.19)	2.27 (0.19)	<0.001	<0.1	<0.05
FD	0.007 (0.0008)	0.011 (0.0008)	0.006 (0.0009)	0.012 (0.0009)	0.006 (0.0011)	0.013 (0.0011)	0.007 (0.0008)	0.011 (0.0008)	0.010 (0.0013)	0.014 (0.0013)	<0.001	<0.1	<0.1
Turnover	0.77 (0.02)	0.64 (0.03)	0.77 (0.03)	0.63 (0.03)	0.73 (0.04)	0.58 (0.04)	0.69 (0.03)	0.66 (0.03)	0.78 (0.04)	0.62 (0.05)	<0.001	NS	NS

2.3.1 Weed functional groups

To integrate all six traits, we classified the 147 observed weed species into functional groups and analysed their relative proportions between within-field locations and strategies. Firstly, we identified functional groups using a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) following a Principal Component Analysis (PCA) implemented on the six traits (Table II.1) with the *HCPC* and *PCA* functions from the [FactoMineR] package. Groups were not consolidated. The number of clusters kept was decided after examination of the dendrogram and confirmed using the gain of explained variance when adding clusters. Species' characteristics belonging to each functional groups were finely described using a one-way analysis of variance (*catdes* function from the [FactoMineR] package). Secondly, we compared the distribution of the functional groups between field edge and field core of the five crop management strategies. First, we summed for each functional group the abundance of the surveys by within-field location and crop management strategy. The effects of Strategy, the Within-field location and their interaction on the distribution of the functional groups were carried out using an independance model with the *mosaic* function from the [vcd] package. Significativity of the effects were tested using a Pearson Chi-squared test helped to the *assocstats* function from the [vcd] package. Finally, the effects of the Within-field location, the Strategy and their interaction were analysed on the species richness and the turnover within each functional group.

3. Results

A total of 147 weed species were recorded among which 46 were solely observed in field edges and 6 solely observed in field cores.

3.1 Weed community structure and composition

The richness, taxonomic and functional diversity and abundance of weed communities were always higher in field edges than in field cores (Table II.3). The turnover of communities was always lower in field edges than in field cores. Richness, abundance and taxonomic weed diversity in field core also responded to farming strategies (interaction term); they were higher in strategies with diversified rotations (S7, S8) and lower in short rotations using pesticides and ploughing (S2).

Compositions of the 120 weed communities differed between Within-field location and Strategy (Figure II.1, p -values < 0.001), but were not impacted by the interaction. The dbRDA

axis 1 (16.09% of the variation) separated weed communities according to their Within-field location (Figure II.1.a). Very few species were more frequent and abundant in field cores (*i.e.* positively correlated with axis 1, Figure II.1.b) and field edge communities harboured high proportion of grasses and perennials (*e.g.* *Elytrigia repens*, *Poa trivialis*, *Poa pratensis*, *Bomus* spp., *Centaurea jacea*, *Potentilla reptans*, *Achillea millefolium*). Crop management strategies were separated along the dbRDA axis 2 (explaining 2.44% of the variability, Figure II.1.a), with similar distribution of the strategies along axis 2 for field edge and field core communities. Strategy 8 (*i.e.* diversified crop rotation with high proportion of summer crops) was negatively correlated with axis 2 and mainly associated with summer-germinating species (*e.g.* *Chenopodium hybridum*, *Mercurialis annua*) while the other strategies were associated with autumn-germinating species (*e.g.* *Viola* sp., *Veronica arvensis*). The analysis of the intra-factor variance homogeneity showed no significant differences between Strategies nor between combination of Within-field locations and Strategies (p -values > 0.05). However, field core weed communities were significantly more diverse than field edge communities (p -value < 0.001), as shown by the wider ellipses for field core communities (Figure II.1.a).

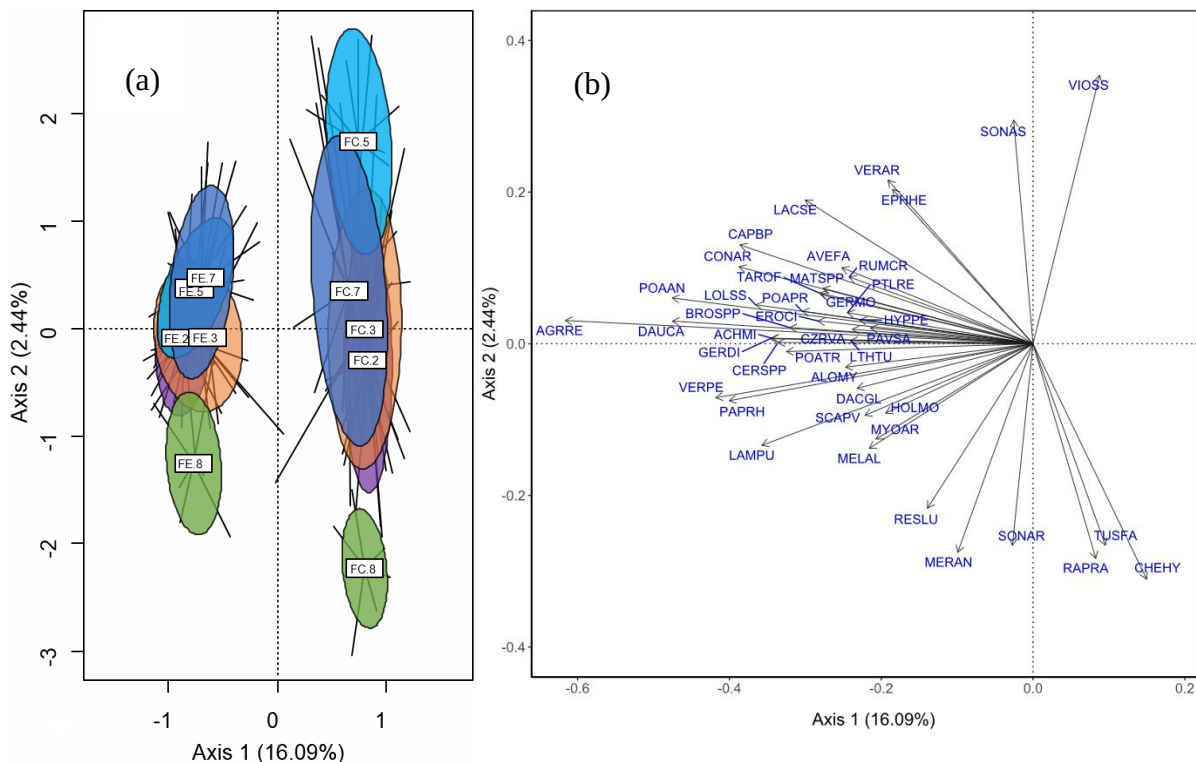


Figure II.1: Distance-based Redundancy Analysis (dbRDA) implemented on the species by site (147 x 120) matrix with the cumulative weed survey over the six-year period using the Bray-Curtis dissimilarity. (a) Grouping of the weed communities according to the 10 within-field location:strategies (*i.e.* the combination of the five crop management strategies (2, 3, 5, 7 and 8) and two within-field locations (FE: field edge and FC: field core)). Ellipses show 95% confidence intervals. (b) Correlations of the weed species ($p < 0.05$) with the two first axes of the dbRDA. Species are named according to their EPPO codes <https://gd.eppo.int/>

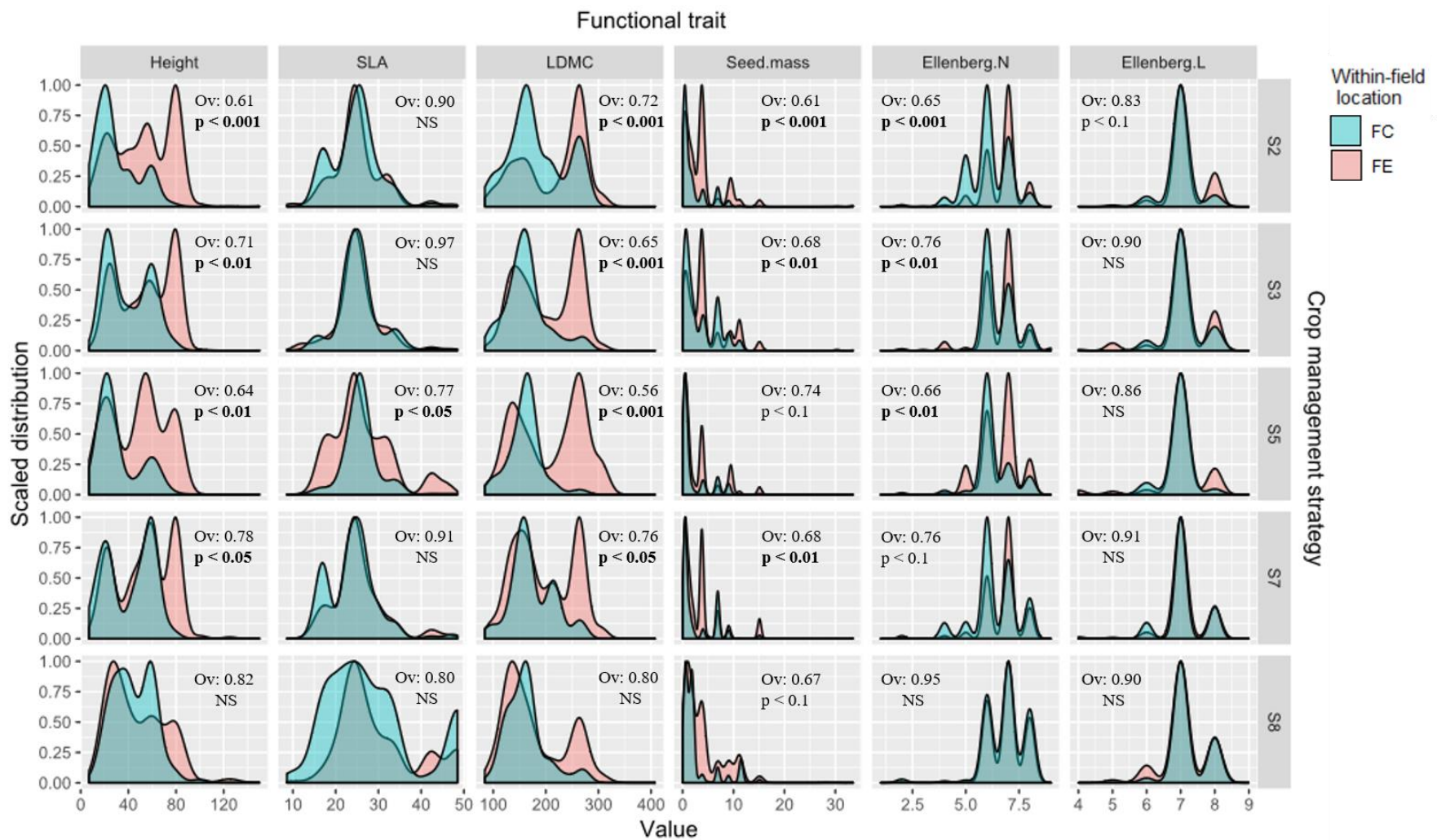


Figure II.2: Effects of the Within-field location (FC: field core, FE: field edge) and crop management Strategies (S2 to S8) on the distribution of six traits (Table II.1 for details and units). Overlaps (Ov) of traits distributions between locations are compared within strategy to the null hypothesis using a one-tailed direct test of significance for non-random distribution, based on 10,000 randomizations of weed communities. P-values in bold are significant ($p < 0.05$). NS: $p > 0.1$.

3.2 Functional traits distribution

The distributions of traits values differed between field edges and field cores (Figure II.2) except for Ellenberg.L (overlap > 0.83) and SLA (only significant in S5). The effect of the Within-field location was dependant of the management strategy (Figure II.2). We detected three major differences in the distribution of traits between field edges and field cores, (i) the mean trait value shifted, with higher values in the edge (*e.g.* Seed mass, Ellenberg.N), (ii) the unimodal distribution of some traits in field cores became bimodal in field edges (*e.g.* LDMC, Height), and (iii) there was a wider distribution of trait values in field edges, *i.e.* a higher standard deviation was observed (*e.g.* SLA). Field edges displayed a higher proportion of tall plants (> 60 cm), with heavier seeds (> 3 mg), higher LDMC (> 220 mg/g) and higher nitrophily (Ellenberg.N > 7 in S2, S3 and S5). The most conventional/intensive strategies (*i.e.* low crop diversification, high use of inputs) such as S2, S3 and S5 showed the highest differences in trait distributions between field edges and cores (with 4 out the 6 traits differing), compared to the least intensive strategies (*e.g.* high crop diversification, low input use) such as S7 (3 traits differing) and S8 where the distribution of traits was similar in field edges and field cores.

3.3 Weed functional groups

The 147 weed species were grouped into four weed functional groups (Supp. Figure II.1). All six traits significantly contributed to the grouping (p-values < 0.001) with, in decreasing order of variance explained, Ellenberg.N ($\eta^2 = 0.54$), LDMC ($\eta^2 = 0.49$), SLA ($\eta^2 = 0.37$), Height ($\eta^2 = 0.31$), Seed.mass ($\eta^2 = 0.24$) and Ellenberg.L ($\eta^2 = 0.16$). The functional group 1 (FG1) gathered 44 weed species (Supp. Figure II.1c) with low LDMC, Seed.mass, Height and Ellenberg.L values, but high SLA and Ellenberg.N values (Figure II.3), and thus typically refers to ruderal species (*i.e.* short life cycle, with rapid growth in habitat with high level of nutrient and low level of light, producing a lot of small seeds). FG2 gathered 27 weed species (Supp. Figure II.1c) with low Height, Seed mass, SLA and Ellenberg.N values (Figure II.3), and thus typically refers to stress-tolerant species (*i.e.* adapted to habitat with low levels of nutrient limiting plant growth). FG3 gathered 36 weed species (Supp. Figure II.1c) with low SLA but high LDMC (Figure II.3) and thus refers to a conservative ecological strategy with a slow growth rate with persistent leaves. Finally, FG4 gathered 40 species (Supp. Figure II.1c) with low SLA and LDMC, but high Seed.mass, Height, Ellenberg.N and Ellenberg.L values (Figure II.3), typically referring to a competitive ecological strategy (*i.e.* tall

species with big seed enabling fast growth at seedling stage, responding to high levels of resources).

Field edges harboured more species of each functional group than field cores (from +2 species in FG2 to +7 in FG3) (Table II.4), but it is not significant for FG1 in S5 and for FG2 in S5 and S8. The richness of FG3 and FG4 in field core is significantly lower in S2 (-2 species than S3 and S7 and -2.5 species than all the other strategies respectively). Concerning the turnover, FG1 and FG4 respond neither to the location nor the strategy, while FG2 respond only to the location and FG3 to the interaction with the strategy (Table II.4). FG2 has a higher turnover in the edge than in the core (respectively 0.56 and 0.44), while FG3 has a higher turnover in the core than the edge (respectively 0.74 and 0.59) except for S2 (low turnover in field core) and S7 (high turnover in field edge).

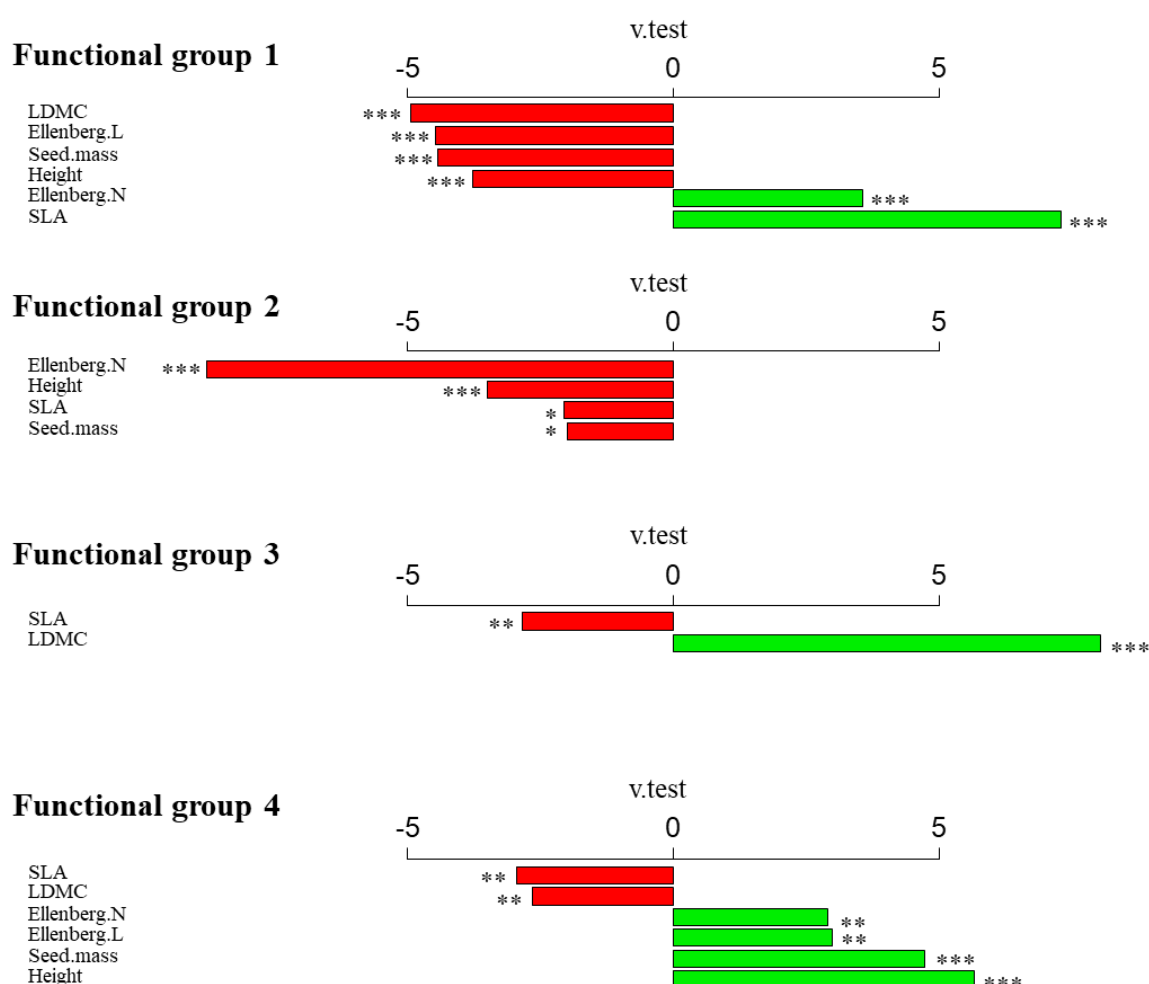


Figure II.3: Traits and indicators describing the weed functional groups. Green bars indicate the traits that are positively correlated with each functional group (v.test values > 0) and red bars show the traits that are negatively correlated with each functional group (v.test values < 0). P-values are calculated using a one-way analysis of variance. *: p-values < 0.05, **: p-values < 0.01, ***: p-values < 0.001.

The distribution of the four weed functional groups varied significantly between field edge and field core, management strategy and their interaction (p -values < 0.001 , Figure II.4). In field edges, FG3 (*i.e.* conservative ecological strategy) was over-represented while FG1 (*i.e.* ruderal species) was under-represented. In field cores, FG3 was under-represented while the three other groups were over-represented. FG1 was dominant in S5 and S8 and scarce in S2 and S3. FG2 (*i.e.* stress-tolerant ecological strategy) and FG3 were over-represented in S2 and under-represented in S8. FG4 (*i.e.* competitors) was over-represented in S3 and S7 and under-represented in S2 and S5. FG3 was the only species group less important in field cores than in field edges since the proportions of FG1, FG2 and FG4 significantly increased when moving to the centre of the field in all strategies. Concerning the conditional effects of the location within strategy, FG1 was over-represented in field core of S2, S3 and S5 and less important in the edge of S5. FG2 was over-represented in the core of S2 and S7. FG3 was significantly less dominant in field core of all crop management strategies except for S8 and more dominant in the field edge of S5 and S7. FG4 was only more represented in the core of S7 (Figure II.4).

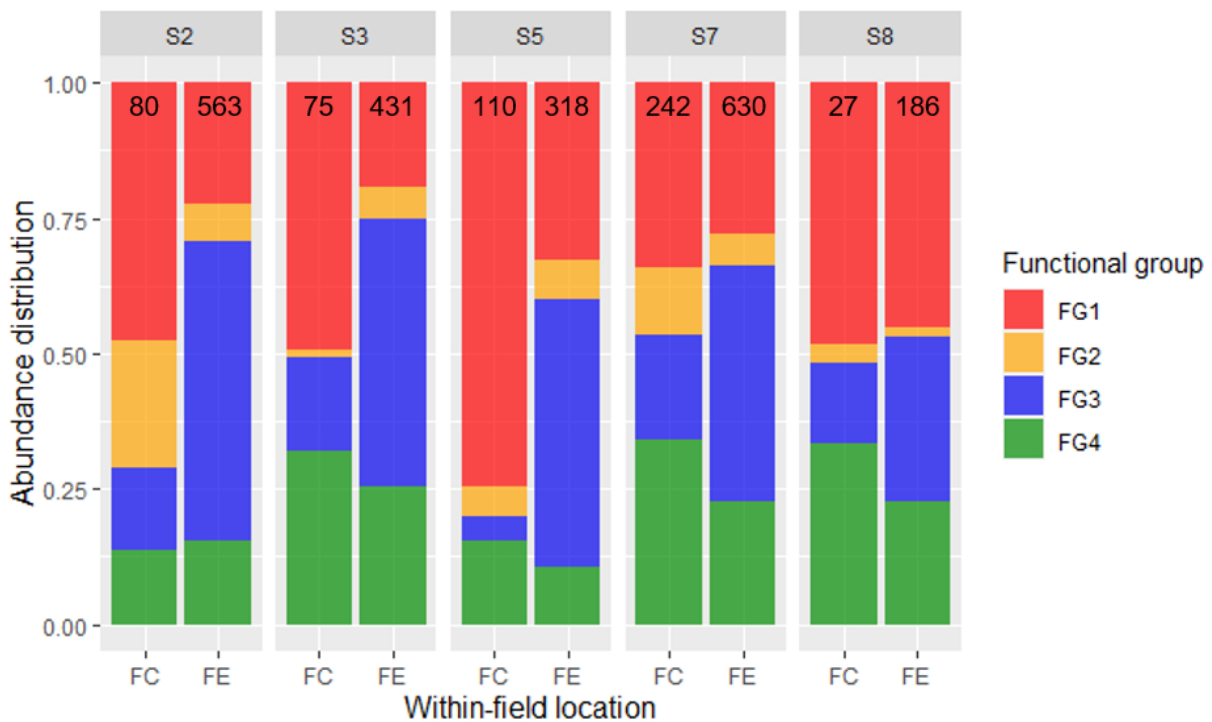


Figure II.4 : Abundance distributions of the four functional groups (FG) in the edge (FE) and the core (FC) of the 60 fields farmed with one of the five crop management strategies (S2 to S8). Numbers indicate the sum of weed abundances (ind/m²) sampled over all surveyed fields per strategy and within-field location.

Table II.4: Effects of crop management Strategies (S2 to S8) and Within-field locations (FE: field edge, FC: field core) on the species richness and the turnover of cumulated weed communities (mean values and standard errors estimated by the models with the [emmeans] package) detailed by functional groups (FG). P-values were based on a type II ANOVA applied on the results of the generalized linear mixed models presented in Table II.2 (p-values < 0.05 are in bold).

Management Strategy	Mean values estimated by the models (standard errors)										P-values		
	S2		S3		S5		S7		S8		Within-field location	Strategy	Interaction
Within-field location	FC	FE	FC	FE	FC	FE	FC	FE	FC	FE			
Sp_Richness													
FG1	5.6 (0.6)	11.8 (0.8)	4.29 (0.6)	12.2 (1.4)	6.8 (0.9)	15.25 (1.4)	6.8 (0.7)	13.8 (1.0)	8.83 (1.2)	12.2 (1.4)	<0.001	<0.01	<0.05
FG2	1.7 (0.3)	4.1 (0.5)	1.1 (0.3)	4.8 (0.6)	2.37 (0.5)	3.6 (0.7)	1.8 (0.3)	5.52 (0.6)	2.2 (0.6)	3.0 (0.7)	<0.001	NS	<0.05
FG3	2.5 (0.4)	8.7 (1.2)	4.3 (0.6)	11.1 (0.9)	3.4 (0.7)	11.5 (1.2)	4.6 (0.6)	11.7 (0.9)	4.2 (0.8)	8.7 (1.2)	<0.001	NS	<0.05
FG4	2.8 (0.4)	9.9 (0.8)	5.3 (0.6)	10.9 (0.9)	5.2 (0.8)	10.1 (1.1)	6.3 (0.7)	10.6 (0.9)	5.5 (1.0)	9.7 (1.3)	<0.001	<0.1	<0.01
Turnover													
FG1	0.73 (0.04)	0.67 (0.05)	0.73 (0.05)	0.66 (0.06)	0.61 (0.07)	0.56 (0.07)	0.69 (0.05)	0.73 (0.05)	0.76 (0.07)	0.57 (0.08)	<0.1	NS	NS
FG2	0.31 (0.06)	0.59 (0.07)	0.27 (0.06)	0.49 (0.07)	0.62 (0.09)	0.56 (0.10)	0.50 (0.07)	0.57 (0.08)	0.53 (0.12)	0.59 (0.11)	<0.01	NS	NS
FG3	0.50 (0.05)	0.55 (0.06)	0.77 (0.05)	0.62 (0.06)	0.85 (0.05)	0.57 (0.08)	0.71 (0.05)	0.62 (0.06)	0.79 (0.07)	0.57 (0.08)	<0.01	<0.05	<0.05
FG4	0.68 (0.05)	0.68 (0.05)	0.46 (0.06)	0.60 (0.06)	0.63 (0.08)	0.61 (0.08)	0.59 (0.06)	0.62 (0.06)	0.80 (0.07)	0.65 (0.09)	NS	<0.1	NS

4. Discussion

Our analysis of weed communities at a pluri-annual scale confirms the findings of studies conducted at an annual scale, namely that field edges are significantly richer and more diverse than their associated field core. We show that there are different processes acting simultaneously that lead to a higher weed diversity in field edges. Edge weed communities harbour species associated with the adjacent perennial boundary and their presence is quite constant across years. They also shelter species associated with the adjacent crop interior, though in much larger numbers than the adjacent crop, and core and edge weed communities differ less when the crop management strategy is less intensive. These two results highlight the role of field edges as refugia for arable weed species. Finally, our results suggest that the farming strategy conducted in the adjacent crop significantly affects field edge communities, as indicated by the high turnover of species associated with field conditions in field edges.

4.1 The composition of field edge weed communities

Several studies have suggested that the higher weed richness observed in field edges can result from the spillover of species from the adjacent perennial boundary (Dutoit et al., 1999; Metcalfe et al., 2019). Such species are almost never observed in the field cores (or are very transient) and are competitive species tolerant to mowing (Cordeau et al., 2012a; Marshall, 1989). Here, we indeed identified a functional group adapted to the ecological conditions of the boundary (FG3, *i.e.* tall plants with persistent leaves). Plants with such a conservative strategy are very well represented in the field edge communities of our study area and are generally quite rare in the core of fields (Poggio et al., 2013). We found that the turnover of these species was lower than that of species belonging to the other functional groups, yet, it was still quite high, highlighting the transient nature of the occurrence of such species, probably in response to crop management (Metcalfe et al., 2019).

It is also often suggested that the high weed richness observed in field edges results from the lower level of disturbance of these habitats, compared to the core of fields (Pinke and Gunton, 2014). Our analysis of trait distributions aligns with this explanation. We observed a higher seed mass in field edge communities, indicative of a less intense soil disturbance, since plants with little seeds are highly adapted to soil tillage (Gaba et al., 2017). The wider distribution of some traits in field edges compared to field cores, particularly SLA, also suggests that the ecological niche in field cores is smaller than that of field edges. Under intensive farming management, the standard deviation of traits is reduced (Bourgeois et al., 2019) and

the number of species able to survive as well. Indeed, we show here that the same functional strategies were found in field edge and in field core communities, but also that the corresponding functional groups harbour more species in the field edge than in the field core. We thus found some species highly adapted to arable conditions that are now only observed in the field edge, as shown in previous studies (Fried et al., 2009b; José-María et al., 2013).

However, we also found that the Ellenberg.N values were higher in field edges than in field cores, which we did not expect. This could be explained by the combination of two factors: a high quantity of nitrogen fertilisation applied to crops (Kleijn and van der Voort, 1997) and a low crop competition in the edge of the field compare to the core, leading to more resources available for the weeds. The studied area is indeed characterised by a high proportion of highly N demanding winter crops such as oilseed rape, mustard and winter cereals. Similarly, we expected field edge communities to exhibit a higher affinity for light (*i.e.* Ellenberg.L) than field core communities, as the amount of photosynthetically active radiations is higher in field edges in the studied fields (Yvoz et al., 2020a). The lack of such signal could result from the variability of the growing conditions over time linked to the succession of crops with various heights and growth habits, combined with a variability of surrounding vegetation and semi-natural habitats leading to a high competition for light even in field edge (Seifert et al., 2014). This high competition for light is in agreement with results from Perronne et al. (2014) highlighting a shade-tolerant syndrome in both field edge and core.

4.2 Response of field edge weed communities to crop management intensity

Our results highlight that although field edges act as refugia for weeds that are typical of arable fields, they are also habitats that are affected by farming practices implemented in the adjacent crop. Indeed, field edges were characterised by a surprisingly high turnover of weed species between consecutive years. Since crop type is a major factor shaping weed communities (Fried et al., 2008), changes in the composition of field edge weed communities from one year to the next could partly be explained by the fact that the type of crop grown in the field also changes. In addition, the high turnover of ‘conservative’ species in field edges suggests that species originating from the adjacent perennial boundary can sometimes only be transient, probably in response to farming disturbances (Metcalf et al., 2019).

It is likely that crop management strategies affected field edges weed diversity in this study, as shown in previous studies (Romero et al., 2008). The fact that we used weed data cumulated over six consecutive years enabled to detect signals regarding weed response to long-

term management strategies, including the type of rotation. Crop management strategies differed in terms of tillage intensity (Yvoz et al., 2020b), and our results suggest that low ploughing frequency (such as in strategies S3, S5 and S7) enhanced weed richness in field edges and field cores, as shown in previous studies (Murphy et al., 2006). The five crop management strategies also differed in terms of herbicide use (Yvoz et al., 2020b) and in a recent study, Metcalfe et al. (2019) showed that after herbicide application (*i.e.* at the timing we surveyed weeds), the effect of the crop, which reflects herbicide selectivity is a key factor driving field edge weed diversity. We show here that the most marked contrast between field edges and field core communities was detected under the most intensive strategy with low crop diversity and high use of inputs (S2) whereas the least marked contrast was observed in one of the most diversified strategy using low inputs (S7).

The composition of weed communities in field edges also responded to the crop management strategy implemented in the field (Figure 1). Although we detected no interaction between Strategy and Within-field locations, we observed that field edge weed communities were significantly less dispersed than field core communities (shown by the size of the ellipses in Figure 1), which suggests that they were less impacted by crop management strategy than field core communities. Besides, the impact of crop management strategy on the distribution of the functional groups was generally more marked in the core than in the edge. Indeed, ruderal species were more dominant in the field core of the most conventional/intensive strategies while stress-tolerant species were favoured in field cores conducted under strategies combining low herbicide use, and competitive species associated with low tillage intensity. Species generally found in adjacent field boundaries were less present in the edge of fields managed with strategies relying exclusively on herbicide and implementing few tillage operations. Indeed, weed communities from the core of fields in conservation agriculture tend to be more persistent (Trichard et al., 2013), leading to few differences between the core and the edge of field. These results were congruent with previous studies (Cordeau et al., 2012a; José-María et al., 2010). Contrary to the hypothesis that practices performed in the field, including herbicide or fertiliser use, might affect flora in the edge (Boutin and Jobin, 1998), our results supported those from Cordeau et al. (2010) in field margins and suggested that herbicide drift may have decreased weed diversity in field edges (De Snoo and Van der Poll, 1999) but field edges remained a rich and diverse habitats in agricultural landscapes.

5. Conclusion

Our study shows that field edges are a rich and diverse habitat harbouring weed species associated with the adjacent perennial field boundary as well as weed species associated with the field core. Field edges also act as a refugia for many species that were filtered out from field cores by intensive crop management. Our results also indicate that in this habitat, species turnover between successive years is quite high, suggesting that the impact of crop management in the adjacent field on the field edge weed flora is significant, but also that some species originating from the adjacent boundary are transient. Although they only cover a limited area in arable landscapes, these habitats thus currently play a key role in the conservation of weed biodiversity and the maintenance of the key services associated with this flora. They could act as a major species pool for species that have now disappeared from the core of arable fields, should the intensification of crop management in field cores reverse.

6. Acknowledgements

We would like to thank Luc Biju-Duval who conducted the farmers' interviews and farmers of the Fénay study area for providing crop management information and for granting access to their fields. We are grateful to Remi Perronne (INRAE) for his advice for the trait distribution analysis.

7. Supplementary materials

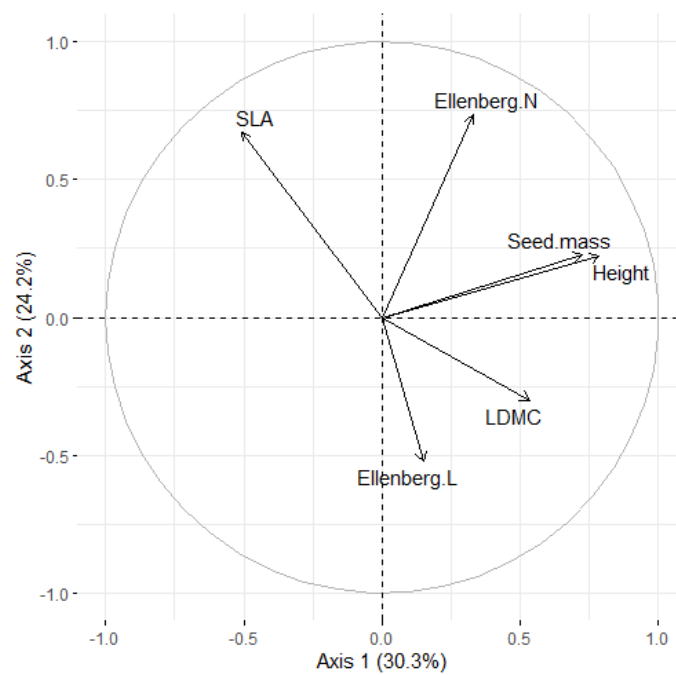
Supp. Table II.1: Description of the main characteristics of the five crop management strategies compared to the average practices over the area. Tillage in the strategy's name refers to secondary tillage implemented during the intercrop period. "Chemical-based" refers to crop protection only and not to fertilisation. "Short/Intermediate/Diversified" refers to the number of crops in the crop rotation. +: **intensity of the practice higher than the mean**, +/-: **intensity close to the mean**, -: **intensity lower than the mean**

Strategy	Name	Crop rotation diversity	Herbicide use	Tillage intensity	Ploughing frequency	Other pesticides use	Fertilisation
S2	Ploughing & chemical-based short rotation	-	-	+	+	+	+/-
S3	Tillage & chemical-based short rotation	-	+/-	+	+/-	+	+
S5	Tillage & herbicide-based intermediate rotation	+/-	+	+	-	-	-
S7	Low inputs & reduced tillage diversified rotation	+	-	+/-	-	-	+/-
S8	Herbicide-based reduced tillage diversified rotation	+	+	-	-	-	-

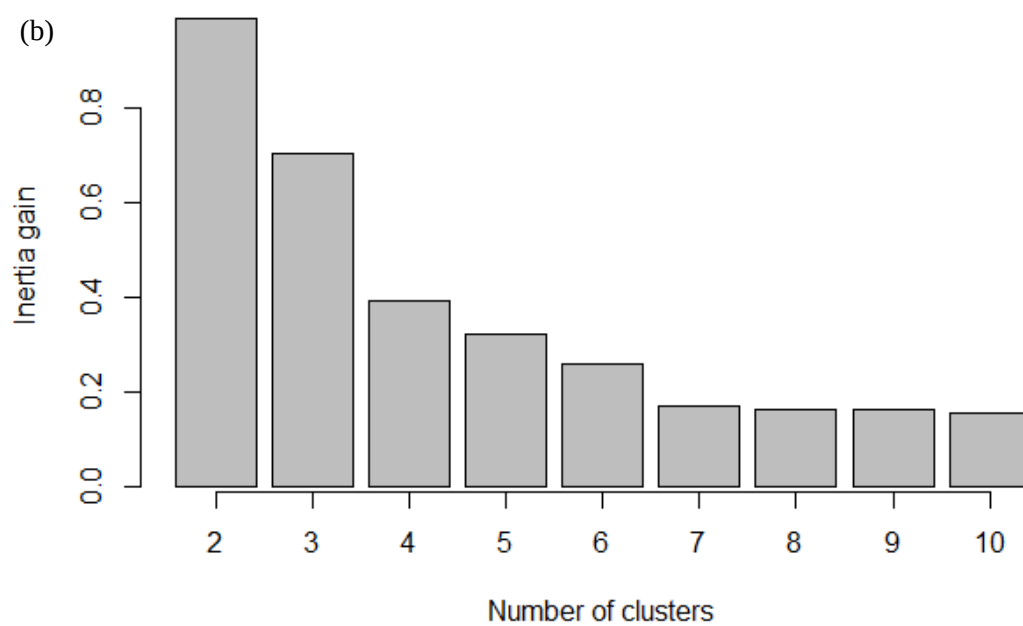
Supp. Table II.2: Additional references to justify the use of the six traits or indicators values to the study of weed communities in field edges and cores.

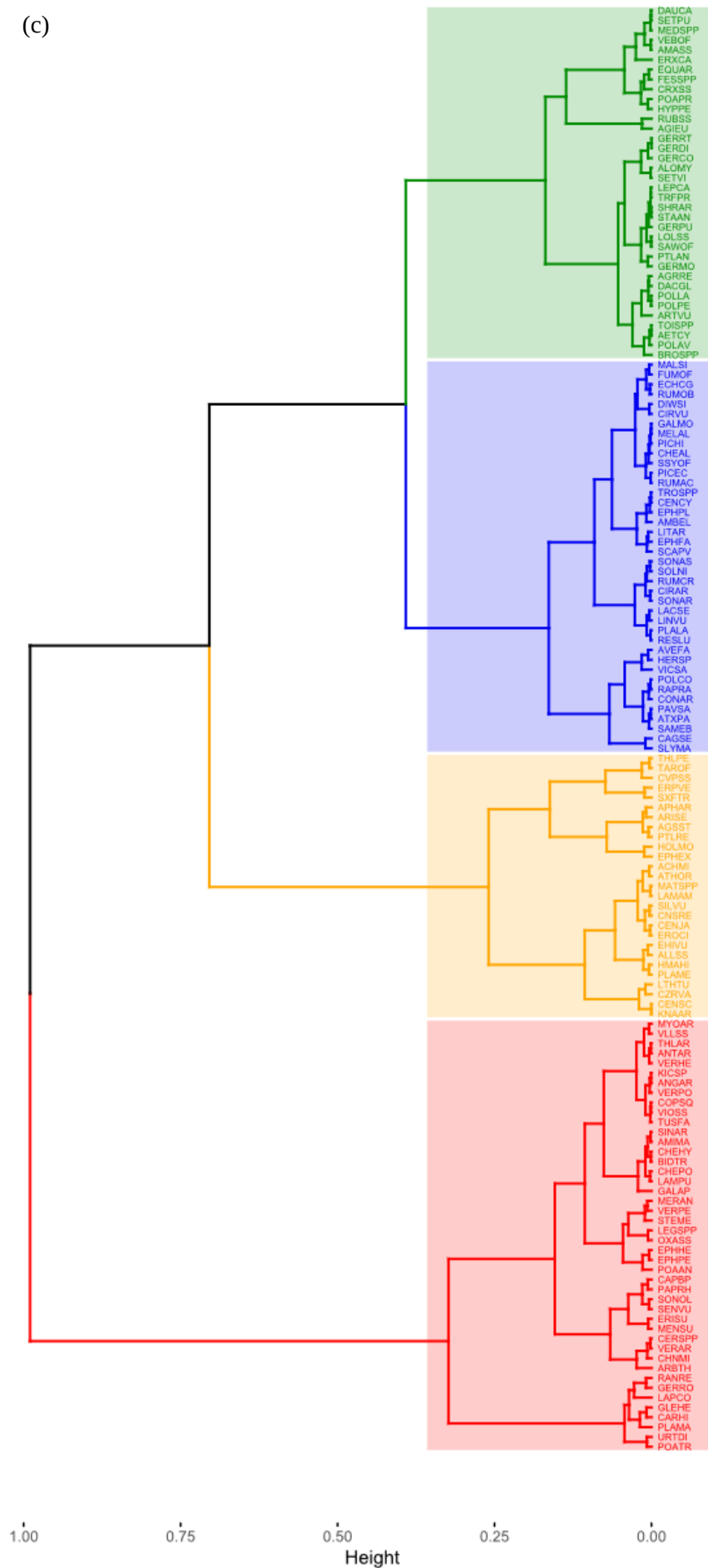
Traits or Indicator values	Description
Height	- Ability to compete for light (Gaba et al., 2017; Violle et al., 2009; Westoby, 1998) - Negatively correlated with soil tillage (Fried et al., 2012) and to disturbance (Storkey et al., 2013) - Proxy of the competitive strategy (Falster and Westoby, 2003; Gaudet and Keddy, 1988)
Specific leaf area (SLA)	- High for ruderal plants from disturbed area: efficiency of light interception (Pierce et al., 2013; Storkey et al., 2013; Wood et al., 2015; Wright et al., 2004) - Correlated with growth rate (Reich et al., 1997) - Increase with light competition (Ackerly et al., 2002; Violle et al., 2009)
Leaf dry matter content (LDMC)	- Negatively correlated with disturbance level (Garnier et al., 2007; Storkey et al., 2013) - Indicator of biomass conservation (Pierce et al., 2013)
Seed.mass	- Negatively correlated with soil disturbance (Moles and Westoby, 2006; Pierce et al., 2013; Trichard et al., 2013) - Linked to seed dormancy and persistency (Rees, 1996; Thompson et al., 1993)
Ellenberg.N	- Response to the soil nitrogen availability (Ellenberg et al., 1992; Moreau et al., 2013; Ryan et al., 2010) - Indicator of the type of habitat, especially arable crop (Haas, 1982)
Ellenberg.L	- Response to the light resource availability (Ellenberg et al., 1992; Kleijn and van der Voort, 1997) - Impacted by the sowing density or row spacing (Fried et al., 2015; Gunton et al., 2011)

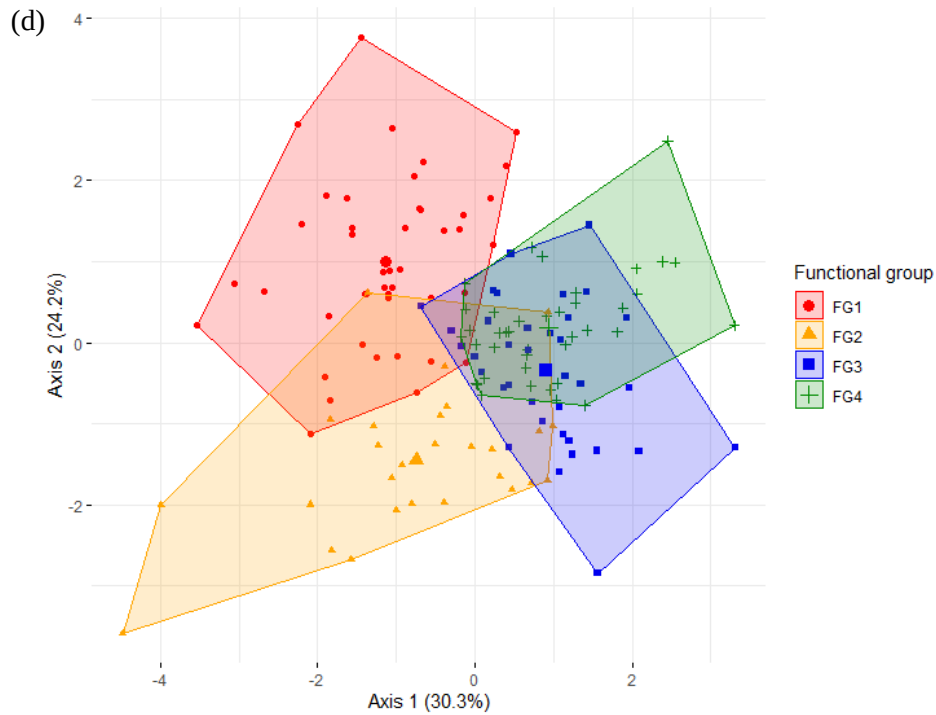
(a)



(b)







Supp. Figure II.1: a) Correlation of the four functional traits and two indicators with the two first axis of the Principal Component Analysis (PCA) implemented on the 147 weed species. b) Gain of inertia when increasing the number of clusters identified by the Hierarchical Clustering Analysis (HCA). c) Dendrogram of the HCA carried out on the species (N=147) by traits/indicators (N=6) matrix. d) Representation of the four functional groups of weed species identified by the HCA on the first plan of the PCA

Chapitre III :

*Effets de la culture et de la localisation sur le
développement phénologique des espèces et leur
production de fleurs et de graines*



Résumé du chapitre

Rappel : Les relevés de flore annuels réalisés sur les parcelles de 2008 à 2013 nous donnent des informations sur les communautés adventices présentes, mais ne précisent pas les stades phénologiques (même si à cette période, la plupart des espèces sont aux stades cotylédons ou plantules). Ces relevés sont faits dans la majorité des cas après les interventions de désherbage et quand la culture n'est pas encore trop grande. Ainsi, ces relevés de flore ne donnent qu'une estimation ponctuelle de la communauté adventice et ne fournissent aucune information sur son évolution après le relevé de flore et ce jusqu'à la récolte. Étant positionné après toutes opérations de désherbage, nous pouvons émettre l'hypothèse que la communauté observée est très proche de la communauté présente jusqu'à la récolte, mais il est difficile d'estimer si et quand ces individus seront à même de fleurir, grainer etc... et ainsi contribuer aux (dis)services étudiés. De plus, le chapitre II nous montre que l'interface représente un habitat différent du plein champ, moins compétitif et où la flore est moins déterminée par la stratégie agricole. Nous émettons donc l'hypothèse que pour une même espèce adventice, sa phénologie, sa croissance et son développement ne seront pas les mêmes en fonction de la localisation (interface vs plein champ) (Figure 10).

Questions de recherche :

- Est-ce que toutes les plantes observées lors des relevés annuels réussissent à fleurir, et à grainer ? Si oui, à quelle période ? avec quel niveau de production ?
- Est-ce que le développement des espèces varie en fonction des conditions de croissance (type de culture, localisation au sein de la parcelle) ?

Matériels et méthodes mobilisés : Nous avons mis en place un suivi du développement phénologique de 30 espèces adventices (les plus fréquentes et abondantes de la zone d'étude) de la date du relevé de flore annuel jusqu'à la récolte de la culture (6 - 7 sessions). Sur 685 patches (points d'observation), nous avons localisé plusieurs individus de chaque espèce au niveau du plein champ et de l'interface de 64 parcelles de la zone (représentant six cultures caractéristiques). Nous avons ensuite déterminé le stade de développement de chaque individu toutes les deux semaines jusqu'à la récolte. Certains individus ont été prélevés au stade floraison et leur biomasse sèche pesée. A partir de l'ensemble de ces données, nous avons calculé six variables : le succès de floraison, le succès de grenaison, la date de floraison, la durée de floraison, la date de grenaison et la biomasse à floraison. Pour chacune des 30 espèces, nous

avons ensuite analysé l'effet de la culture, de la localisation et de leur interaction sur la distribution des valeurs de ces six variables.

Résumé des résultats : Nous avons ainsi montré que pour la plupart des espèces, les probabilités de fleurir et de grainer sont plus élevées en interface qu'en plein champ. De plus, elles sont plus faibles dans les cultures de céréales que dans les autres cultures (à large écartement de semis, comme le colza par exemple). Les adventices fleurissent et grainent en moyenne plus tôt dans l'interface que dans le plein champ. La durée de floraison est plus longue en interface qu'en plein champ (excepté dans les céréales où les différences ne sont pas significatives). Contrairement à une hypothèse forte de départ, la biomasse des plantes à floraison n'est pas nécessairement plus élevée en interface qu'en plein champ, mais elle est plus faible au sein des cultures de céréales.

Portée des résultats pour la thèse : Ces résultats quantifient la variabilité intraspécifique d'espèces adventices sur 6 variables majeures déterminants leur capacité à contribuer aux (dis)services. Ils mettent en évidence un effet important du type de culture et de la localisation au sein de la parcelle. Les pratiques agricoles impactent donc à la fois la composition de la communauté adventice (chapitre II), et le développement de chacune des espèces qui la composent (chapitre III). Ainsi, il sera nécessaire de tenir compte des conditions de croissance de la plante lorsque l'on évaluera la contribution des adventices à la fourniture de services. Ces résultats seront utiles dans le chapitre IV, qui vise à estimer la contribution des adventices à la fourniture de services, afin de moduler la contribution d'une espèce en fonction de la culture ou de sa localisation dans la parcelle, permettant ainsi d'affiner les proxys de services. Contrairement à des données extraites de la bibliographie, ces mesures permettent également d'intégrer des informations adaptées aux conditions de la zone de Fénay (par ex. le climat régional, le type de sol), même si nous n'avons qu'une année de relevé. Enfin, les quantifications temporelles faites sur une diversité de cultures, sur les interfaces et pleins champs des parcelles, suggèrent que la diversité des conditions (c'est-à-dire le type de culture et la localisation) au sein d'un petit territoire pourrait permettre d'augmenter la fourniture de services, à la fois en termes de quantité et de distribution dans le temps.

Ce chapitre a fait l'objet d'une publication dans la revue *Agriculture, Ecosystems and Environment*, ainsi que d'un compte-rendu synthétique à destination des agriculteurs de la zone d'étude (Annexe 3).

Crop type and within-field location as sources of intraspecific variations in the phenology and the production of floral and fruit resources by weeds

Séverin Yvoz¹, Stéphane Cordeau¹, Camille Zuccolo¹, Sandrine Petit^{1*}

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France

* Corresponding author: sandrine.petit-michaut@inrae.fr; Tel. +33 3 80 69 30 32

Published in *Agriculture, Ecosystems and Environment* 302 (2020).

[DOI: 10.1016/j.agee.2020.107082](https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107082)

Abstract

In arable farming, weeds provide important floral and seed resources that have the potential to support the provision of ecosystem services such as pollination or pest control. Estimating the production of these weed resources in the landscape is however not trivial as large-scale surveys of weed communities are usually conducted once in the season with a timing that may not coincide with the flowering and fruiting stages of all weed species. More, intraspecific variation in the mortality and phenology of individual weed species may arise from differences in the quality of the growing environment of each plant. In this study, we monitored the phenology of 30 common weed species in the field core and the field edge of 64 commercial fields grown with 6 crop types. Our hypothesis was that the production of resources by an individual plant would be modulated by its within-field location and by the crop type where it grows. We quantified floral (proportion, starting date and duration of flowering, dry biomass at flowering as a proxy for the amount of flowers) and seed resource production (proportion and starting date of fruiting). For most species, flowering and fruiting success were higher in field edges than in field cores and were lower in cereal crops than in other crops. Weeds flowered and fruited earlier and the flowering period was longer in field edges, except those of cereal crops. Dry biomass at flowering varied with field location either way, depending on the weed species, but tended to be lower in cereal crops than in other crops. This important intraspecific phenological variability in the production of seed and/or flower resources should be considered when evaluating the contribution of weed communities to ecosystem services. It also suggests that within an agricultural landscape, the amount, timing and duration of provision of services by weeds could be enhanced by maintaining sufficient lengths of field edges and by growing a diversity of crop types.

Keywords: phenology, field edge, farming management, flowering success, pollination, pest control

1. Introduction

There is growing evidence that arable weeds provide habitat and resources that are of key value for the maintenance of biodiversity and the delivery of ecosystem services in agroecosystems (Blaix et al., 2018). Weeds are an important source of floral and seed resources for various insects, birds and mammals (Petit et al., 2011; Wilson et al., 1999). Their role as providers of a continuous supply of pollen and nectar is of key importance for the maintenance of pollinators and the provision of the pollination service (Bretagnolle and Gaba, 2015; Requier et al., 2015). Weeds also supply trophic resources for many natural enemies (parasitoids, predators) and are thus contributing to the provision of pest control services (DiTommaso et al., 2016; Tylianakis et al., 2004). Some authors suggest that the decline of many insects and farmland birds is associated with changes in farming practices that adversely affect weeds (Marshall et al., 2003). Weed richness and abundance in arable farming has indeed drastically declined over the last decades as documented in Europe (Andreasen et al., 1996; Baessler and Klotz, 2006). In Northern France, Fried et al. (2009b) estimated that weed richness and abundance within arable fields decreased respectively by 44 and 66% over the last 30 years. These authors also showed that this decline was dependent on the within-field location of weeds, with a much less pronounced decline in field edges, *i.e.* the area between the field margin and first row of crop, because this habitat can act as refugia for many weed species (Solé-Senan et al., 2014).

Evaluating the capacity of agroecosystems to provide key resources and how this capacity is affected by farming management is of prime importance to enhance the ecological functioning of agricultural systems. Yet, there are few examples of such assessment at large spatial scales. Evans et al. (2011) evaluated the biomass and energy provided by berries and seeds at a farm scale in relation to the trophic value of such resources for farmland birds. Similarly, Vialatte et al. (2017) estimated the pollen resource provision within an agricultural landscape for hoverflies through the aggregation of mean provision values estimated by plant surveys in different types of semi-natural and cultivated habitats. Many studies have documented weed communities in different agricultural or landscape settings, yet, to our knowledge, no assessment of weed floral and seed resources within an agricultural landscape is yet available. One reason is that most arable weed surveys conducted at large scale are designed to assess the effect farming management or environmental conditions on weed communities (for a review, see Hanzlik and Gerowitt, 2016). The timing of the weed sampling is therefore often driven by agronomic considerations such as the completion of weed

management measures (*e.g.* Hawes et al., 2010) or crop phenology (*e.g.* Andreasen and Stryhn, 2008). Weeds are often described once in the season, at an earlier or unspecified phenological stage (Hanzlik and Gerowitt, 2016). Such methodology is thus not tailored to assess the production of weed resources within an agricultural landscape. Between earlier phenological stages and the flowering and fruiting stages that are key in the provision of resources to other taxa, weed plant survival and development is likely to be impacted by the environment where it grows. The competition for resources (nutrients, water, light) exerted by the crop on weeds can significantly affect weed survival and growth (Kaur et al., 2018), with an effect often considered as weaker in field edges than in field cores (Cordeau et al., 2012a; Perronne et al., 2014) and variable according to the type of crop grown. In addition, even after the completion of weed management operations, farming practices such as nitrogen fertilisation can affect weed development (Barberi et al., 1997; Kleijn and van der Voort, 1997). The timing, frequency and intensity of these farming practices vary across farming systems and crop types and their adverse effect on weed development likely to be less intense in the edges of the field (Marshall and Moonen, 2002). One can thus expect that the chance for a weed plant to reach the next phenological stages will vary much within the same agricultural landscape, depending on the local plant growing conditions. Assessing this intraspecific variability in weed phenology thus appears a necessary step for assessing the production of weed resources within an agricultural landscape.

In this paper, we assessed the intraspecific phenological variability of 30 weeds species commonly found in arable farming in response to their location in the field (hereafter ‘within-field location’, *i.e.* field core vs field edge) and to the crop grown. We monitored the phenology of 685 weed seedling patches across 64 commercial fields and 6 crop types over 6 months. We developed survival curves and estimated indicators of floral resource production (flowering success, starting date and duration of flowering and dry biomass at flowering as a proxy for the amount of flowers) and seed resource production (fruiting success, starting date of fruiting). We tested for the effect of within-field location, crop type and their interaction on the phenological indicators. We expected higher success and higher resource production in the field edge as this within-field location is less affected by farming practices and by crop competition. We also expected weed phenology to respond to the crop grown as the crop tested differed in terms of competitive ability, morphological traits and response to farming management.

2. Materials and methods

2.1 Study area

The study was conducted in the monitoring study area of Fénay, a 1000 ha arable farming area located in a plain 10km south of Dijon in eastern France (47°13'N, 5°03'E). Climatic conditions are continental (mean annual temperature 10.7°C and precipitation 744 mm) and land use is dominated by arable cropping, *i.e.* mostly rapeseed/cereals-based rotations. Climatic and soil conditions are quite homogeneous across the area, and such a low variability in pedoclimatic conditions across sampled fields was deemed advantageous to conduct intraspecific comparisons in weed phenology. Weed communities and farming practices are monitored in the study area since 2008, in between 70 and 140 fields, depending on the year. Field size average 9.8 ha and range from 0.5 ha to 43 ha. Field management in the area is conventional although the farmers differ in their farming strategies, and notably in terms of the diversity of crop rotations and their reliance on tillage and herbicides (for a full description of farming strategies in the area, see Yvoz et al., 2020b). The standard annual weed monitoring includes weed recording at seedling stage in the field core within a 2000 m² zone (50 m x 40 m) located 20 m away from the field margin and in the field edge (*i.e.* the area between the field margin and the first row of crop) facing the field core zone along a 50 m long line. The annual survey spans from March (winter crops) to June (summer crops). The management by farmers ensure that the weed flora is kept under control in the area (Quinio et al., 2017) and over the years, 147 weed species have been recorded, among which 46 were solely observed in the field edge.

From the existing weed records, we identified the top 30 weed species (in terms of occurrence and abundance over the period 2008-2018) that occurred both in the core of fields and in field edges (Supp. Table III.1). This list included 2 monocotyledon (*Alopecurus myosuroides* and *Bromus sterilis*) and 28 dicotyledon species. The flowers of some species are known to be of particularly high value for pollinators such as bees, bumblebees and hoverflies, *e.g.* the poppy *Papaver rhoeas*, the cornflower *Cyanus segetum*, the field bindweed *Convolvus arvensis* or the common knotgrass *Polygonum aviculare*), whereas other species produce floral resources of limited use (*e.g.* for pollinators, see Marshall et al., 2003; Ricou et al., 2014). Seeds produced by the 30 species can be used by invertebrate and vertebrate seed-eaters, and some species are known to be much consumed by generalist invertebrate predators such as carabid beetles *e.g.* the field pansy *Viola sp*, the dandelion *Taraxacum officinale* or the creeping thistle *Cirsium arvense* (Petit et al., 2014).

2.2 Weed phenological survey

In spring 2019, we surveyed the distribution of the 30 targeted weed species, first at seedling stage, across the Fénay area during the standard annual weed monitoring of 76 fields (called early weed survey, Figure III.1). This allowed selecting a subset of 64 fields that were grown with six different crop types, *i.e.* two winter cereals (wheat, barley), two winter Brassicaceae (oilseed rape, mustard), one spring crop (spring barley) and one summer crop (soya bean). The number of fields sampled per crop type is provided in Supp. Mat. Table S2. The light condition prevailing in the field core and in the field edge of each of the 64 fields was quantified by conducting five measures of the photosynthetically active radiation (PAR) on top of the canopy and on the ground using a Sunscan PAR sensor (AT Delta-T Devices Cambridge England). PAR was measured once, at the flowering of the crop, as the rationale was to gather comparative information on light conditions in different within-field locations and crop types.



Figure III.1: The study area is composed of 64 commercial fields (six crop types) in which 685 patches were surveyed in field cores (blue dots) and field edges (red dots).

Within the 64 fields, we georeferenced a total of 685 weed patches (Figure III.1) distributed per within-field location and crop type as described in Supp. Table III.2. In the weed patch selection process, we maximised the co-occurrence of a targeted weed species in field

core patches and field edge patches of the same field. The phenological survey was based on a simplified BBCH scale (Hess et al., 1997) with 10 stages from the cotyledon stage until the senescence (Table III.1). We added a stage “DEATH” to account for record units dying before reaching the flowering stage. Within a weed patch, we recorded individually the phenological stage of the targeted weed species present. Obviously, not all the 30 species were present in all patches. When plants germinated after the early weed survey, we included them in the following surveys. When very different phenological stages (different by more than 2 stages on the scale) of the same weed species co-occurred in the same patch, they were considered as different record units. As a consequence, we monitored a total of 3770 records (called record units hereafter) distributed across within-field locations and crop types as described in Supp. Table III.2.

Table III.1: Phenological stages and definition derived from Hess et al. (1997). The stage DEATH was added to account for plants observed at seedling stage but dying before reaching the flowering stage.

Code	Stage	Description
A	Cotyledon	<i>Dicotyledonous</i> : Cotyledons / 1 st leaf if pluriannual <i>Poaceae</i> : 1 st leaf
B	Seedling	<i>Dicotyledonous</i> : At least one leaf; <i>Poaceae</i> : More than 2 leaves.
C1	Vegetative plant	More than 8 leaves.
C2	Heading	<i>Dicotyledonous</i> : Presence of flower buds but no flowers are already blooming. <i>Poaceae</i> : Presence of ears in the sheath but no flowers are already blooming.
D1	Early flowering	The first flowers appear, but there is still a lot of flower buds.
D2	Mid flowering	Most flowers are open. Some can have lost their petals but there are still some flower buds (30 to 70% of flowers are already blooming).
D3	End of flowering	Most flowers have lost their petals. There are still flowers blooming but no flower buds anymore (More than 70% of flowers are already blooming).
E1	Fruit maturation	All the flowers are gone, but the plant is still green and the fruits keep growing.
E2	Senescence	Plant dried and dead. Almost all the fruits/seeds are dispersed.
DEATH	Early death	Plant died without flowering.

The record units were monitored during six or seven (for winter wheat) successive surveys, spanning from 5th April till 21th September 2019 (Supp. Table III.3). The first survey S1 was the early weed survey described above, implemented after all weeding operations. Field cores of oilseed rape and mustards could not be surveyed at S5 (end of the crop flowering) because it was too difficult to enter in the field. The last survey S6 (or S7 for winter wheat) occurred just after crop harvest and before any tillage (Figure III.2).

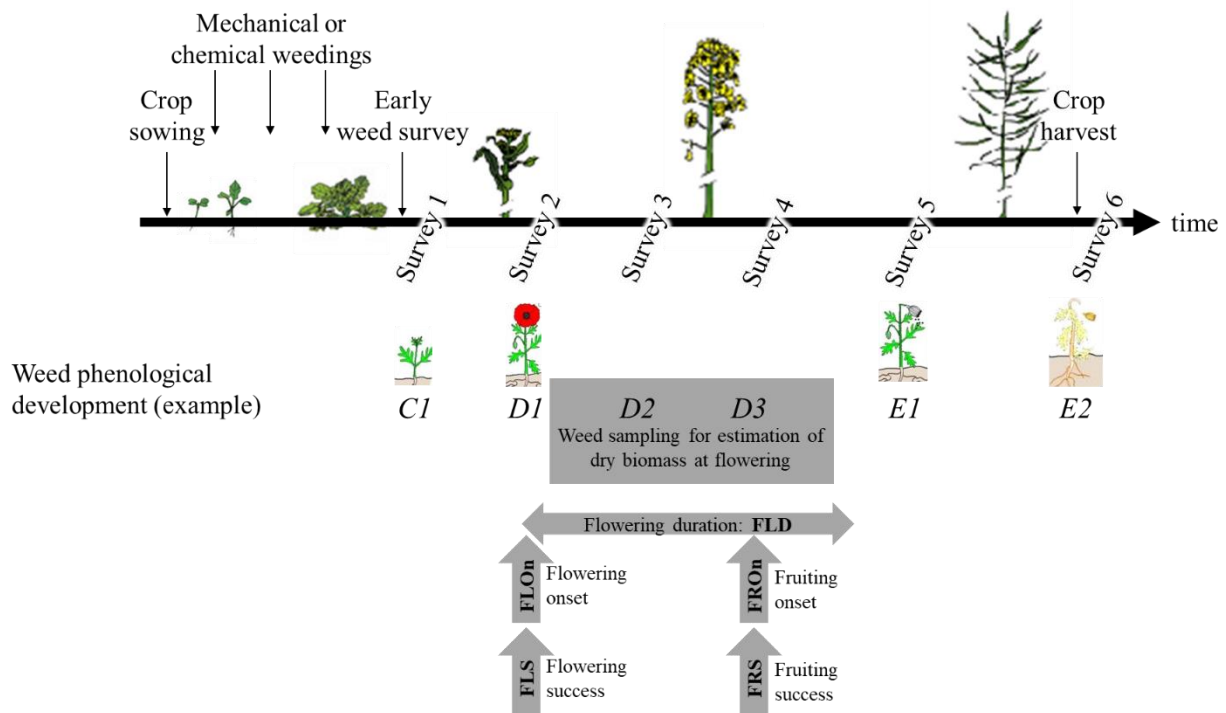


Figure III.2: Schematic representation of the weed phenological survey in relation to the crop growth (here oilseed rape). The first survey (Survey 1) was conducted during the annual early weed survey and successive survey (Survey 2 to Survey 5) during the crop development and the last survey (Survey 6) after crop harvest. We provide an example of weed development as illustration, with phenological stages from stage C1 to DEATH and the timing for the estimation of the six phenological indicators.

When a record unit reached stage D2 or more (flowering), we sampled between one and three individual plants to quantify their dry biomass. To avoid any impact of plant removal on the following surveys, we collected plants in the surrounding, within a radius of 10 meters centred on the patch, when less than three individuals were present in the patch. Individual plants were dried (48 hours at 80°C) and weighted. For a subset of collected plants, we counted the number of flowers produced. The linear relationship between dry biomass at flowering and the number of flowers produced and the adjusted R-square of linear models for the 30 weed species is presented in Figure III.3.

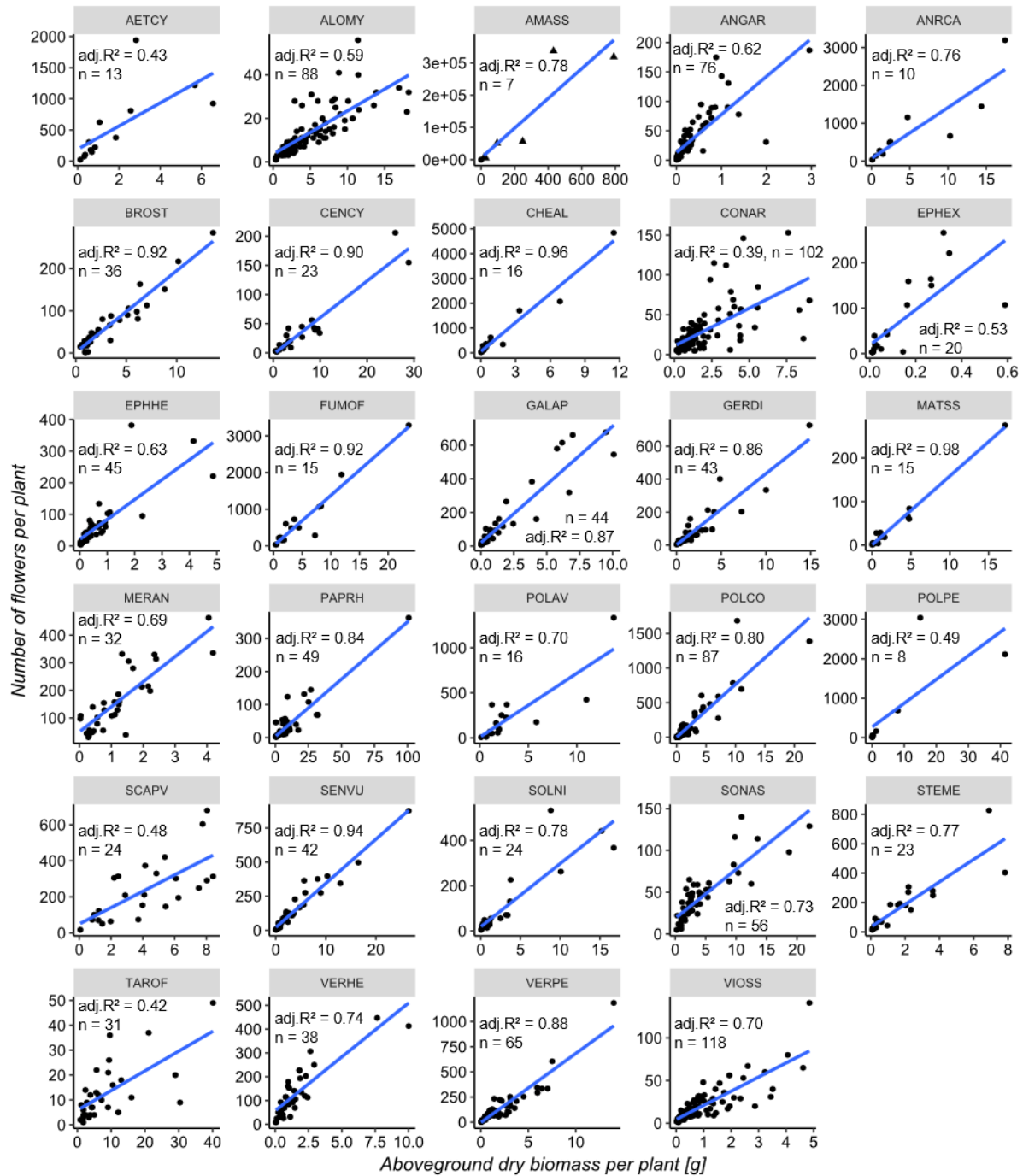


Figure III.3: Number of flowers per individual plant as a function of its aboveground dry biomass (g) sampled at flowering. Adjusted R-square was calculated for a linear model linking the flower number to the dry biomass with the *lm* function in R. n = number of field measures used in each model. For AMASS, only one field measure (black dot) was available so we added six values (black triangles) from McLachlan et al. (1995).

2.3 Estimation of resource production

The production of floral and fruit resources was estimated for each record unit by using a set of six indicators. The six indicators were applied to the 30 weed species surveyed.

The flowering success (FLS) was calculated as the proportion of patches within which the record unit reached any of the flowering stages D1 to E2. The starting date of flowering or flowering onset (FLOn) was estimated per record unit as the date where stage D1 was reached and was expressed in growing degree days since January 1st (base temperature = 0°C). The duration of the flowering period (FLD) was calculated per record unit as the difference between the end of the flowering (stage E1 reached) and FLOn and was also expressed in growing degree days. Similarly, the production of seed resources was estimated by the fruiting success (FRS) calculated as the proportion of patches within which the record unit reached stage D3 or later stages and the fruiting onset (FROn) estimated per record unit as the date where stage D3 was reached and was also expressed in growing degree days. We did not consider a fruiting duration in this study as we considered that after seed shed, seeds on the soil surface were available to seed consumers for duration that could be highly variable, depending on seed characteristics and notably seed size (Westerman et al., 2009). The sixth indicator was the dry biomass of record units at flowering. Dry biomass at flowering is a measure indicative of the number of flowers produced in the 30 species (see Figure III.3). It is also strongly related to the amount of seed produced, as documented for many weed species (Grundy et al., 2004; Lutman, 2002; Lutman et al., 2011, 2008; Senseman and Oliver, 1993; Wilson et al., 1995).

2.4 Data analysis

Data analysis were done with the R software (R Core Team, 2019). Differences in light reaching the soil between field edges and field cores and between crop types were tested with a mixed linear model (package [lme4]) including Field as a random factor to account for differences in soil properties and farming management between fields. Significance was tested using the package [car] and pair-wise comparisons were conducted with the packages [emmeans] and [multcomp].

Models were fit for each species and phenological stages to test for the effect of Within-field location and Crop type on weed phenological development. We hypothesised that some species will respond to interactive effects, *i.e.* that the response to Within-field location will depend on Crop type. This assumption is built on the fact that the ecological properties of a field edge (width, light availability, etc.) can depend on the identity of the adjacent crop and

associated farming practices (De Snoo, 1997). Interaction could not be tested for success indicators (FLS and FRS) as models failed to converge. In all models, Field was included as a random factor.

We first conducted a time-to-event analysis using survival curves comparison. For each species, the survival curve represents the proportion of individuals having already reached a particular stage over time (McNair et al., 2012). Cox proportional hazards models linking the characteristics of the species survival curve to Within-field location and Crop type were then developed with the *coxme* function from the [coxme] package. The effects of Within-field location, Crop type and their interaction were tested by a type II ANOVA using the function *Anova* from the [car] package.

The effect of Within-field location and Crop type (and when possible their interaction) was then assessed for the six phenological indicators for each species with logistic (FLS, FRS) or linear regression models (*glmer* and *lmer* functions of the [lme4] package). The effects were tested by a type II ANOVA using the function *Anova* from the [car] package. Comparisons between Within-field location (two-level factor) and between crop types were tested using the function *emmeans* from the [emmeans] package (computes the estimates) and the function *cld* from the [multcomp] package (implements the multiple comparison needed for the effect of crop type (multiple levels)). Because of variations in the occurrence of weed species across within-field locations and among crop types, data were lacking for some situations and not all full models could be run for the 30 weed species.

3. Results

The proportion of light reaching the soil surface was significantly higher in field edges than in field cores for all crop types but mustard and oilseed rape. It did not differ between crop types, whether in field edges or in field cores (Supp. Figure III.1).

3.1 Overall differences in weed species phenology

The time to event analysis revealed that overall, the phenological development of all targeted weed species except AMASS was affected either by Within-field location, Crop type or both (see survival curves of the 30 species per within-field location and crop type and tests associated Cox proportional hazards models in Annexe 4). Across species, the proportion of plants that died before reaching the flowering stage (stage DEATH) was lower in field edges (mean±s.d., 0.21±0.19) than in field cores (0.39±0.23). The probability of new emergence (stage A) after the first survey (S1) was similar in field edges (0.17±0.22) and in field cores

(0.15 ± 0.14). For most species, earlier phenological stages (from A to C1) were affected by Crop type, according to the timing of crop sowing (*i.e.* stages were reached earlier in early sown crops, see Supp. Table III.2) whereas latter stages (from E1 to E2) were mostly impacted by Within-field location, species shedding seeds (stages E2) earlier in field edges compared to field cores.

3.2 Production of resources by weeds

3.2.1 Flowering success, date and duration

The flowering success (FLS) across species was on average 0.70 ± 0.22 in the field edge and 0.51 ± 0.25 in the field core and was highly variable among species (Table III.2). For one species (AMASS) we could only test the effect of Within-field location. FLS of 16 species appeared unaffected by Within-field location and Crop type (p-values in Table III.2). Six species responded solely to Within-field location (Table III.2), with higher FLS in field edges (Table III.2). Three species responded solely to Crop type, with lower FLS in cereal crops than in other crop types (Table III.3, Supp. Table III.4). Five species responded both to Within-field location and Crop type, with lower FLS in field cores than field edges and in cereal crops than in other crop types (Figure III.4).

The flowering onset (FLOn) across species occurred on average 113 degree days earlier in the field edge (1547 ± 663) than in the field core (1660 ± 682). Full models (*i.e.* Within-field location, Crop type and their interaction) were run for 22 species and partial models for seven species. Ten species appeared unaffected by Within-field location and Crop type (Table III.3). FLOn of eight species differed solely by Crop type following the gradient of crop sowing date, as previously described (Table III.3, Supp. Table III.4). We detected a sole effect of Within-field location for one species (BROST) and additive (4 species) or interactive (6 species) effects of Within-field location and Crop type. When interactive effects were detected, they indicated earlier flowering only in the field edges of some of the crops (Table III.2; Supp. Figure III.2).

The flowering duration (FLD) across species was on average 63 degree days shorter in the field edge (807 ± 244) than in the field core (870 ± 320). Full models were run for 17 species and partial models for 11 species. Eleven species did not respond to Within-field location or Crop type. Within-field location (3 species) or its interaction with Crop type (5 species) affected FLD. For these species, except for EPHHE, FLD was longer in field edge than in field core (+60 degree days in average). Crop type affected FLD for 10 species (Table III.3). Record units in cereal crops had a shorter FLD than those located in other crop types (341 degree days less

on average, Supp. Table III.4). Interactive effects indicated longer FLD in the field edges of cereal crops but shorter FLD in the field edges of winter mustard and oilseed rape compared to field cores (Supp. Figure III.3).

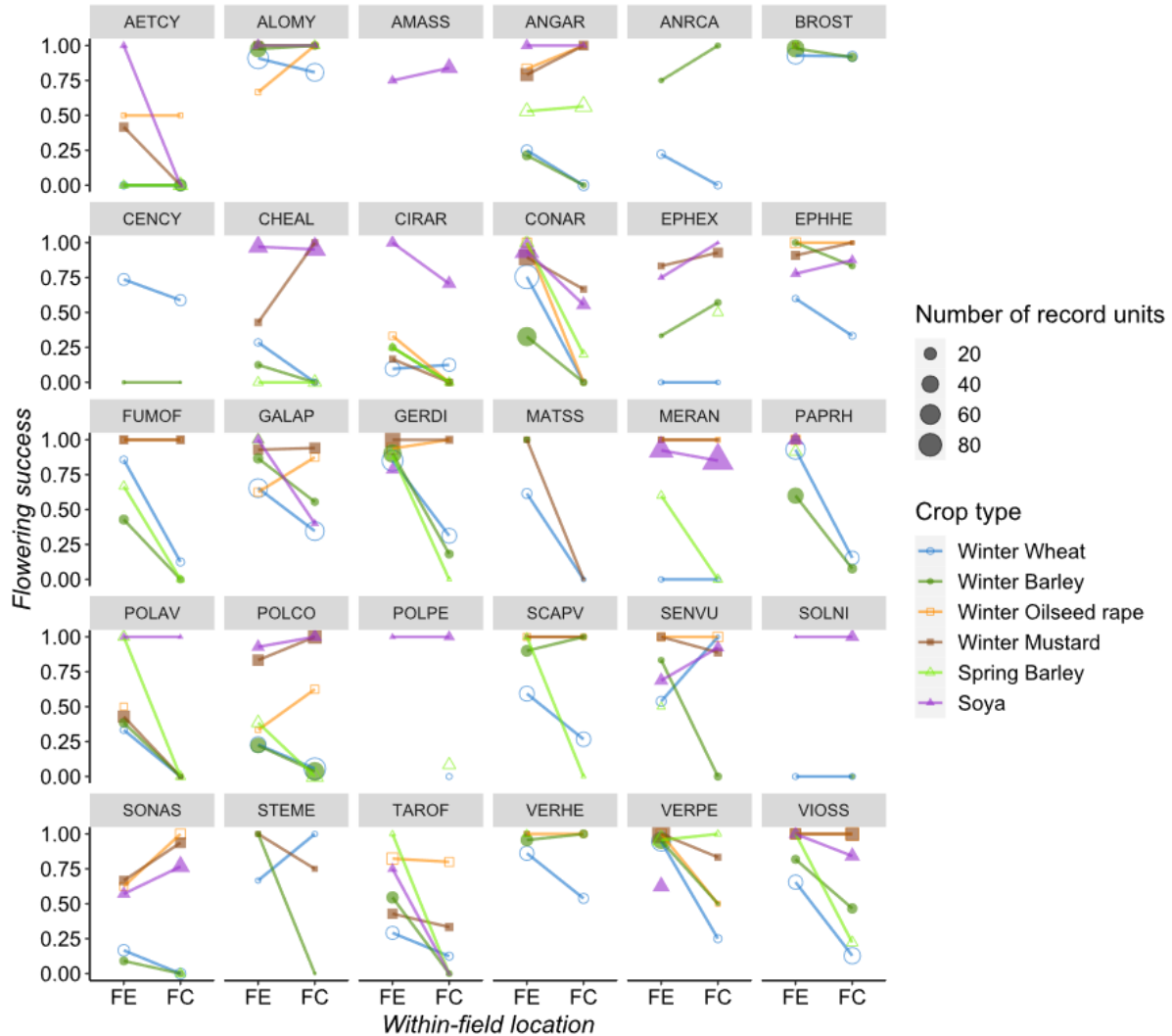


Figure III.4: Flowering success (FLS) according to Within-field location (FE: field edge; FC: field core) and Crop type (colours) for the 30 weed species (full names of species are provided in Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). The size of dots represents the number of record units.

3.2.2 Fruiting success and date

The fruiting success (FRS) across species was higher in the field edge (0.59 ± 0.30) than in the field core (0.43 ± 0.25) and was below 0.36 in cereal crops against above 0.74 in the other crop types (Supp. Table III.4). Additive models were applied for 27 species and only the Within-field location was tested for the 3 others. Crop type and Within-field location did not appear to affect FRS of 17 species. For the other species, Within-field location (eleven species) and Crop type (six species) affected FRS (Table III.3). Except for SONAS, FRS was always

higher (+29%) in the field edge than in the field core (Table III.2). Crop type effects opposed cereal crops (low FRS) to the other crop types (Supp. Figure III.4).

The Fruiting onset (FROn) across species occurred on average 166 degree days earlier in the field edge (2125 ± 778) than in the field core (2291 ± 741). Full models could be run for 18 species and partial models for nine other species. Ten of them responded neither to Within-field location nor to Crop type (Table III.3). Within-field location had a significant impact on FROn, as the sole impacting factor for two species, in addition to Crop type for two species and in interaction with Crop type for six species (Table III.3). With the exception of ANGAR, FROn occurred later (337 degree days) in field cores than in field edges although this trend could be restricted to some specific crop types (Table III.2). In addition to the interactive effect, Crop type impacted 9 species with later FROn in mustard, oilseed rape or in soya compared to other crop types (Supp. Figure III.5).

3.2.3 Dry biomass

Dry biomass at flowering did not differ strongly between field cores and field edges but tended to be lower in cereal crops than in the other crop types (Supp. Table III.4). Full models could be run for 21 weed species and partial models for 8 species. Among them, the dry biomass of 13 species were affected nor by Within-field location neither by Crop type. Within-field location effects and interactive effects with Crop type were detected for respectively four and six weed species, with higher biomasses in field edge or in field core, depending on the species and the crop type (Table III.2; Table III.3). The biomass of six species was solely affected by Crop type, with higher biomass in mustard and oilseed rape compared to other crop types (Supp. Figure III.6).

Table III.2: Indicators of resource provision (mean, [min-max] and (number of observed record units)) of the 30 weed species named according to their EPPO codes (see Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>) and per Within-field location (FE: field edge; FC: field core). FLS: flowering success (rate); FLOn: flowering onset (growing degree day (GDD) since Jan 1st, base temperature = 0°C); FLD: duration of the flowering period (GDD); FRS: fruiting success (rate); FROn: fruiting onset (GDD); Dry biomass at flowering (g of dry matter). FE/FC represents the difference in the mean value of the indicator between the field edge and the field core, estimated as (mean FE – mean FC) for FLS and FRS and as (100 (mean FE – mean FC / mean FC)) for the other four indicators, in bold when FE/FC > 0 (value of indicator is higher in the field edge). n/a indicates that no data could be collected to estimate the indicator.

Species	FLS				FLOn				FLD			
EPPO code	FE	FC	FE/FC	FE	FC	FE/FC	FE	FC	FE/FC	FE	FC	FE/FC
AETCY	0.30 (37)	0.02 (60)	28	2507	[2174 - 3273] (10)	n/a	710	[278 - 1377] (5)	n/a			
ALOMY	0.94 (141)	0.88 (76)	6	1034	[684 - 2174] (133)	1099 [684 - 3273] (67) -6	957	[289 - 1490] (132)	861	[278 - 1810] (67)	11	
AMASS	0.75 (8)	0.84 (25)	-9	2657	[1741 - 3273] (6)	3025 [2174 - 3551] (19) -12	755	[278 - 1532] (6)	611	[278 - 1377] (15)	24	
ANGAR	0.60 (95)	0.52 (63)	8	1831	[887 - 2939] (56)	2053 [1741 - 2939] (31) -11	975	[405 - 1810] (35)	540	[370 - 1198] (13)	81	
ANRCA	0.38 (13)	0.42 (12)	-4	1112	[887 - 1376] (7)	1054 [887 - 1087] (6) 6	660	[289 - 1287] (7)	455	[289 - 1287] (6)	45	
BROST	0.96 (103)	0.92 (25)	4	1006	[684 - 1376] (98)	1241 [887 - 2174] (22) -19	846	[289 - 1287] (98)	631	[393 - 882] (21)	34	
CENCY	0.67 (21)	0.56 (18)	11	1412	[1087 - 1769] (14)	1386 [1087 - 1769] (10) 2	763	[405 - 1087] (14)	666	[393 - 1087] (10)	15	
CHEAL	0.62 (63)	0.65 (71)	-3	2516	[1741 - 3273] (37)	2764 [2174 - 3551] (45) -9	840	[278 - 1810] (34)	685	[278 - 1377] (38)	23	
CIRAR	0.33 (69)	0.24 (63)	9	2251	[1376 - 3551] (21)	2545 [1769 - 3273] (14) -12	1136	[370 - 1377] (13)	811	[278 - 1377] (10)	40	
CONAR	0.74 (259)	0.37 (41)	37	2009	[1376 - 2939] (191)	2208 [1741 - 2939] (15) -9	781	[393 - 1810] (93)	827	[334 - 1198] (11)	-6	
EPHEX	0.56 (16)	0.69 (32)	-13	1719	[1376 - 2174] (9)	2007 [1741 - 2174] (22) -14	799	[433 - 1532] (6)	564	[405 - 1198] (5)	42	
EPHHE	0.89 (45)	0.74 (23)	15	997	[561 - 3551] (40)	1273 [561 - 2544] (16) -22	623	[200 - 1613] (38)	1047	[403 - 1810] (15)	-40	
FUMOF	0.73 (41)	0.41 (32)	32	850	[561 - 1376] (30)	945 [561 - 2174] (13) -10	841	[200 - 1490] (30)	1265	[289 - 1613] (12)	-34	
GALAP	0.78 (110)	0.53 (91)	25	1458	[887 - 2939] (85)	1708 [887 - 2174] (43) -15	563	[289 - 1087] (79)	568	[200 - 1087] (29)	-1	
GERDI	0.90 (193)	0.40 (53)	50	1309	[887 - 2939] (173)	1725 [1087 - 2174] (20) -24	702	[289 - 1532] (160)	648	[393 - 1087] (12)	8	
MATSS	0.79 (24)	0.00 (3)	79	1385	[887 - 2174] (19)	n/a	717	[200 - 1087] (16)	n/a		n/a	
MERAN	0.87 (68)	0.79 (98)	8	1988	[684 - 2939] (45)	2091 [684 - 2939] (47) -5	1241	[393 - 1810] (45)	1366	[612 - 1810] (47)	-9	
PAPRH	0.86 (150)	0.13 (39)	73	1615	[1087 - 2544] (129)	1690 [1376 - 1769] (5) -4	602	[370 - 1087] (107)	503	[405 - 798] (4)	20	
POLAV	0.56 (61)	0.11 (18)	45	1733	[1376 - 2939] (33)	1958 [1741 - 2174] (2) -11	930	[405 - 1810] (20)	1594	[1377 - 1810] (2)	-42	
POLCO	0.42 (119)	0.28 (200)	14	2024	[1376 - 2939] (50)	2116 [1741 - 2939] (54) -4	1187	[393 - 1810] (18)	1472	[612 - 1810] (17)	-19	
POLPE	1.00 (3)	0.42 (26)	58	2153	[1741 - 2544] (3)	2393 [1741 - 2939] (10) -10	970	[803 - 1099] (3)	1102	[612 - 1532] (10)	-12	
SCAPV	0.76 (63)	0.44 (41)	32	996	[684 - 1769] (48)	991 [684 - 1769] (17) 1	583	[289 - 1287] (45)	1041	[289 - 1490] (17)	-44	
SENVU	0.75 (56)	0.75 (44)	0	1152	[561 - 3273] (41)	1255 [561 - 3273] (32) -8	719	[200 - 1613] (37)	723	[200 - 1613] (31)	-1	
SOLNI	0.20 (5)	0.70 (23)	-50	3273	(1)	2546 [1741 - 3273] (16) 29	278	[278 - 278] (1)	988	[278 - 1810] (16)	-72	
SONAS	0.40 (63)	0.58 (88)	-18	2046	[1087 - 3273] (22)	2231 [1087 - 3273] (49) -8	666	[278 - 1087] (15)	718	[278 - 1087] (30)	-7	
STEME	0.92 (12)	0.75 (8)	17	629	[561 - 887] (12)	623 [561 - 684] (6) 1	1152	[200 - 1613] (12)	1153	[815 - 1490] (6)	0	
TAROF	0.54 (87)	0.33 (36)	21	878	[561 - 2939] (47)	646 [561 - 1087] (12) 36	293	[123 - 692] (33)	435	[203 - 1613] (11)	-33	
VERHE	0.92 (62)	0.79 (28)	13	621	[561 - 1087] (57)	598 [561 - 887] (22) 4	648	[123 - 1208] (57)	758	[403 - 1613] (22)	-15	
VERPE	0.93 (206)	0.57 (21)	36	861	[561 - 2939] (184)	1015 [684 - 1769] (12) -15	924	[289 - 1810] (178)	1118	[405 - 1490] (11)	-17	
VIOS	0.87 (89)	0.60 (130)	27	1187	[561 - 3273] (76)	1293 [561 - 2174] (72) -8	1158	[200 - 1810] (75)	1203	[393 - 1810] (63)	-4	

Species EPPO code	FRS			FROn			Dry Biomass		
	FE	FC	FE/FC	FE	FC	FE/FC	FE	FC	FE/FC
AETCY	0.14 (37)	0.00 (60)	14	3551 [3551 - 3551]	(4)		3.13 [0.32 - 10.04]	(11)	0.49 [0.13 - 0.84] (4) 539
ALOMY	0.94 (141)	0.86 (76)	8	1831 [1376 - 2544]	(132)	1795 [1376 - 2544] (65) 2	4.81 [0.79 - 16.93]	(43)	5.32 [0.38 - 18.24] (53) -10
AMASS	0.63 (8)	0.52 (25)	11	3093 [2544 - 3551]	(5)	3281 [2544 - 3551] (13) -6	23.99 [1.11 - 108.52]	(10)	10.88 [0.06 - 85.76] (25) 120
ANGAR	0.31 (95)	0.14 (63)	17	2714 [2174 - 3551]	(27)	2507 [2174 - 3273] (9) 8	0.45 [0.01 - 2.96]	(53)	0.21 [0.01 - 1.03] (30) 114
ANRCA	0.38 (13)	0.42 (12)	-4	1376 [1376 - 1376]	(6)	1509 [1376 - 2174] (6) -9	3.62 [0.78 - 10.27]	(4)	5.31 [0.10 - 17.46] (8) -32
BROST	0.91 (103)	0.88 (25)	3	1649 [1087 - 2174]	(93)	1715 [1376 - 2174] (21) -4	4.09 [0.38 - 16.80]	(40)	3.85 [0.75 - 11.89] (20) 6
CENCY	0.67 (21)	0.50 (18)	17	1943 [1769 - 2174]	(14)	1949 [1769 - 2174] (9) 0	8.76 [2.16 - 28.85]	(13)	2.54 [0.57 - 9.90] (12) 245
CHEAL	0.48 (63)	0.54 (71)	-6	3382 [2939 - 3551]	(30)	3390 [2939 - 3551] (38) 0	10.36 [0.02 - 66.23]	(27)	5.86 [0.07 - 64.97] (45) 77
CIRAR	0.26 (69)	0.22 (63)	4	2932 [2174 - 3551]	(15)	3031 [2174 - 3551] (13) -3	n/a		n/a
CONAR	0.19 (259)	0.22 (41)	-3	2895 [2544 - 3551]	(48)	3013 [2939 - 3273] (9) -4	1.51 [0.16 - 8.35]	(91)	3.63 [0.16 - 9.03] (27) -58
EPHEX	0.50 (16)	0.53 (32)	-3	2161 [1741 - 2939]	(8)	2174 [2174 - 2174] (17) -1	0.37 [0.02 - 1.46]	(14)	0.3 [0.01 - 1.95] (23) 23
EPHHE	0.84 (45)	0.65 (23)	19	1235 [887 - 3551]	(38)	1749 [1087 - 2544] (14) -29	0.75 [0.07 - 4.15]	(51)	1.25 [0.02 - 13.40] (22) -40
FUMOF	0.73 (41)	0.41 (32)	32	1457 [1087 - 2174]	(30)	2113 [1376 - 2174] (13) -31	4.84 [0.42 - 23.59]	(12)	17.19 [1.06 - 43.93] (10) -72
GALAP	0.78 (110)	0.53 (91)	25	1825 [1376 - 2939]	(85)	2045 [1087 - 2174] (43) -11	2.08 [0.06 - 9.48]	(44)	1.57 [0.02 - 10.08] (23) 32
GERDI	0.89 (193)	0.36 (53)	53	1647 [1376 - 3273]	(172)	2039 [1769 - 2174] (18) -19	3.62 [0.02 - 25.19]	(56)	2.05 [0.07 - 19.56] (15) 77
MATSS	0.63 (24)	0.00 (3)	63	1859 [1087 - 2174]	(15)	n/a	2.47 [0.04 - 17.11]	(16)	n/a
MERAN	0.79 (68)	0.69 (98)	10	3089 [887 - 3551]	(42)	3104 [887 - 3551] (46) 0	2.13 [0.03 - 10.04]	(43)	3.04 [0.04 - 57.35] (52) -30
PAPRH	0.81 (150)	0.10 (39)	71	2017 [1376 - 2544]	(122)	2073 [1769 - 2174] (4) -3	10.24 [0.45 - 100.88]	(45)	6.33 [0.54 - 17.32] (4) 62
POLAV	0.08 (61)	0.06 (18)	2	3238 [2544 - 3551]	(5)	3551 (1) -9	6.92 [0.14 - 51.41]	(21)	1.86 (1) 272
POLCO	0.11 (119)	0.08 (200)	3	3366 [3273 - 3551]	(12)	3329 [3273 - 3551] (15) 1	2.68 [0.03 - 29.13]	(49)	4.77 [0.01 - 48.44] (59) -44
POLPE	1.00 (3)	0.35 (26)	65	3123 [2544 - 3551]	(3)	3427 [3273 - 3551] (9) -9	0.99	(1)	15.57 [0.05 - 107.16] (14) -94
SCAPV	0.76 (63)	0.17 (41)	59	1449 [1087 - 2174]	(48)	2002 [1376 - 2174] (7) -28	4.4 [0.82 - 11.07]	(31)	4.83 [0.07 - 8.64] (7) -9
SENVU	0.73 (56)	0.68 (44)	5	1419 [684 - 3273]	(40)	1595 [887 - 3273] (30) -11	3.06 [0.04 - 26.53]	(38)	3.93 [0.20 - 16.46] (32) -22
SOLNI	0.00 (5)	0.43 (23)	-43	n/a		3440 [3273 - 3551] (10) n/a	0.65 [0.18 - 1.11]	(2)	6.69 [0.04 - 49.61] (25) -90
SONAS	0.29 (63)	0.52 (88)	-23	2398 [2174 - 2939]	(17)	2557 [2174 - 3273] (45) -6	5.06 [0.24 - 22.05]	(32)	3.02 [0.36 - 12.49] (27) 68
STEME	0.92 (12)	0.75 (8)	17	1355 [887 - 2174]	(12)	1631 [1087 - 2174] (6) -17	1.23 [0.09 - 5.39]	(19)	4.06 [0.19 - 16.58] (13) -70
TAROF	0.54 (87)	0.33 (36)	21	1023 [684 - 2939]	(47)	870 [684 - 1087] (12) 18	9.18 [0.88 - 40.12]	(23)	10.62 [1.16 - 35.26] (10) -14
VERHE	0.92 (62)	0.75 (28)	17	1093 [684 - 1769]	(57)	1159 [887 - 1376] (21) -6	1.57 [0.12 - 10.01]	(49)	0.76 [0.06 - 2.64] (22) 107
VERPE	0.91 (206)	0.57 (21)	34	1409 [684 - 3273]	(181)	1907 [1376 - 2174] (12) -26	2.04 [0.03 - 14.01]	(108)	1.64 [0.05 - 6.44] (14) 24
VIOSS	0.71 (89)	0.53 (130)	18	2256 [1087 - 3551]	(62)	2354 [2174 - 3551] (63) -4	0.82 [0.05 - 4.62]	(60)	0.97 [0.02 - 4.85] (72) -15

Table III.3: Effects of Crop type, Within-field location and their interaction on the six indicators of resource provision of the 30 weed species named according to their EPPO codes (see Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). FLS: flowering success (rate); FLOn: flowering onset (growing degree day (GDD) since Jan 1st, base temperature = 0°C); FLD: duration of the flowering period (GDD); FRS: fruiting success (rate); FRON: fruiting onset (GDD); Dry biomass at flowering (g of dry matter). Results are presented as the p-value of the regression model (ns = p-value > 0.1; - means of the effect cannot be tested due to insufficient data).

Species EPPO code	FLS		FLOn			FLD			FRS		FRON			Dry Biomass		
	Crop	Location	Crop	Location	Interaction	Crop	Location	Interaction	Crop	Location	Crop	Location	Interaction	Crop	Location	Interaction
AETCY	ns	<0.1	<0.05	-	-	-	-	-	ns	ns	-	-	-	NS	ns	ns
ALOMY	ns	<0.05	<0.001	<0.05	<0.05	<0.001	<0.001	<0.05	ns	<0.05	<0.001	ns	ns	<0.001	ns	<0.001
AMASS	-	ns	-	ns	-	-	ns	-	-	ns	-	ns	-	-	<0.05	-
ANGAR	<0.001	ns	<0.05	<0.001	ns	<0.05	<0.1	ns	<0.05	ns	<0.001	<0.05	ns	<0.1	ns	ns
ANRCA	ns	ns	-	-	-	-	-	-	ns	ns	-	-	-	ns	ns	-
BROST	ns	ns	ns	<0.001	ns	<0.05	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.001	ns	ns
CENCY	ns	ns	-	ns	-	-	ns	-	ns	ns	-	ns	-	-	<0.05	-
CHEAL	<0.05	ns	<0.001	<0.05	ns	<0.1	<0.05	-	ns	ns	-	ns	-	ns	ns	ns
CIRAR	<0.05	<0.05	<0.05	ns	ns	-	ns	-	<0.05	<0.05	<0.001	ns	ns	-	-	-
CONAR	<0.001	<0.001	<0.001	ns	ns	<0.001	<0.1	ns	-	<0.05	-	<0.05	-	<0.001	<0.001	ns
EPHEX	ns	ns	<0.001	<0.001	<0.05	ns	ns	-	-	ns	ns	ns	ns	ns	ns	-
EPHHE	<0.1	ns	<0.001	<0.001	<0.001	ns	<0.001	ns	ns	ns	<0.001	<0.05	ns	<0.001	<0.001	<0.001
FUMOF	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	<0.05	ns	ns	ns	<0.001	<0.05	ns	ns	ns
GALAP	ns	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	ns	<0.001	ns	<0.001	ns	<0.001	ns	ns	ns	<0.001
GERDI	ns	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	ns	ns	ns	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.1	ns
MATSS	ns	ns	ns	-	-	ns	-	-	ns	ns	ns	-	-	ns	-	-
MERAN	<0.05	<0.05	<0.001	ns	ns	<0.001	ns	ns	<0.05	<0.1	<0.001	<0.05	<0.05	<0.001	ns	<0.001
PAPRH	ns	<0.001	<0.05	<0.05	ns	<0.001	ns	-	<0.1	<0.001	<0.001	ns	-	ns	ns	ns
POLAV	ns	ns	ns	ns	-	<0.001	ns	-	ns	ns	-	ns	-	ns	-	-
POLCO	<0.001	<0.05	<0.05	ns	ns	<0.05	ns	-	ns	ns	-	ns	-	<0.001	ns	ns
POLPE	ns	ns	-	ns	-	-	ns	-	ns	ns	-	<0.1	-	ns	-	-
SCAPV	ns	ns	<0.1	ns	ns	ns	<0.001	<0.001	ns	<0.001	ns	<0.001	<0.05	ns	ns	ns
SENVU	ns	ns	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.1	<0.001	ns	ns	<0.05	ns	ns
SOLNI	ns	ns	-	ns	-	-	ns	-	ns	ns	-	-	-	-	ns	-
SONAS	<0.001	<0.1	<0.001	ns	ns	<0.001	ns	ns	<0.05	<0.05	<0.001	ns	ns	ns	<0.05	<0.05
STEME	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	ns
TAROF	<0.05	<0.05	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	<0.05	<0.001	ns	ns	ns	<0.1	ns
VERHE	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05
VERPE	ns	<0.05	<0.001	<0.001	ns	ns	ns	ns	ns	<0.05	<0.001	<0.001	<0.05	<0.05	ns	ns
VIOSS	ns	<0.001	<0.001	<0.001	<0.05	<0.001	<0.1	ns	<0.001	<0.001	<0.001	ns	ns	<0.001	ns	ns

4. Discussion

A first rationale for this phenological survey was to assess the proportion of plants recorded at seedling stage, and after the completion of weed management operations, that would reach a stage where they provide floral and seed resources. Our results indicate that on average, only 60% of plants flowered and 50% fruited; this was mostly due to weed mortality which highly varied among the 30 species. We also expected resource production of individual weed species to be modulated by their location in the field and by the crop type where they stand. Our results support this hypothesis. Although weed responses were quite specific, we show that for a given weed species, the probability of reaching flowering and fruiting stages, as well as the timing, duration and amount of resources produced, estimated here by the dry biomass at flowering, vary according to their location in the field and to the crop type.

4.1 Intraspecific weed responses to field location and crop type

Our results demonstrate that in field cores, mortality before reaching the flowering stage was higher than in field edges. In addition, most weed species flowered and fruited more and earlier in field edges than in field cores. This observed higher mortality and delays in phenological development could be related to differences in the intensity of competition for resources. In field cores, competition for light is higher than in the field edge and decreases in light quality and quantity can delay weed flowering and seed production onsets (McLachlan et al., 1995; Yasin et al., 2019). It is also possible that in some fields, herbicides that were applied prior to our first survey were still acting, causing mortality or slowing the development of weeds, with possibly a more marked effect in field cores than in field edges, although this could highly depend on the way the farmer conducted the spraying. We also often observed a longer flowering period in the field edge than in field core which could also be explained by higher amount of light (Benvenuti et al., 1994). Some studies have established that weed dry biomass can also decrease as competition for light increases (McLachlan et al., 1993a). We detected no such effect here, *i.e.* our estimates of dry biomass at flowering for a given weed species were comparable in the two within-field locations. This result could be related to (i) a possibly higher plant density in field edges which restrained each individual to a limited biomass (Wilson et al., 1995), (ii) competition for soil resources with the plants growing in the adjacent grass boundaries (Cordeau et al., 2010; De Cauwer et al., 2006), and/or (iii) a lower amount of nitrogen sprayed by farmers in field edges than in field cores. Competition for soil resources could also explain some of the observed differences in weed mortality and phenology detected

here. In field cores, N supply is higher than in field edges so that crops produce high aboveground biomass and thus outcompete weeds for water and nutrients (Moreau et al., 2014). This could explain the higher weed mortality observed in field cores, but also the fact that surviving weeds may have had access to important resources (Bischoff and Mahn, 2000), so that their biomass was not inferior to that of plants growing in field edges.

We also detected that crop type modulated weed development, especially at earlier phenological stages. This is congruent with results indicating that the period of tillage and crop sowing affects the timing of weed germination but also the post-germination life history characters of weeds (Zhou et al., 2005), and particularly their flowering date (Gunton et al., 2011). Weed phenological responses to crop type may also be partly explained by differences in light interception. Crop types exert different levels of light competition on weeds, in relation to their sowing density, row spacing and morphological characteristics (Swanton et al., 2015). Cereals crops are generally highly competitive because of small row spacing and of their tillering ability, a key characteristic to outcompete weeds (Jha et al., 2017). Our findings indeed suggest that weed plants in the field core of cereal crops suffered high mortality before reaching the flowering stage and, if they survived, exhibited an earlier and shorter flowering and fruiting period and a lower dry biomass. The earlier and shorter weed flowering period observed in cereal crops could also be a direct consequence of the low Red:Far Red ratio of light typically found in cereals (Franklin and Whitelam, 2005). The effect of Brassicaceae crops on weed phenology was quite different from that of cereals crops in our study. A major characteristic of oilseed rape and mustard crops is their high nitrogen demand and their subsequent high aboveground biomass (Blackshaw et al., 2003). Weed mortality in Brassicaceae crops could thus be explained by a combination of competition for soil resources and light. The later flowering onset detected in some species could reflect that in conditions of limited light and high nitrogen availability, some nitrophilous weed species, such as *Chenopodium album*, increase allocation of resources to leaves rather than investing in flowering (Moreau et al., 2014). Besides, an opening of the canopy during oilseed rape and mustard senescence leads to a reduction of competition for light. Thus, weed plants with delayed flowering have higher flowering and fruiting success.

4.2 Implications for resource provision by weeds within a landscape

It is well established that the composition of weed communities results from the combination of environmental, farming management and landscape factors (Fried et al., 2008; Petit et al., 2016). These factors thus drive the probability of occurrence and the spatial distribution of a particular weed species within a landscape (Alignier et al., 2013), with important consequences on the provision of weed resources at that level. Our findings highlight an additional factor affecting the production of weed resources. We provide evidence that a weed plant will deliver different amounts of floral and fruit resources, and at different times, depending on the habitat (within-field location and crop type) it occupies within the agricultural landscape. Our quantification of this phenological variability gives some insights into the relative contribution of the field cores and field edges of different crops to the provision of flowers and seeds. It also enables to explore to what extent the complementarity between these habitats could be used to enhance the provision of weed resources over time in a given landscape.

For 28 out of the 30 weed species, the overall duration of flower production by a given weed species at a field scale (core plus edge of the field) is longer than the duration that results from the contribution of only one of the field locations. In half of these cases, the production of flowers in field edges started earlier and ended later than in the core of the fields, and hence the presence of individuals in field edges significantly increased the duration of the provision of flower resources at the field scale. For six weed species, the core field supplied flower resources for a longer period, with individuals starting earlier and ending flowering later than in the edge. For five species, field edges and cores were truly complementary, with flowering first occurring in the edge and ending in the core, with an intermediate period during which both field locations provided floral resources. Similarly, the co-occurrence of different crop types in the landscape could buffer variations in the amount and the temporal provision of weed resources. For example, our findings show a relatively low production of resources by weed plants located in cereal crops, compared to other crop types. This result suggests that it is of particular importance to maintain the extent of field edges in cereal crops but also that the presence of other crop types in the vicinity could also be used to counteract the low amount of weed resources provided by cereal core fields, with potentially positive effects on the biodiversity of many taxa (Sirami et al., 2019). The impact of changes in the composition and configuration of agricultural landscapes on weed services could be further investigated through landscape scale

modelling predicting the impact of landscape change scenario on weed distribution (Ricci et al., 2018).

5. Conclusion

This study provides field-based evidence that the production of trophic resources by 30 individual weed species that are commonly found in arable farming is not a constant. Rather, we evidenced important intraspecific variability in the success of reaching phenological stages that are key to resource provision as well as in the timing of the production of resources in response to within-field location and crop type. It is important to account for this intraspecific variability when evaluating the contribution of weed communities to ecosystem services. It also suggests that at a landscape scale, the amount, timing and duration of provision of services by weeds can be enhanced by maintaining sufficient lengths of field edges and by growing a diversity of crop types.

6. Acknowledgements

We want to thank the two reviewers who provided many constructive comments on a previous version the manuscript. We thank the staff of UMR Agroécologie who have contributed to the long-term weed monitoring in the Fénay study area (Emilie Cadet, Bruno Chauvel, Emeline Felten, Eric Vieren). We are also grateful to the farmers for granting us access to their fields.

7. Supplementary materials

Supp. Table III.1: Name and EPPO code of the 30 weed taxa surveyed (most were named at the species level). EPPO codes refers to <https://gd.eppo.int/>

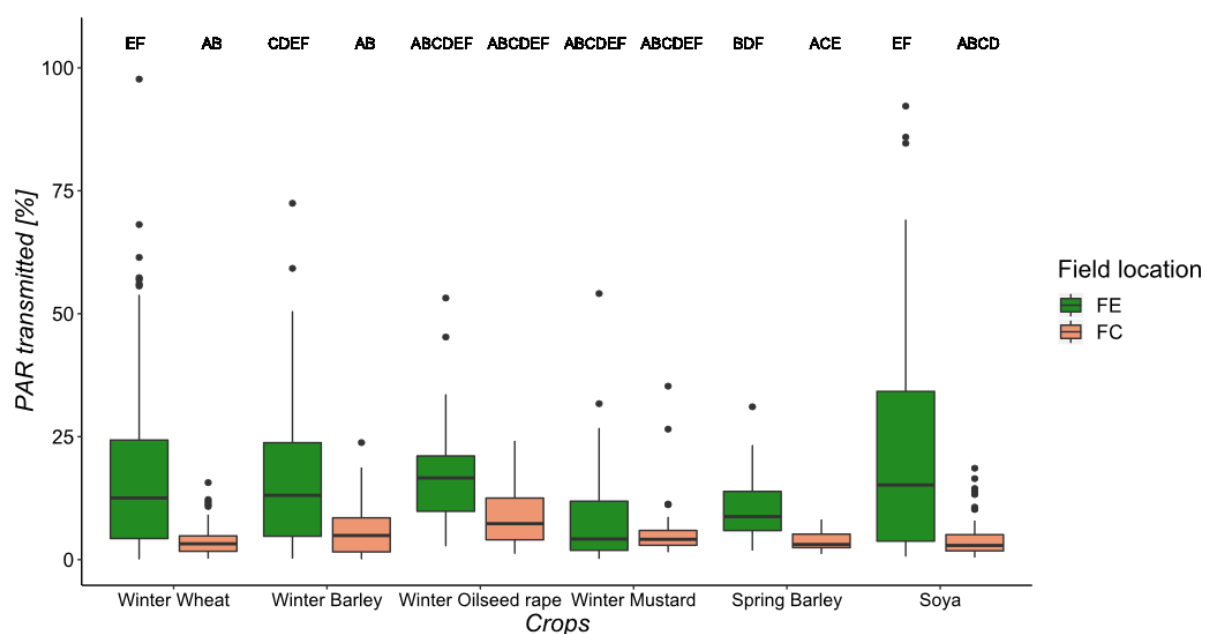
EPPO Code	Latin name
AETCY	<i>Aethusa cynapium</i> L.
ALOMY	<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.
AMASS	<i>Amaranthus</i> sp.
ANGAR	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb.
ANRCA	<i>Anthriscus caucalis</i> M.Bieb.
BROST	<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski
CENCY	<i>Cyanus segetum</i> Hill
CHEAL	<i>Chenopodium album</i> L.
CIRAR	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.
CONAR	<i>Convolvulus arvensis</i> L.
EPHEX	<i>Euphorbia exigua</i> L.
EPHHE	<i>Euphorbia helioscopia</i> L.
FUMOF	<i>Fumaria officinalis</i> L.
GALAP	<i>Galium aparine</i> L.
GERDI	<i>Geranium dissectum</i> L.
MATSS	<i>Matricaria</i> sp.
MERAN	<i>Mercurialis annua</i> L.
PAPRH	<i>Papaver rhoeas</i> L.
POLAV	<i>Polygonum aviculare</i> L.
POLCO	<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) Á.Löve
POLPE	<i>Persicaria maculosa</i> Gray
SCAPV	<i>Scandix pecten-veneris</i> L.
SENVU	<i>Senecio vulgaris</i> L.
SOLNI	<i>Solanum nigrum</i> L.
SONAS	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill
STEME	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.
TAROF	<i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg.
VERHE	<i>Veronica hederifolia</i> L.
VERPE	<i>Veronica persica</i> Poir.
VIOSS	<i>Viola</i> sp.

Supp. Table III.2: Number of fields surveyed per crop type (classified by sowing period) and number of weed patches and record units surveyed per within-field location and crop type.

Crop type	Sowing period	Nb of fields	Nb of patches		Nb of record units	
			<i>Field core</i>	<i>Field edge</i>	<i>Field core</i>	<i>Field edge</i>
<i>Winter Oilseed rape</i>	August	4	26	22	100	166
<i>Winter Mustard</i>	September	9	42	51	192	355
<i>Winter Wheat</i>	October	22	100	126	474	738
<i>Winter Barley</i>	October	14	61	80	248	512
<i>Spring Barley</i>	March	4	26	22	151	162
<i>Soya</i>	May	11	72	57	323	349
Total		64	327	358	1488	2282

Supp. Table III.3: Date (timing in growing degree-days since Jan 1st, base temperature = 0°C) of the successive phenological surveys per crop type numbered from S1 to S7. Because all the record units per crop type could not be surveyed within a single day, we assigned to each survey/crop type an average date of survey and transformed it into growing degree-days.

Crop type	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7
<i>Winter Wheat</i>	5-Apr (561)	18-Apr (684)	5-May (887)	22-May (1087)	8-Jun (1376)	28-Jun (1769)	16-Jul (2174)
<i>Winter Oilseed rape</i>	5-Apr (561)	18-Apr (684)	5-May (887)	22-May (1087)	8-Jun (1376)	16-Jul (2174)	
<i>Winter Mustard</i>	5-Apr (561)	18-Apr (684)	5-May (887)	22-May (1087)	8-Jun (1376)	16-Jul (2174)	
<i>Winter Barley</i>	5-Apr (561)	18-Apr (684)	5-May (887)	22-May (1087)	8-Jun (1376)	28-Jun (1769)	
<i>Spring Barley</i>	18-Apr (684)	5-May (887)	22-May (1087)	8-Jun (1376)	28-Jun (1769)	16-Jul (2174)	
<i>Soya</i>	27-Jun (1741)	16-Jul (2174)	1-Aug (2544)	20-Aug (2939)	5-Sep (3273)	21-Sep (3551)	

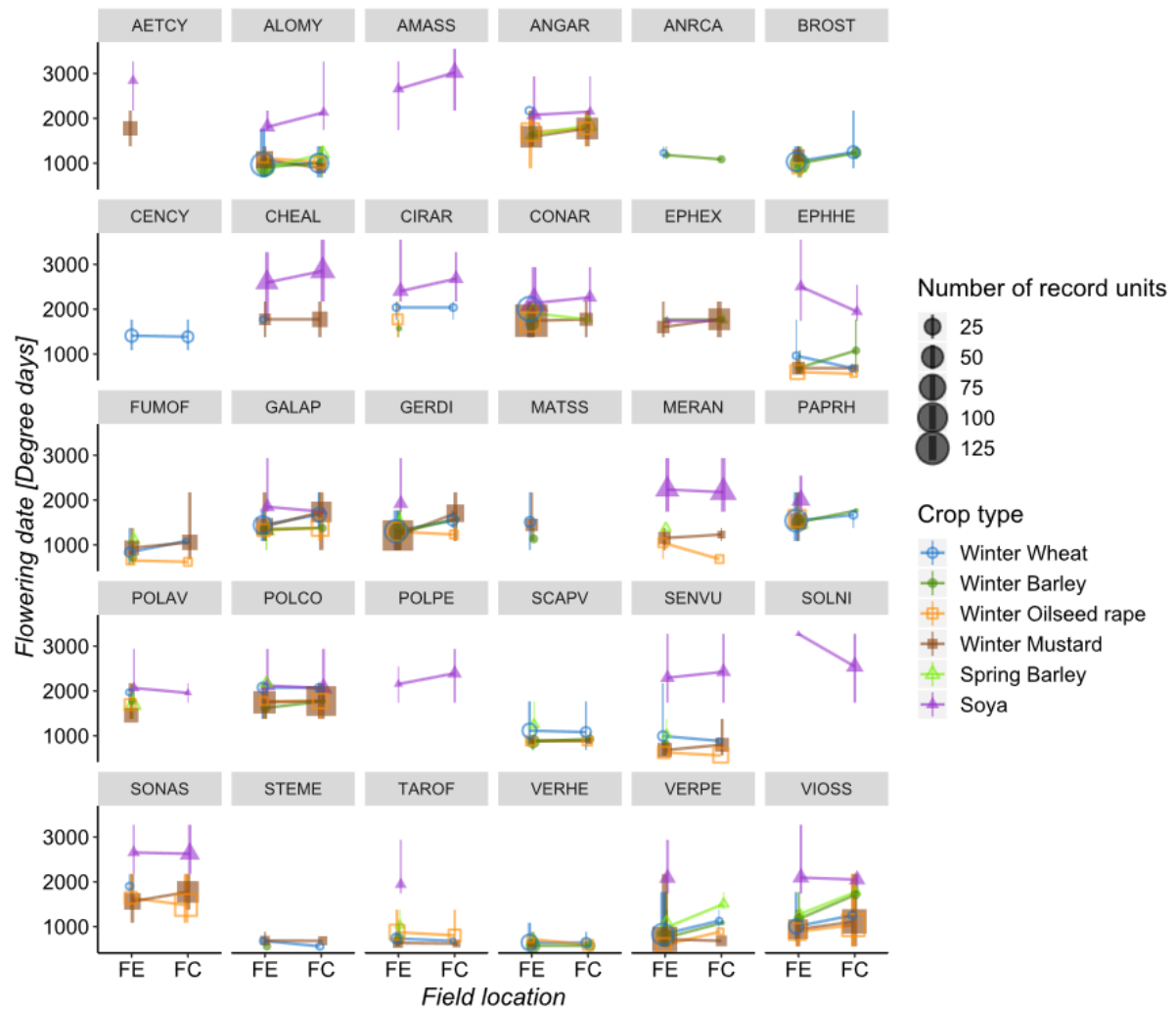


Supp. Figure III.1: Proportion of light reaching the soil surface depending on the Crop type and the Within-field location. Five measures were carried out in the field core (FC) and the field edge of the 64 fields at the flowering of the crop. A linear model was applied to estimate the effect of the Crop type, the Within-field location and their interaction (package [lme4]). The Field was added as a random effect. Significance of the effect was tested using the package ([car]). Letters (package [multcomp]) show significant differences between groups. Two groups with no letter in common are significantly different.

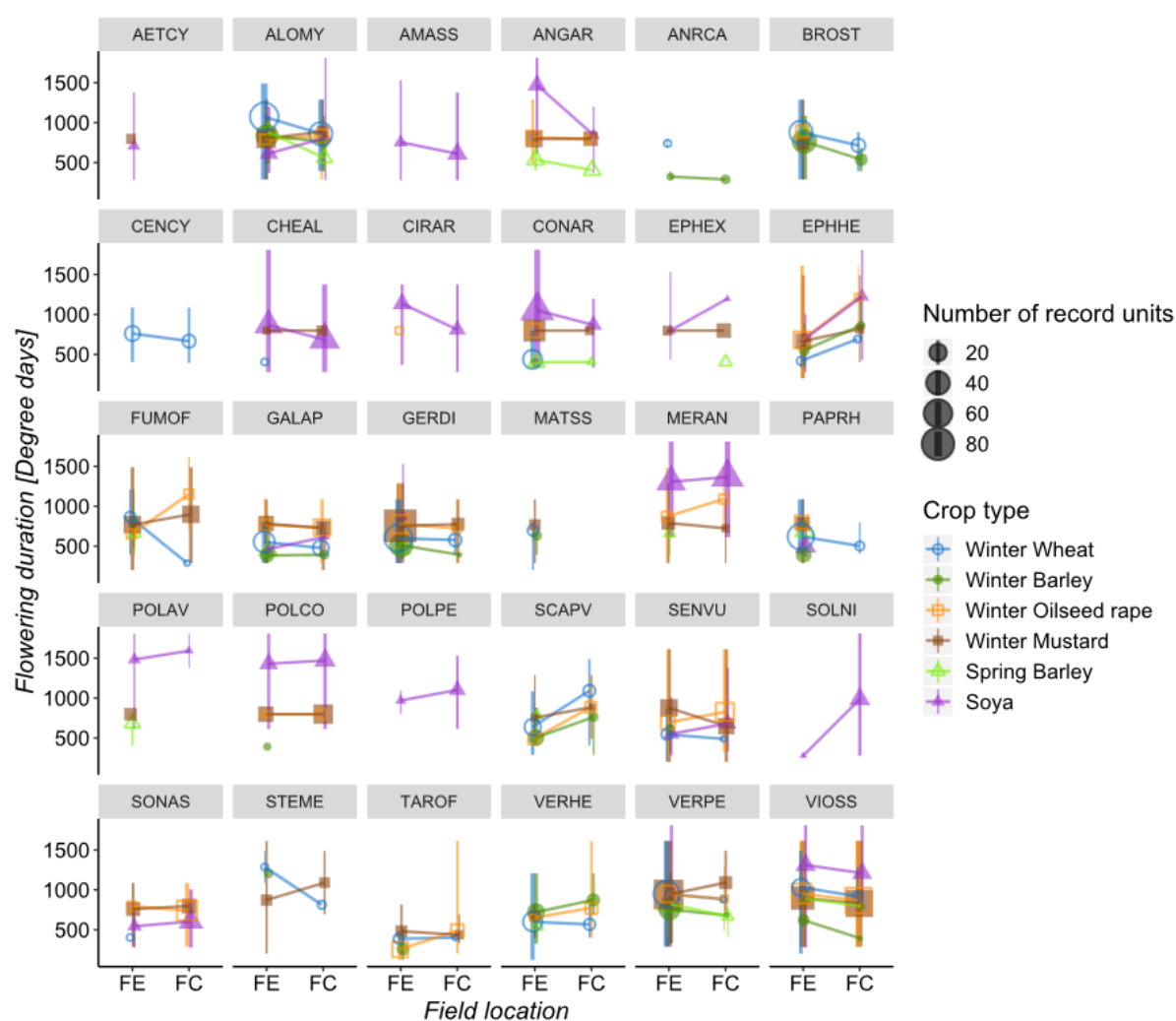
Supp. Table III.4: Indicators of resource provision (mean and (number of observed record units)) of the 30 weed species (named according to their EPPO codes (see Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>)) depending on the Crop type (WW: Winter Wheat, WO: Winter Oilseed rape, WM: Winter Mustard, WB: Winter Barley, SB: Spring Barley, S: Soya). FLS: flowering success (rate); FLOn: flowering onset (growing degree day (GDD) since Jan 1st, base temperature = 0°C); FLD: duration of the flowering period (GDD); FRS: fruiting success (rate); FROn: fruiting onset (GDD); Dry biomass at flowering (g of dry matter).

Weed species	FLS						FLOn						FLD					
	WW	WO	WM	WB	SB	S	WW	WO	WM	WB	SB	S	WW	WO	WM	WB	SB	S
AETCY	0.00 (23)	0.50 (4)	0.38 (13)	0.00 (28)	0.00 (22)	0.71 (7)			2174 (5)			2841 (5)						3551 (4)
ALOMY	0.87 (113)	0.86 (7)	1.00 (16)	0.98 (50)	1.00 (13)	1.00 (18)	984 (98)	954 (6)	968 (16)	929 (49)	1061 (13)	1898 (18)	1751 (97)	2174 (6)	2124 (16)	1689 (49)	1769 (13)	2239 (16)
AMASS						0.82 (33)						2937 (25)						3228 (18)
ANGAR	0.13 (31)	0.87 (15)	0.86 (37)	0.16 (19)	0.55 (40)	1.00 (16)	2174 (4)	2000 (12)	1875 (32)	1638 (3)	1751 (20)	2097 (16)			2174 (16)		2174 (4)	3273 (16)
ANRCA	0.13 (16)			0.89 (9)			1232 (2)	887 (2)		1123 (8)	887 (1)		1376 (2)	2174 (1)		1376 (8)	1376 (1)	
BROST	0.93 (55)	1.00 (4)	1.00 (5)	0.97 (60)	1.00 (4)		1085 (51)	887 (4)	1065 (5)	1037 (56)	887 (4)		1648 (48)	1775 (4)	1902 (4)	1638 (54)	1769 (4)	
CENCY	0.67 (36)			0.00 (3)			1401 (24)						1945 (23)					
CHEAL	0.17 (12)		0.69 (13)	0.08 (13)	0.00 (20)	0.96 (76)	1769 (2)		2174 (9)			2738 (71)						3387 (68)
CIRAR	0.11 (55)	0.29 (7)	0.08 (13)	0.13 (16)	0.10 (10)	0.84 (31)	2039 (6)	2174 (2)		1573 (2)		2527 (25)	2174 (4)					3112 (24)
CONAR	0.74 (88)	0.85 (13)	0.86 (44)	0.29 (66)	0.79 (19)	0.84 (70)	2010 (64)	1956 (11)	2069 (38)	1686 (19)	1904 (15)	2159 (59)						2913 (57)
EPHEX	0.00 (5)		0.90 (20)	0.50 (10)	0.50 (8)	0.80 (5)			2041 (18)	1769 (5)	1769 (4)	1741 (4)			2174 (18)		2174 (3)	2149 (4)
EPHHE	0.45 (11)	1.00 (14)	0.92 (13)	0.92 (13)		0.82 (17)	852 (5)	602 (14)	670 (12)	858 (12)		2247 (13)	1224 (5)	1022 (14)	1020 (12)	1315 (11)		2431 (10)
FUMOF	0.47 (15)	1.00 (5)	1.00 (21)	0.27 (22)	0.40 (10)		874 (7)	635 (5)	938 (21)	724 (6)	1109 (4)		1447 (7)	1637 (5)	1856 (21)	1393 (6)	1376 (4)	
GALAP	0.50 (104)	0.75 (16)	0.94 (31)	0.75 (24)	1.00 (10)	0.81 (16)	1524 (50)	1365 (12)	1728 (25)	1360 (18)	1327 (10)	1833 (13)	1924 (50)	2041 (12)	2003 (25)	1660 (18)	1730 (10)	1933 (13)
GERDI	0.68 (99)	0.94 (17)	1.00 (44)	0.77 (62)	0.80 (10)	0.79 (14)	1341 (66)	1273 (16)	1287 (44)	1302 (48)	1474 (8)	1923 (11)	1734 (65)	1426 (16)	1630 (44)	1666 (46)	1820 (8)	1953 (11)
MATSS	0.53 (15)		0.83 (6)	1.00 (6)			1514 (8)		1478 (5)	1135 (6)			1787 (7)		2174 (3)	1769 (5)		
MERAN	0.00 (5)	1.00 (4)	1.00 (6)		0.27 (11)	0.88 (140)		785 (4)	1069 (6)		1376 (3)	2204 (79)		987 (4)	1993 (6)			3290 (78)
PAPRH	0.69 (83)	1.00 (11)	1.00 (10)	0.47 (53)	0.92 (12)	1.00 (20)	1551 (57)	1666 (11)	1587 (10)	1517 (25)	1483 (11)	1998 (20)	2004 (57)	2101 (11)	2174 (10)	1723 (17)	2064 (11)	2168 (20)
POLAV	0.25 (8)	0.50 (6)	0.36 (25)	0.31 (16)	0.59 (17)	1.00 (7)	1972 (2)	1908 (3)	1465 (9)	1769 (4)	1694 (10)	2036 (7)						3291 (6)
POLCO	0.11 (106)	0.55 (11)	0.93 (45)	0.11 (91)	0.14 (35)	0.97 (31)	2074 (12)	2174 (6)	2135 (41)	1651 (10)	2174 (5)	2088 (30)						3345 (27)
POLPE	0.00 (4)				0.08 (12)	1.00 (13)						2338 (13)						3351 (12)
SCAPV	0.44 (62)	1.00 (9)	1.00 (3)	0.92 (26)	0.75 (4)		1106 (27)	887 (9)	887 (3)	887 (23)	1248 (3)		1584 (21)	1642 (9)	1642 (3)	1351 (19)	1638 (3)	
SENVU	0.57 (14)	1.00 (19)	0.95 (19)	0.33 (15)	0.50 (4)	0.79 (29)	981 (8)	585 (19)	702 (18)	822 (5)	1030 (2)	2365 (21)	1233 (8)	939 (19)	1202 (18)	967 (5)	1232 (2)	2664 (18)
SOLNI	0.00 (8)			0.00 (3)		1.00 (17)						2588 (17)						3440 (10)
SONAS	0.09 (33)	0.86 (21)	0.82 (28)	0.06 (18)	0.00 (7)	0.70 (44)	1904 (3)	1633 (17)	1994 (21)			2633 (30)	2174 (2)	2174 (15)	2174 (16)			2899 (29)
STEME	0.83 (6)		0.88 (8)	0.83 (6)			610 (5)		678 (7)	561 (5)	684 (1)		1183 (5)		1835 (7)	1278 (5)	887 (1)	
TAROF	0.25 (32)	0.81 (27)	0.39 (23)	0.43 (28)	0.67 (3)	0.60 (10)	729 (8)	687 (22)	629 (9)	727 (12)	1030 (2)	1941 (6)	887 (8)	896 (22)	819 (9)	870 (12)	1132 (2)	1941 (6)
VERHE	0.76 (42)	1.00 (6)	1.00 (4)	0.97 (34)	1.00 (4)		646 (32)	636 (6)	592 (4)	575 (33)	684 (4)		1094 (32)	1050 (6)	1059 (4)	1161 (32)	987 (4)	
VERPE	0.86 (63)	0.93 (15)	0.98 (56)	0.93 (43)	0.96 (26)	0.63 (24)	842 (53)	602 (14)	651 (53)	760 (39)	1048 (23)	2086 (14)	1374 (53)	1309 (14)	1430 (53)	1217 (36)	1454 (23)	2407 (14)
VIOS	0.35 (68)	1.00 (35)	1.00 (44)	0.62 (26)	0.42 (12)	0.91 (34)	1048 (23)	905 (34)	936 (41)	1409 (16)	1478 (5)	2073 (29)	2022 (17)	2174 (34)	2155 (41)	1638 (3)	2174 (3)	2968 (27)

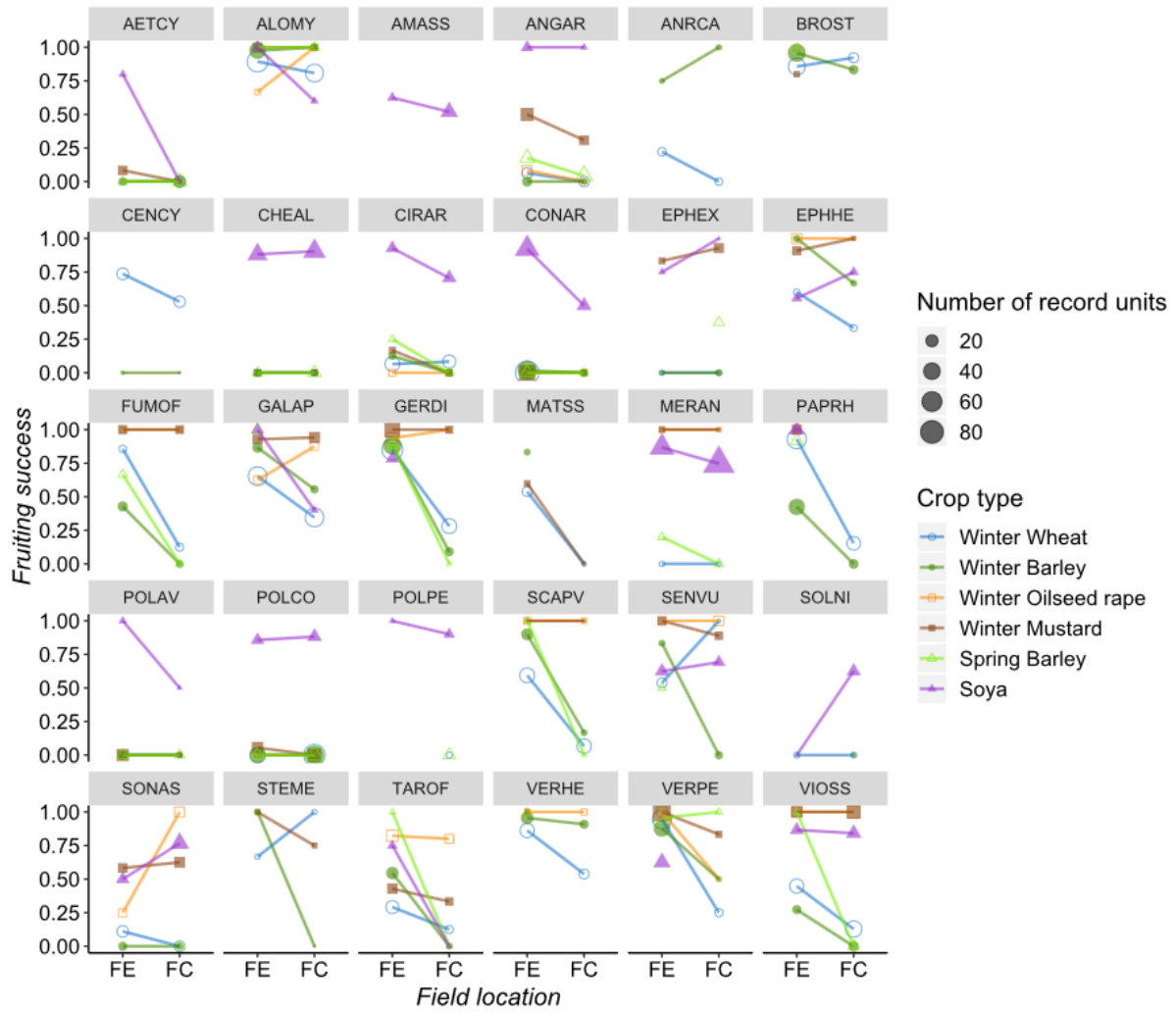
Weed species	FRS						FROn						Dry biomass					
	WW	WO	WM	WB	SB	S	WW	WO	WM	WB	SB	S	WW	WO	WM	WB	SB	S
AETCY	0.00 (23)	0.00 (4)	0.08 (13)	0.00 (28)	0.00 (22)	0.57 (7)						710 (5)		1.48 (7)	4.56 (2)			2.83 (6)
ALOMY	0.86 (113)	0.86 (7)	1.00 (16)	0.98 (50)	1.00 (13)	0.89 (18)	991 (98)	1220 (6)	1157 (16)	824 (49)	708 (13)	673 (17)	4.26 (46)	12.57 (3)	7.15 (8)	2.95 (15)	4.76 (8)	7.21 (16)
AMASS						0.55 (33)						652 (21)						14.63 (35)
ANGAR	0.03 (31)	0.07 (15)	0.43 (37)	0.00 (19)	0.10 (40)	1.00 (16)		1043 (2)	798 (12)		471 (18)	1315 (16)	0.09 (5)	0.22 (12)	0.46 (25)	0.12 (3)	0.21 (23)	0.71 (15)
ANRCA	0.13 (16)			0.89 (9)			740 (2)	1287 (2)		302 (8)	882 (1)		0.91 (2)			4.99 (9)	10.27 (1)	
BROST	0.87 (55)	1.00 (4)	0.80 (5)	0.93 (60)	1.00 (4)		843 (50)	1287 (4)	950 (5)	725 (56)	882 (4)		3.54 (26)		1.24 (4)	3.19 (24)	11.21 (6)	
CENCY	0.64 (36)			0.00 (3)			722 (24)						5.78 (25)					
CHEAL	0.00 (12)		0.00 (13)	0.00 (13)	0.00 (20)	0.89 (76)	405 (2)					768 (70)	0.33 (1)	1.55 (7)	0.91 (9)	0.47 (1)	0.16 (1)	9.88 (53)
CIRAR	0.07 (55)	0.00 (7)	0.08 (13)	0.06 (16)	0.10 (10)	0.81 (31)						995 (23)						
CONAR	0.00 (88)	0.00 (13)	0.00 (44)	0.02 (66)	0.00 (19)	0.81 (70)	438 (24)	798 (3)	798 (5)	393 (4)	405 (10)	1020 (58)	1.17 (33)	1.11 (7)	0.91 (17)	0.91 (8)	1.93 (11)	3.46 (42)
EPHEX	0.00 (5)		0.90 (20)	0.00 (10)	0.38 (8)	0.80 (5)			798 (3)		405 (4)	899 (4)		0.13 (3)	0.48 (21)	0.01 (4)	0.03 (4)	0.27 (5)
EPHHE	0.45 (11)	1.00 (14)	0.92 (13)	0.85 (13)		0.65 (17)	528 (5)	709 (14)	718 (12)	666 (11)		987 (11)	0.43 (6)	1.90 (10)	1.40 (19)	0.23 (18)		0.67 (20)
FUMOF	0.47 (15)	1.00 (5)	1.00 (21)	0.27 (22)	0.40 (10)		784 (7)	1003 (5)	1123 (20)	801 (6)	660 (4)		1.54 (4)	43.9 (1)	13.46 (12)	4.47 (4)	0.46 (1)	
GALAP	0.50 (104)	0.75 (16)	0.94 (31)	0.75 (24)	1.00 (10)	0.81 (16)	528 (47)	971 (10)	774 (13)	387 (18)	442 (10)	497 (10)	1.01 (25)	1.58 (5)	3.36 (7)	3.21 (13)	0.68 (5)	2.17 (12)
GERDI	0.67 (99)	0.94 (17)	1.00 (44)	0.74 (62)	0.80 (10)	0.79 (14)	597 (65)	901 (16)	1033 (37)	510 (44)	461 (6)	868 (4)	1.75 (30)	8.75 (3)	8.40 (14)	1.53 (17)	0.72 (3)	2.13 (4)
MATSS	0.47 (15)		0.50 (6)	0.83 (6)			698 (6)		870 (4)	634 (6)			1.35 (5)	0.56 (1)	6.47 (3)	1.55 (4)	2.55 (2)	1.47 (1)
MERAN	0.00 (5)	1.00 (4)	1.00 (6)		0.09 (11)	0.79 (140)		1389 (4)	1106 (6)		663 (3)	1340 (79)		37.18 (3)	0.51 (5)			1.56 (87)
PAPRH	0.69 (83)	1.00 (11)	1.00 (10)	0.32 (53)	0.92 (12)	1.00 (20)	613 (54)	798 (7)	839 (7)	393 (16)	691 (11)	498 (16)	8.15 (20)	13.17 (4)	7.41 (2)	4.33 (9)	4.67 (5)	21.49 (9)
POLAV	0.00 (8)	0.00 (6)	0.00 (25)	0.00 (16)	0.00 (17)	0.86 (7)			798 (8)		686 (7)	1515 (7)	1.71 (4)	2.15 (2)	6.07 (7)	1.08 (1)	5.74 (4)	17.37 (4)
POLCO	0.00 (106)	0.00 (11)	0.02 (45)	0.00 (91)	0.00 (35)	0.87 (31)			798 (2)	393 (3)		1454 (30)	0.21 (15)	0.30 (11)	1.19 (26)	0.21 (14)	0.39 (6)	10.28 (36)
POLPE	0.00 (4)				0.00 (12)	0.92 (13)						1071 (13)					0.15 (3)	18.21 (12)
SCAPV	0.34 (62)	1.00 (9)	1.00 (3)	0.73 (26)	0.75 (4)		784 (25)	755 (9)	1021 (3)	562 (23)	782 (2)		2.55 (7)	6.79 (6)	5.95 (4)	4.12 (20)	5.43 (1)	
SENVU	0.57 (14)	1.00 (19)	0.95 (19)	0.33 (15)	0.50 (4)	0.66 (29)	538 (7)	777 (19)	869 (18)	614 (5)		620 (19)	0.80 (8)	8.07 (16)	4.39 (17)	1.02 (3)	2.86 (2)	0.97 (24)
SOLNI	0.00 (8)			0.00 (3)		0.59 (17)						946 (17)						6.24 (27)
SONAS	0.06 (33)	0.71 (21)	0.61 (28)	0.00 (18)	0.00 (7)	0.68 (44)	405 (2)	1023 (9)	943 (4)			591 (30)	0.79 (2)	4.86 (8)	3.49 (13)	1.63 (1)		4.46 (35)
STEME	0.83 (6)		0.88 (8)	0.83 (6)			1004 (5)		1227 (7)	1208 (5)	1085 (1)		2.01 (13)		4.93 (7)	0.66 (10)	4.50 (2)	
TAROF	0.25 (32)	0.81 (27)	0.39 (23)	0.43 (28)	0.67 (3)	0.60 (10)	392 (6)	320 (19)	379 (9)	260 (10)			5.81 (5)	10.75 (15)	9.36 (7)	10.27 (6)		
VERHE	0.76 (42)	1.00 (6)	1.00 (4)	0.94 (34)	1.00 (4)		594 (32)	729 (6)	640 (4)	772 (33)	548 (4)		1.49 (26)	2.30 (10)	1.08 (2)	0.90 (30)	0.81 (3)	
VERPE	0.86 (63)	0.93 (15)	0.98 (56)	0.86 (43)	0.96 (26)	0.63 (24)	951 (50)	1039 (14)	1071 (52)	755 (36)	809 (23)	943 (14)	1.36 (26)	2.99 (7)	3.36 (37)	1.48 (22)	0.46 (11)	1.31 (19)
VIOSS	0.26 (68)	1.00 (35)	1.00 (44)	0.12 (26)	0.25 (12)	0.85 (34)	1013 (23)	1307 (33)	1269 (40)	596 (9)	870 (4)	1262 (29)	0.37 (15)	1.65 (22)	1.26 (41)	0.26 (11)	0.28 (5)	0.56 (38)



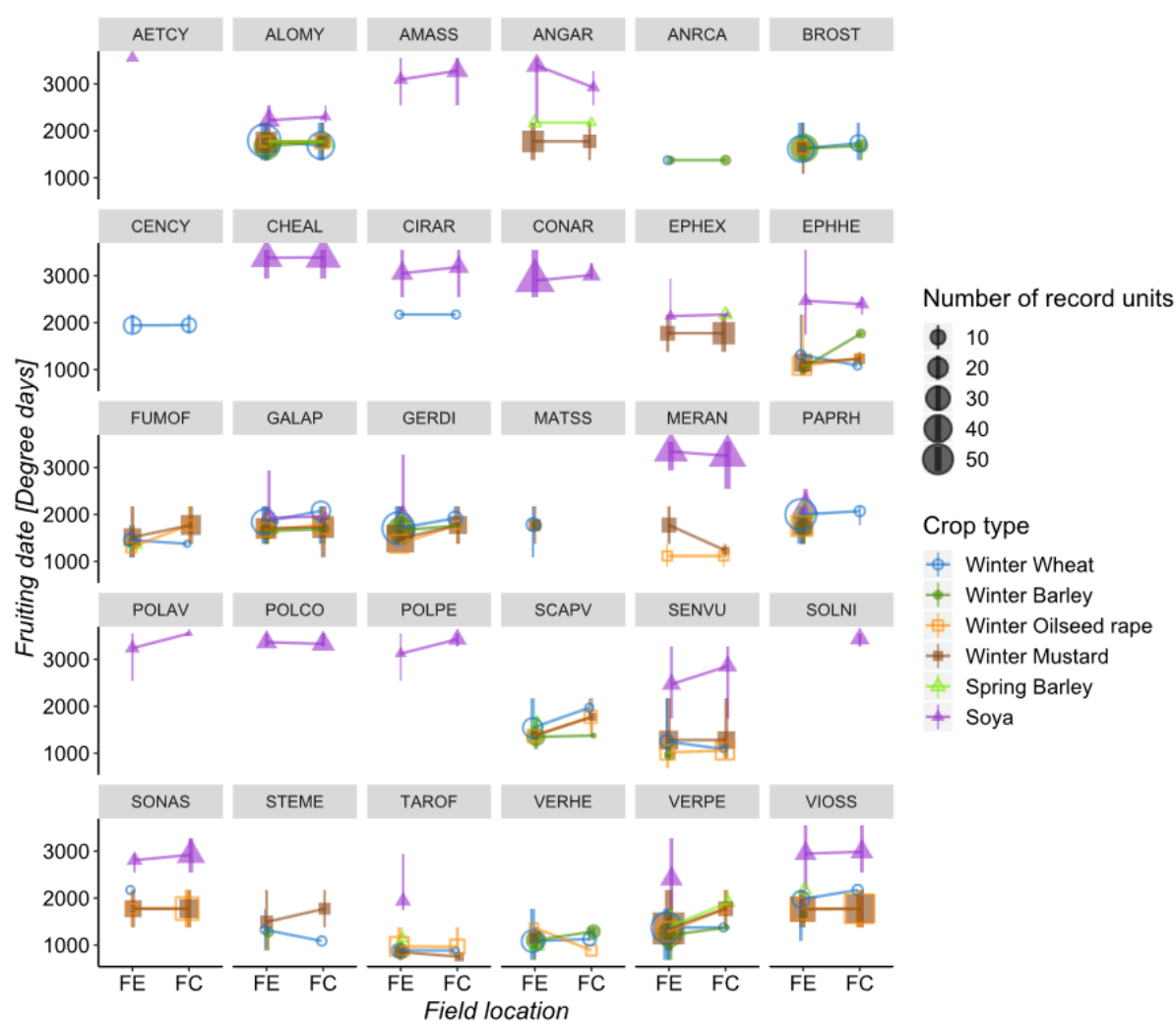
Supp. Figure III.2: Flowering date (FLOn, growing degree-days since January 1st, base temperature = 0°C) according to Within-field location (FE: field edge; FC: field core) and Crop type (colours) for the 30 weed species (full names of species are provided in Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). The size of dots represents the number of record units.



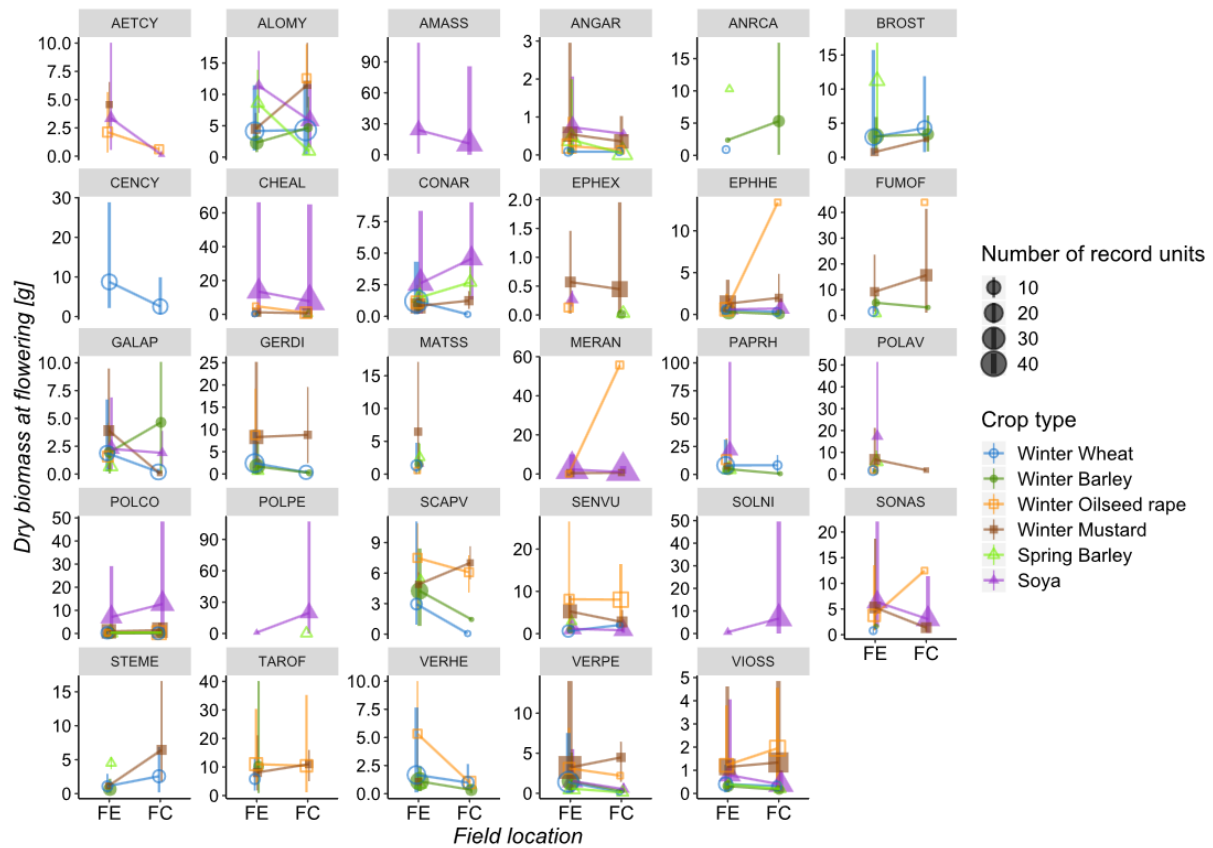
Supp. Figure III.3: Flowering duration (FLD, growing degree-days since January 1st, base temperature = 0°C) according to Within-field location (FE: field edge; FC: field core) and Crop type (colours) for the 30 weed species (full names of species are provided in Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). The size of dots represents the number of record units.



Supp. Figure III.4: Fruiting success (FRS) according to Within-field location (FE: field edge; FC: field core) and Crop type (colours) for the 30 weed species (full names of species are provided in Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). The size of dots represents the number of record units.



Supp. Figure III.5: Fruiting date (FRon, growing degree-days since January 1st, base temperature = 0°C) according to Within-field location (FE: field edge; FC: field core) and Crop type (colours) for the 30 weed species (full names of species are provided in Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). The size of dots represents the number of record units.



Supp. Figure III.6: Dry biomass per plant (g) according to Within-field location (FE: field edge; FC: field core) and Crop type (colours) for the 30 weed species (full names of species are provided in Supp. Table III.1, <https://gd.eppo.int/>). The size of dots represents the number of record units.

Chapitre IV :

*Développement d'indicateurs de la contribution
des adventices à la fourniture de (dis)services et
application à l'échelle de l'individu*



Résumé du chapitre

Rappel : Nous avons montré précédemment que la composition des communautés adventices différait entre stratégies agricoles et localisations au sein de la parcelle (chapitre II). Nous avons aussi mis en évidence que le développement phénologique des adventices était impacté par les conditions de croissance, notamment la culture mise en place et la localisation au sein de la parcelle (chapitre III). Ainsi, la quantité de ressources et la période de provision peuvent varier entre les espèces mais aussi au sein d'une même espèce. Il semble donc nécessaire de retranscrire ces différents niveaux de variabilité pour traduire l'ensemble des relevés de flore adventices en contribution potentielle à la fourniture de (dis)services écosystémiques. D'autre part, toutes les ressources ne fournissent pas la même quantité d'énergie pour les pollinisateurs et les ennemis naturels. Cette « qualité » des ressources dépend notamment de la teneur en lipides, glucides et protéines. De plus, il faut que ces organismes puissent utiliser la ressource, c'est-à-dire qu'ils doivent pouvoir la localiser (« attractivité ») et réussir à accéder à son contenu (« accessibilité »). Ces trois critères (« qualité », « attractivité » et « accessibilité ») sont très importants car un seul aspect négatif suffit à ce que la ressource ne contribue pas à la fourniture de services. Ces critères ne peuvent pas être définis de manière générale, mais sont dépendants des interactions entre la plante et l'organisme cible. De même, la nuisibilité d'une espèce adventice varie en fonction de nombreux traits et de la culture dans laquelle elle est présente. Par exemple, le chénopode blanc (*Chenopodium album*), espèce à germination estivale, peut être observé dans les cultures d'hiver, mais est généralement peu nuisible alors qu'il peut l'être dans le soja.

Questions de recherche :

- Quelles caractéristiques des adventices interviennent dans la contribution à la fourniture des (dis)services étudiés ?
- Quelle est la contribution de chacune des espèces adventices à la fourniture de (dis)services ?
- Quelles espèces ont les meilleures associations de services et de disservices, et dans quelles conditions de croissance (c'est-à-dire la culture et la localisation) ?

Matériels et méthodes mobilisés : Nous avons réalisé un travail de recherche bibliographique afin d'identifier les traits fonctionnels des espèces adventices jouant un rôle important dans la contribution à la fourniture de (dis)services. Ceci nous a permis de développer 9 proxys

caractérisant la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services (trois proxys pour la pollinisation, trois pour le contrôle biologique et trois pour la nuisibilité). Nous avons ensuite calculé les valeurs de ces neuf proxys pour chacune des espèces adventices observées sur la zone, dans les 12 conditions étudiées (6 cultures x 2 localisations), en remobilisant les résultats de développement phénologique du chapitre III. Quand des données de traits fonctionnels et de phénologie étaient manquantes pour certaines espèces, nous avons développé une méthodologie qui par proximité fonctionnelle (valeurs de traits fonctionnels provenant de plusieurs bases de données) permettait d'imputer des valeurs aux espèces. Nous avons remobilisé les données récoltées lors du suivi phénologique (chapitre III). Enfin, nous avons utilisé les valeurs de ces proxys afin de calculer les relations entre (dis)services à l'échelle de la plante et d'identifier les espèces présentant les meilleures combinaisons de valeurs de proxys.

Résumé des résultats : Afin de tenir compte de la variabilité inter- et intraspécifique de la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services, nous avons décomposé le calcul des neuf proxys en trois niveaux d'organisation. Le niveau organe tient compte des caractéristiques intrinsèques de la fleur ou de la graine (par ex. forme, taille), que l'on considère stables au sein d'une espèce. Le niveau plante intègre quant à lui les résultats obtenus lors du suivi phénologique (chapitre III) afin d'estimer le nombre moyen d'organes (graines ou fleurs) produits par une espèce dans une condition particulière (culture x localisation). Enfin, le niveau communauté tient compte des espèces présentes dans la communauté et pondère la valeur du proxy par l'abondance. Dans ce chapitre, la mise en application des proxys se fera en intégrant les niveaux organe et plante (le calcul des proxys à l'échelle de la communauté sera traité dans les chapitres suivants). Ainsi, par cette décomposition et les données récoltées au sein de bases de données et lors du suivi phénologique, nous avons estimé les valeurs des neuf proxys au sein des douze conditions de croissance pour 155 espèces adventices. A l'échelle de la plante, nous avons observé une relation positive entre tous les proxys de (dis)services, excepté la contribution à la difficulté de récolte. Nous avons cependant identifié un groupe d'individus présentant des valeurs de services importantes et des valeurs de disservices minimales, correspondant à des espèces de petite taille ayant un cycle de développement court avec une faible compétitivité, qui sont surtout associées aux cultures de colza et de moutarde d'hiver. En général, les plantes présentes dans le soja ont des valeurs de proxys plus importantes que celles présentes dans les céréales. De même, les plantes situées dans l'interface contribuent davantage que celles situées dans le plein champ.

Portée des résultats pour la thèse : Ces résultats mettent en évidence une corrélation positive importante entre les différents services et disservices à l'échelle de la plante. Il semble donc difficile de favoriser la fourniture d'un grand nombre de services sans favoriser les disservices. Malgré ces antagonismes forts, nous avons pu identifier des combinaisons (une espèce associée à une culture et une localisation) présentant des compromis intéressants. En effet, les proxys de nuisibilité (disservices) peuvent rester acceptable par l'agriculteur, s'ils restent en dessous d'un certain seuil. Les proxys développés dans ce chapitre IV sont essentiels pour répondre à notre problématique générale de la thèse, car leur construction en trois niveaux nous permettra de les calculer sur l'ensemble des relevés de flore réalisés entre 2008 et 2013, tout en tenant compte des effets de culture et de la localisation (Figure 10). Leur application aux relevés de flore disponibles sur la zone d'étude nous permettra alors d'étudier les antagonismes et synergies entre (dis)services aux échelles de la parcelle et de l'assemblage de parcelles dans le petit territoire.

Ce chapitre fait l'objet d'une publication en préparation pour soumission à la revue *Ecological Indicators*.

A framework to estimate potential weed contribution to ecosystem services within agricultural landscapes

Séverin Yvoz ¹, Stéphane Cordeau ¹, Ploteau Alexandre ¹, Sandrine Petit ^{1*}

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

* Corresponding author: sandrine.petit-michaut@inrae.fr; Tel. +33 3 80 69 30 32

In preparation for submission to *Ecological Indicator*.

Abstract

There is a pressing need for indicators and methods to quantify the provision of ecosystem services as it is a prerequisite to identify management options optimizing trade-offs between services. Arable weeds provide multiple services and are thus a good model to evaluate trade-offs, as they can be harmful for crop productions but can also provide trophic resources (flowers or seeds) for pollinators and natural pest enemies. To date, few indicators are available to quantify the contribution of weeds to services and disservices, and none of them does account for the important intraspecific variability in weed traits that results from contrasting plant growing conditions, and notably the location of weeds within fields (field edge vs field core) and the crop type grown. Here, we developed proxies for potential weed harmfulness (competition, harvest difficulties and soil seedbank regeneration) and weed contribution to resources provision to pollinators (bees, bumblebees and hoverflies) and to pest natural enemies (carabid beetles, birds and parasitoid wasps). These nine proxies accounted for the plant response to its growing conditions (within-field location x crop type) and were implemented on 155 weed species. The computation of proxies for 967 combinations of species x growing conditions indicates that most proxies (except harvest difficulties) were positively correlated, *i.e.* disservices increased when services increased. Weed plants located in field edges expressed higher contributions than those located in field cores, especially in cereal crops. We identified a group of plants gathering small species with a short life cycle and low competitiveness, presenting the optimum proxy combination, *i.e.* high services and low disservices provision. The development of these proxies and the proposed framework provide new avenues for assessing the provision of multiple ecosystem services at different temporal (crop sequence) and spatial scale (landscape) as well as assessing trade-offs.

Keywords: indicator, ecosystem function, biological control, pollinators, harmfulness, trade-off, functional traits, field edge

1. Introduction

The intensification of human activities has led to a general decline of biodiversity worldwide (Vitousek, 1997) and has shed light on the role of biodiversity in the functioning of ecosystems and in the maintenance of human well-being (Duru et al., 2015). Research on ecosystem services has considerably developed over the last decades and their quantification is often identified as a priority, notably because it is a prerequisite to the definition of land use planning options enhancing ecosystem multifunctionality (Kremen and Ostfeld, 2005). However, the evaluation of ecosystem services still presents many methodological challenges (Reyers et al., 2013), a situation that calls for the development of indicators of ecosystem services provision (van Oudenhoven et al., 2012).

In agricultural landscapes, weeds interact with many organisms and are often associated with the provision of multiple ecosystem services (Blaix et al., 2018; Gaba et al., 2020; Gerowitt et al., 2003). Weeds are crop pests and can be harmful to crop production if they outcompete crops for resources (Adeux et al., 2019b). This can happen when they occur at high density (Cousens, 1985), or synchronise their emergence with that of the crop and mimic crop phenology (Knezevic et al., 2002), or grow faster and become taller than the crop (Seavers and Wright, 1999). Weed seeds can also affect the quality of the harvest and replenish weed seedbanks (Walsh et al., 2013). Furthermore, weeds are key providers of trophic resources in agroecosystems (Marshall et al., 2003; Pocock et al., 2012). The role of weed seeds for farmland birds (Holland et al., 2006; Wilson et al., 1999) and carabid beetles (Honek et al., 2003; Petit et al., 2014) is well established. Weed flowers are an important trophic resource for bees (Bretagnolle and Gaba, 2015; Requier et al., 2015). If they do not necessarily provide high amounts of resources, weeds supplement the provision made by mass-flowering crops that is only limited in time (Bretagnolle and Gaba, 2015).

Functional approaches are offering a robust framework to quantify and understand the mechanisms underlying the delivery of weed functions in agroecosystems (Navas, 2012). There have been substantial advances in the identification of weed traits that are key to specific functions (Cordeau et al., 2017a; Gaba et al., 2017), and weed mean trait values (*i.e.* average value of a trait for a species, across a wide range of growing conditions) have become increasingly accessible in databases (*e.g.* TRY Kattge, 2012; LEDA Kleyer et al., 2008). Functional approaches accounting for the pattern of weed competitive ability and the resulting impact on crop yield have been the focus of several studies (Adeux et al., 2019b; Storkey, 2006). Similarly, weed traits have been accounted for to help decipher the complex interactions

between weeds and other trophic groups, for example floral traits and pollinators (Rosas-Guerrero et al., 2014) or seed traits for natural enemies (Brooks et al., 2012; Storkey et al., 2013). In some rare instances, this knowledge has been mobilised to derive trait-based indicators of weed functions, for example indicators of the value of weed species for different pollinator groups (Ricou et al., 2014). However, one important limitation to such development is the assumption that weed traits values are constant across a range of growing conditions. However, traits values can vary according to the growing conditions of individual plants and these variations can have important implications for the outcome of ecological interactions (Bolnick et al., 2011).

Intraspecific variability in weed trait values remains poorly documented (but see Kazakou et al., 2014) but is however likely to be quite high. In arable agriculture, weeds grow in different environments. First, many species are both found in the interior of fields and also at the edge of fields, an area of the field that is less impacted by farming practices and crop competition (Dutoit et al., 1999; Pinke and Gunton, 2014). Several studies have demonstrated significant intraspecific differences in trait values in common weed species between the edge and the core of the field (Perronne et al., 2014; Yvoz et al., 2020a). Second, the crop type grown in the field, and the agricultural practices that are required to grow each type of crop are substantial causes of variations in the growing environment of plants. For example, Borgy et al. (2016) demonstrated a high intraspecific variability in the value of the specific leaf area of several common weed species between crop types, possibly due to differences in crop canopy closure. Crop management (level of fertilisation, type and frequency of weeding operations) can also strongly modulate weed growth/phenology and hence their capacity to compete with the crop (Blackshaw et al., 2004) or to provide floral or seed resources (Perron and Legere, 2000; Weaver, 1986).

Here, we address the impact of the intraspecific variability found in weed species on the estimation of several weed (dis)services. We first present a framework and a set of nine indicators that were developed in order to account for the combined effect of within-field location (field edge vs field core) and crop type (six crop types) on plants (dis)services. We then applied these indicators to 155 weed species and assessed to what extent the growing conditions changed the contribution of individual species to the set of proxies of (dis)services. We then used these proxies to identify and characterise (response traits, growing conditions) groups of species expressing similar (dis)service bundles. We hypothesize that certain weed species groups and/or growing conditions may solve antagonisms between services and disservices.

Particularly, we expect that species located in field edge have a higher contribution to ecosystem services due to the known lower crop competition and intensity of farming practices.

2. Materials and methods

Our framework aims at translating weed surveys, *i.e.* list of weed species described by their abundance in a particular field location (field core or edge) and crop type into values representing their potential contribution to ecosystem (dis)services provision. We develop a set of nine proxies based on species effect traits and responses to the growing conditions (crop type by within-field location). We detail the method we used to develop the proxies at the organ/plant/community levels, compute them at the plant level, identify plant groups expressing similar proxy bundle and characterise them regarding plant location and species response traits.

2.1 Framework to develop proxies of weed contribution to ecosystem (dis)services provision

In our framework, we decomposed the computation of proxies at three levels of organisation (Figure IV.1): the organ level, describing the invariant characteristics of species, the plant level accounting for the weed species response to the growing conditions, and the community level accounting for the species composition and relative abundance observed in weed surveys. In the following section, we will only focus on the organ and plant levels as the community level is not addressed in the present paper.

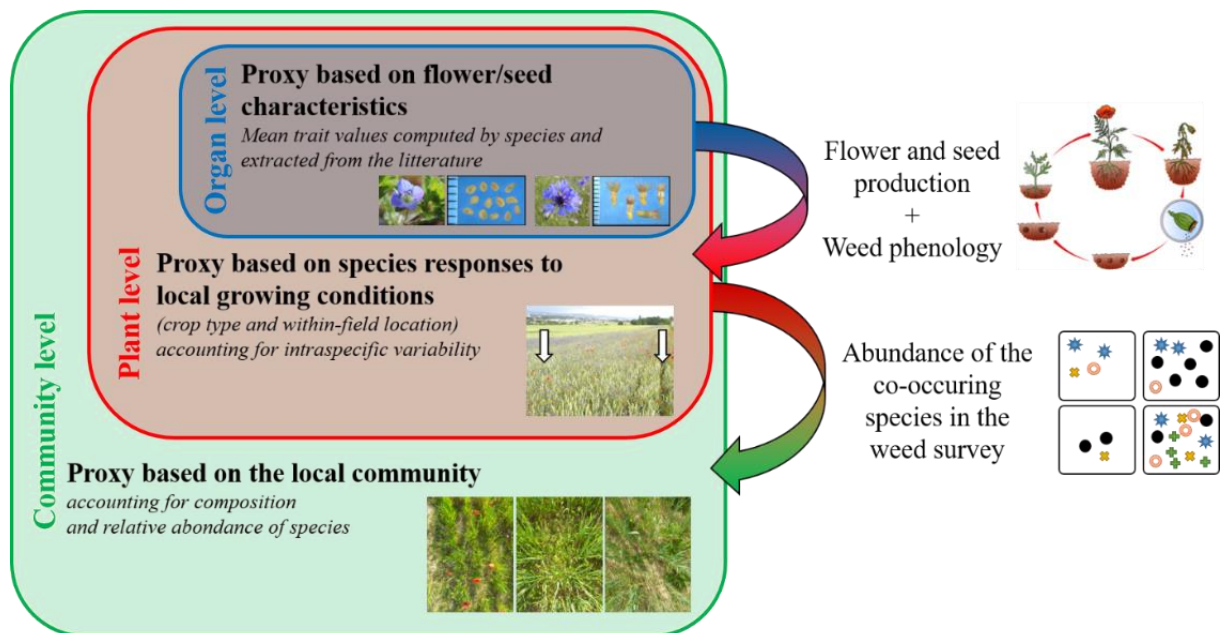


Figure IV.1: Methodological scheme presenting the three levels of organization involved in the construction of the proxies of (dis)services provided by weeds.

We developed nine proxies. Three proxies describe the production of resources for pollinators (namely bees (Pol1), bumblebees (Pol2) and hoverflies (Pol3)). Three others describe the production of resources for pest natural enemies (namely farmland birds (PCont1), carabids (PCont2) and parasitoid wasps (PCont3)). Three disservice proxies focus on direct competition for resources (Harm1), harvest difficulties (Harm2) and soil seedbank regeneration (Harm3).

The resource provisions for pollinators (*i.e.* Pol1, Pol2, Pol3) and pest natural enemies (*i.e.* PCont1, PCont 2, PCont 3) and the persistence in the soil seedbank (*i.e.* Harm3) are linked to characteristics of weed species organs which are relatively stable over the growing conditions. Based on a literature review, we identified the main traits impacting the quality of a flower or a seed for pollinators or pest natural enemies. We then extracted values from the literature or online databases when available. The values at the organ level were then multiplied by the number of flowers or seeds produced by an individual plant. Here, we accounted for the effect of within-field location and crop type on the number of flowers and seeds per plant through the season (Yvoz et al., 2020a) for the computation of proxies. Some potential weed contribution to ecosystem (dis)services are associated with characteristics of the plant not associated with a specific organ (*e.g.* maximum height at flowering being related to the competitive ability) but still varying with growing conditions. Thus, we characterised the weed competition for resources (Harm1) and the harvest difficulties (Harm2) at the plant level, based on traits and indicators describing the weed development in interaction with the growing conditions.

2.2 Application of the proxies to weed survey data

2.2.1 Data collection

The present study focuses on data collected within the Fénay platform located near Dijon in eastern France (47°13 N, 5°03 E), composed of 950 ha of contiguous fields subject to homogeneous continental weather conditions. The area is mostly cultivated with winter crops (42% winter cereals and 13% oilseed rape) in rotation with spring and summer crops (*e.g.* spring barley and soybean). Farming practices applied in the fields of the area were surveyed annually since 2004 (Quinio et al., 2017; Yvoz et al., 2020b).

Between 2008 and 2013, the weed flora of 97 fields was surveyed once a year (Yvoz et al., 2020b). Weed surveys were carried out in March for winter crops, in April for spring crops and in June for summer crops. Weed communities were surveyed simultaneously in the core

and in the edge of fields. In the field core, weeds were recorded within a 2000 m² zone (50 m*40 m) located at least at 20 m from the margin. In the field edge, weeds were recorded in a 50 m linear transect just in front of the core zone. The width of the transect corresponds to the area between the first row of the crop and the perennial boundary (Cordeau et al., 2012b; Yvoz et al., 2020a). In both locations, weed species were identified to the species level when possible and their abundance were first visually estimated using the scale developed by Barralis (1976), *i.e.* one individual in the 2000 m² area, < 1, 1-2, 3-20, 21-50, 51-100 individuals.m⁻², and then transformed into quantitative data using the centre of each density class (0.0005, 0.5, 1.5, 11.5, 35.5, 75.5 individuals.m⁻², respectively). Based on the record of farming operations, we discarded weed records that were conducted less than one week after the last in-crop weeding practices (whether chemical or mechanical). This yielded between 3 and 6 records per field, leading to a total of 826 weed records (*i.e.* 413 in field cores and 413 in field edges). This dataset contained a total of 155 weed species.

2.2.2 Proxy calculation

To integrate plant responses to growing conditions, we mobilised quantitative phenological data available for the 69 commonest species in the area (Yvoz et al., 2020a). Yvoz et al. (2020a) focused on 6 out of the 12 crops surveyed in the area (winter wheat, winter barley, winter oilseed rape, winter mustard, spring barley and soybean); we thus grouped the non-studied crops with the closest crop type among the six studied crops, based on similarity of phenological development. We estimated the phenological stages and the flower and seed productions of missing species by the closest species regarding functional traits (see the traits description and clustering methodology detailed in Supplementary methods) observed in the same growing conditions (within-field location and crop type). As a result, we calculated the nine proxies for each weed species when observed in each of the 12 combinations of crop types by within-field locations (Table IV.1), resulting in a dataset of 967 individual situations (*i.e.* species by within-field location and crop type, named hereafter plants).

Table IV.1: Occurrence of the 155 studied weed species in each of the 12 combinations of within-field locations by crop types, based on weed surveys conducted over the 2008-2013 period on the Fénay platform (Dijon, France).

Within-field location	Winter oilseed rape	Winter mustard	Winter wheat	Winter barley	Spring barley	Soybean	Total
Field edge	111	114	126	99	94	83	627
Field core	70	66	65	44	41	54	340
Total	181	180	191	143	135	137	967

2.3 Data analyses

All statistical analyses were implemented with the R software (R Core Team, 2019).

2.3.1 Correlation between services at the plant level

To identify antagonisms or synergisms between (dis)services at the plant level, we implemented a Principal Component Analysis (PCA) using the *PCA* function from the [FactoMineR] package on the proxy values of the 967 individual situations. As proxies showed few extreme values (Annexe 5), they were rescaled prior to the grouping analysis. For each proxy, we calculated the log₁₀ ratio of the observed value to the maximum value, then rescaled from 0 to 10 using the *rescale* function from the [scales] package (Eq. IV.1). The three proxies of disservices (*i.e.* Harm1, Harm2 and Harm3) were reversed to be interpreted as for services, *i.e.* the highest, the best.

$$Scaled\ proxy = rescale(\log_{10}(\frac{proxy+1}{\max(proxy)+1}), to = c(0,10)) \quad \text{Eq. IV.1}$$

2.3.2 Identification and characterisation of weed plants delivering similar proxy bundles

Groups of plants (*i.e.* 967 combinations of species and growing conditions) exhibiting similar values of all proxies (proxy bundle) were identified using the methodology proposed by Raudsepp-Hearne et al. (2010). The plants by proxy database was submitted to a PCA followed by a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) using the *HCPC* function from the [FactoMineR] package, identifying clear and non-redundant groups through the examination of the dendrogram and confirmed using the gain of explained variance when adding clusters. Groups were then characterised in terms of average proxy values using a one-way analysis of variance using the *catdes* function from the [FactoMineR] package. Radar charts were implemented to represent the distribution of the proxy values for each of the identified group of plants using the *radarchart* function from the [fmsb] package. Groups were then characterised, first, by the proportion of species associated with the different crop types and within-field locations and, second, by six response traits (maximum height at flowering, specific leaf area (SLA), leaf dry matter content (LDMC), Ellenberg.N and .L values, and seed mass) and five descriptors of the weed phenology (germination onset and end, flowering onset and end, and the leaf type) (detailed description of traits in Supp. Table IV.1). We finally pointed out the association between each of the 155 species with the identified proxy bundles in the 12 combinations of

crop type by within-field location and identified their main response traits and phenological descriptors.

3. Results

3.1 Proxies of potential weed contribution to (dis)services provision

The equations of the nine developed proxies of potential weed contribution to ecosystem (dis)services are presented and detailed in Table IV.2. The description and sources of the variables used in the equations are presented in Supp. Table IV.1.

3.1.1 Resources for pollinators (Pol1, Pol2, Pol3)

Pollinators regroup a diversity of organisms such as bees, bumblebees and hoverflies contributing largely to the pollination of crops in agricultural landscapes (Eilers et al., 2011). Weed species could contribute to the conservation of pollinator populations by the provision of nectar and pollen when the crops are not flowering and by providing more diverse resources when the crops are flowering (Carvalho et al., 2011). The benefits of a weed species largely depend on its flower characteristics. Firstly, flowers must be attractive for pollinators, determined by the flower colour (Backhaus, 1992), the UV reflectance (Horth et al., 2014), the flower symmetry (Wignall et al., 2006) and the flower size (Spaethe et al., 2001). Then, the pollinators need to access the resources, which is determined by the form and size of the corolla (Lehrer, 2005). Finally, the quantity and the quality of the floral rewards in terms of pollen (Hass et al., 2019; Vaudo et al., 2015) and/or nectar (Pamminger et al., 2019a; Percival, 1961) impact the fitness of the pollinators. Ricou et al. (2014) listed and integrated these aspects to develop an indicator of pollination value of a large number of weed species for three groups of pollinators: bees (wild and honey bees), bumblebees and hoverflies.

We thus defined three proxies estimating the individual plant contribution to bee (Pol1), bumblebee (Pol2) and hoverfly (Pol3) conservation. We used the pollination values from Ricou et al. (2014) since they integrate the main aspects presented above and exponentialized them because the authors showed a linear regression between pollination values and the natural logarithm of the number of pollinator visits. As recommended by Ricou et al. (2014), we multiplied these indicators by the flower diameter, thus accounting for the differences between species in flower size and resources quantity per flower (Table IV.2). As pollinator values were missing for 34 of our 155 weed species, we computed the mean value of the species belonging to the same genus for 12 species when possible. For the 22 other missing species, we imputed

the values of the closest species among the 133 other species, based on 12 variables describing flowers (*i.e.* nectar quantity and quality, pollen quantity, protein content of pollen, flower symmetry, colour, size and shape, flower class, flower type and UV reflectance in the centre and the petals, see details in Supp. Table IV.1), using the *imputeMFA* function from the {missMDA} package. Finally, the proxy value at plant level was computed by accounting for the number of flowers per plant in each growing condition (*i.e.* within-field location by crop type), based on the results of the phenological survey previously implemented on the area (Yvoz et al., 2020a) (see Supplementary methods for more details).

3.1.2 Resources for pest natural enemies (PCont1, PCont2, PCont3)

Many studies highlighted that the presence of weed species may impact the longevity and fecundity of pest natural enemies such as farmland birds (Holland et al., 2006), carabid beetles (Honek et al., 2003) and parasitoid wasps (Heimpel et al., 1997; Wäckers et al., 2005). Carabids and farmland birds rely on weed seeds as complementary diet when pests are not present, and as diversification of their diet otherwise. Carabids can consume a third of their weight of seeds daily in spring and summer (Honek et al., 2003). Adults of parasitoid wasps rely mainly on carbohydrate resources, including nectar resources (Leius, 1961). Thus, we detailed three proxies highlighting the potential weed contribution to farmland bird (PCont1), carabid (PCont2) and parasitoid (PCont3) conservation.

Although farmland birds diet is mainly composed of invertebrates and seeds (Barré et al., 2018), seeds represent most of their diet in autumn and winter when arthropods become scarce (Holland et al., 2006). In spring and summer, chicks are almost exclusively fed with arthropods (Holland et al., 2006), but adults still complete their diet with seeds (Holmes and Froud-Williams, 2005). Ríos et al. (2012) showed the importance of the seed density in the diet of generalist birds, which has to be related to studies showing the importance of *Gramineae*, *Polygonaceae* and *Chenopodiaceae* – species producing many seeds – in farmland birds diet (Wilson et al., 1999). However, birds express preferences for certain seed species. Gibbons et al. (2006) showed a positive correlation between seed preference and the energy concentration, somehow related to the lipid (Greig-Smith and Wilson, 1985) or the protein (Valera et al., 2005) seed content. Similarly, carabid preferences are linked to the seed lipid content (Gaba et al., 2019), morphology and coat thickness (Lundgren and Rosentrater, 2007). However, the seed size is a limiting factor for seed consumption by carabids (Honek et al., 2007), *i.e.* being rarely consumed by carabids when heavier than 3 mg (Petit et al., 2014).

For birds (PCont1) and carabids (PCont2), we considered the quantity of lipids per seed (seed mass multiplied by its lipid content) as a proxy of the energy resources (Table IV.2). For carabids only, we added an accessibility coefficient accounting for seed mass thresholds (3 and 35 mg, Table IV.2). The seed lipid content was extracted from the literature (Supp. Table IV.1) and computed as the average of the species belonging to the same genus for 13 species. The proxy at plant level was estimated by accounting for the number of seeds produced per plant in each growing condition (Yvoz et al., 2020a) (see Supplementary methods for more details).

Most parasitoid wasps rely on carbohydrate resources to increase their longevity and fecundity (Leatemia et al., 1995; Leius, 1961), provided by honeydew produced by aphids or crop and weed floral and extra-floral nectar. The nectar is an important resource for parasitoids (Heimpel and Jervis, 2005) because of its higher quality of carbohydrates in comparison with honeydew (Wäckers et al., 2008). Beneficial effect of nectar depends on the type of carbohydrate (Vattala et al., 2006), despite no consensus emerged on the best type. Indeed, Baker and Baker (1983) showed that parasitoids prefer nectar rich in saccharose, whereas recent studies showed no differences between saccharose, fructose and glucose on parasitoid longevity (Hausmann et al., 2005; Winkler et al., 2005). The contribution of weed species to parasitoid conservation is however restricted by the accessibility to the floral nectar, which depends on the flower morphology and the parasitoids mouthparts (Jervis, 1998). Parasitoids generally have short mouthparts avoiding them to exploit nectar from tubular flowers longer than 4.5 mm (Orr and Pleasants, 1996; Vattala et al., 2006). Olfactive and visual attractivity influence nectar consumption (Wäckers, 2004; Zhu et al., 2020). Russell (2015) showed *Polygonaceae*, *Apiaceae*, *Brassicaceae*, *Boraginaceae*, *Solanaceae* and *Rosaceae* to be interesting plant families for parasitoids. With a trait-based approach, Zhu et al. (2020) showed the importance of flower colour and shape, and nectar position. Nevertheless, the inflorescence type and the corolla depth emerge as the most important aspects. Rogers (1985) also highlighted the importance of the extra-floral nectar, easily accessible for parasitoids.

No proxy was available in the literature to estimate the weed contribution to conservation of parasitoids. Thus, we developed a proxy as the sum of the contribution of the floral nectar and the extra-floral nectar (PCont3). In a way to evaluate the contribution of the floral nectar at the flower level, we developed an equation multiplying three coefficients (between 0 and 1) representing the interest in terms of nectar quantity, flower shape and corolla depth, by the flower diameter. This equation allows the computation of null values, as soon as at least one aspect is not favourable (Table IV.2). The nectar quantity was extracted from the literature (Supp. Table IV.1) or computed as the average value of species belonging to the same

genus for 17 species. At the plant level, we multiplied these values by the number of flowers produced in each growing condition (Yvoz et al., 2020a) (see Supplementary methods for more details). At the plant level, we added a bonus rewarding the six species capable of producing extra-floral nectar (Table IV.2), *i.e.* *Cyanus segetum*, *Centaurea jacea*, *Centaurea scabiosa*, *Fallopia convolvulus*, *Sambucus ebulus* and *Vicia sativa* (Jayanthi et al., 2019; Keeler, 1979; Salisbury, 1909; Weber et al., 2015). To have a bonus of the same range as the floral nectar part, the bonus (REN in Table IV.2) was computed as a proportion (from 0 to 1) of the floral nectar part (QEN in Table IV.2), determined by the position of the extra-floral nectar on the plant (which vary by the phenological stage of the plant, Table IV.2). As adults parasitoids have a short life cycle and their preys are mainly associated with cereal crops, oilseed rape and mustard, we computed this proxy from March to June, the value being null otherwise.

3.1.3 Competition with crop (Harm1)

Weeds compete with the crop for resources, such as nitrogen, light and water (Blackshaw et al., 2004; Cousens, 1985; Liu et al., 2009; Swanton et al., 2015). Weeds outcompete crops when they highlight a higher efficiency to uptake a limiting resource and share the same space at the same time. Moreau et al. (2013) showed that ability to compete for nitrogen could be related to the Ellenberg.N value (Ellenberg et al., 1992). Synchrony between weed and crop for germination and flowering increases the intensity of competition (Fried et al., 2015, 2008), the outcome being dictated by the species able to germinate earlier and grow faster. Swanton et al. (2015) highlighted the importance of a high leaf area development, light absorption efficiency and height in weed competitiveness. Fried et al. (2019) also showed that a high SLA is generally associated with a high ability of weed to compete with crop by intercepting more of the incident radiations for a given leaf biomass.

The proxy of the potential weed contribution to the competition with crop (Harm1) was based on similarities between weed and crop species traits described above. Five ratios were computed and then multiplied (Table IV.2), comparing the synchrony of the germination and flowering periods (Supp. Table IV.2 and Supp. Table IV.3), the maximum height at flowering, the Ellenberg.N value and SLA (Supp. Table IV.1). For instance, germination and flowering synchrony ratios reach 1 when the weed growth is synchronic with the crop. Finally, we also added a coefficient subtracting the proportion of weed plants dead without reaching the vegetative stage (Table IV.2) based on results from the phenological survey previously implemented in the area (Yvoz et al., 2020a), hypothesizing that these plants did not cause significant yield loss (Adeux et al., 2019b).

3.1.4 Harvesting difficulties (Harm2)

Even if species emerging late in season are generally less competitive against crop, they may remain green at harvest and cause harvest difficulties (Swanton et al., 2015). In addition, they can reduce the quality of the harvest if the green biomass is located above the level of the combine cutting bar and exported with crop seeds (Mézière et al., 2015b).

We defined the proxy of the potential weed contribution to harvest difficulties (Harm2) as an estimation of the height of green biomass located above the level of the cutting bar. We multiplied the maximum height of the weed species by a coefficient of synchrony between the flowering period of the weed species and the crop harvest period (Supp. Table IV.3), considering that weed species reach their maximum biomass at flowering. We then subtracted 15 cm, which correspond to the average cutting height, considering that plants smaller than 15 cm are not harvested. Finally, we multiplied these values by a coefficient representing the proportion of individual plants still green at harvest (phenological stage between C1 and E1 included (Yvoz et al., 2020a)), thus considering that dead biomass (phenological stage E2 (Yvoz et al., 2020a)) does not cause any harvest difficulties (Table IV.2).

3.1.5 Persistence in the soil seedbank (Harm3)

Weeds can shed seeds at maturity and regenerate the soil seedbank, with some species capable of remaining viable for several years in the soil (Mahé et al., 2020). The soil seedbank increases the probability of weed:crop competition in the following years (Jabbour et al., 2014b). Seed persistence in the soil is related to many seed traits such as seed size, shape, morphology or composition (Gardarin et al., 2010; Thompson et al., 1993), interacting between each other. However, seed persistence is easy to find in the literature and trait databases, avoiding a complex equation with many parameters.

In a way to define the potential weed contribution to seedbank regeneration (Harm3), we used values extracted from the literature and databases to group species into 4 categories of seed persistence, *i.e.* 1, 3, 5 and 10 years. At the plant level, we then multiplied this value by the number of seeds produced by the weed species in each growing condition (Table IV.2), assessed by the phenological survey previously implemented in the area (Yvoz et al., 2020a).

Table IV.2: Equations of the nine developed proxies of the potential weed contribution to ecosystem (dis)services provision. In all equations, i refers to one of the 155 studied weed species. The colours refer to the level of organisation (Figure IV.1), *i.e.* blue: organ level, depending only on the weed species; red: plant level, thus influenced by the growing conditions (*e.g.* crop type and within-field location); green: community level, influenced by the weed community composition and abundance recorded in the weed survey. Traits used in the equations are detailed in Supp. Table IV.1.

Proxy	Equations
Potential weed contribution to pollinator conservation: - bees (Pol1) - bumblebees (Pol2) - hoverflies (Pol3)	$Pol_j = \sum_{i=1}^{155} (\exp(PV_j(i)) \times FD(i) \times FN(i) \times A(i))$ - PV_j: Pollinator value from Ricou et al. (2014), j in {1, 2, 3} - FD: Flower diameter - FN: Average flower number per plant - A: Abundance of the species in the survey
Potential weed contribution to pest natural enemy conservation: - farmland birds (PCont1)	$PCont1 = \sum_{i=1}^{155} (SL(i) \times SM(i) \times SN(i) \times A(i))$ - SL: Seed lipid content - SM: Seed mass - SN: Average seed number per plant - A: Abundance of the species in the survey
Potential weed contribution to pest natural enemy conservation: - carabids (PCont2)	$PCont2 = \sum_{i=1}^{155} (SL(i) \times SM(i) \times SA(i) \times SN(i) \times A(i))$ - SL: Seed lipid content - SM: Seed mass - SA: Seed availability (1 if $SM < 3\text{mg}$; Linear decrease from 1 to 0 for $SM=3$ to 35mg; 0 if $SM > 35\text{mg}$) - SN: Average seed number per plant - A: Abundance of the species in the survey

Proxy	Equations																											
Potential weed contribution to pest natural enemy conservation: - parasitoids (PCont3)	$PCont3 = \sum_{i=1}^{155} (NQ(i) \times FF(i) \times CD(i) \times FN(i) \times A(i)) + \sum_{k=1}^9 (QEN(i) \times P(ki) \times REN(ki) \times A(i))$ - NQ: Nectar quantity (none = 0; little = 0.4; present = 0.8; plenty = 1) - FF: Flower form (funnel shaped = 1; disc-bowl shaped = 0.7; bell shaped = 0.6; head shaped = 0.5; flag shaped = 0.2; other = 0) - CD: Corolla depth (< 4.5 mm = 1; > 4.5 mm but nectar available = 0.5; no nectar or unavailable = 0) - FN: Average flower number per plant - A: Abundance of the species in the survey - QEN: Quantity of extra-floral nectar estimated as the maximum value of PCont3 per half month for the floral nectar part - P: Proportion of plants at the stage k; k phenological stage in {A, B, C1, C2, D1, D2, D3, E1, E2} (Yvoz et al., 2020a) - REN: Rate of the maximum extra-floral nectar production depending of the phenological stage k <table><tr><th>Phenological stage (Yvoz et al., 2020a)</th><th>REN for POLCO, SAMEB, VICSA Extra-floral nectar on vegetative parts</th><th>REN for CENCY, CENJA, CENSC Extra-floral nectar on flower parts</th></tr><tr><td>Seedling: A, B</td><td>0</td><td>0</td></tr><tr><td>Adult: C1</td><td>0.5</td><td>0</td></tr><tr><td>Adult: C2</td><td>0.7</td><td>0.5</td></tr><tr><td>Flowering: D1</td><td>0.8</td><td>0.8</td></tr><tr><td>Flowering: D2</td><td>1</td><td>1</td></tr><tr><td>Flowering:</td><td>1</td><td>1</td></tr><tr><td>Maturity: E1</td><td>0.7</td><td>0</td></tr><tr><td>Maturity: E2</td><td>0</td><td>0</td></tr></table>	Phenological stage (Yvoz et al., 2020a)	REN for POLCO, SAMEB, VICSA Extra-floral nectar on vegetative parts	REN for CENCY, CENJA, CENSC Extra-floral nectar on flower parts	Seedling: A, B	0	0	Adult: C1	0.5	0	Adult: C2	0.7	0.5	Flowering: D1	0.8	0.8	Flowering: D2	1	1	Flowering:	1	1	Maturity: E1	0.7	0	Maturity: E2	0	0
Phenological stage (Yvoz et al., 2020a)	REN for POLCO, SAMEB, VICSA Extra-floral nectar on vegetative parts	REN for CENCY, CENJA, CENSC Extra-floral nectar on flower parts																										
Seedling: A, B	0	0																										
Adult: C1	0.5	0																										
Adult: C2	0.7	0.5																										
Flowering: D1	0.8	0.8																										
Flowering: D2	1	1																										
Flowering:	1	1																										
Maturity: E1	0.7	0																										
Maturity: E2	0	0																										

Proxy	Equations
Potential weed competition against crop (Harm1)	$Harm1 = \sum_{i=1}^{155} GP(i) \times FP(i) \times RH(i) \times EN(i) \times SLA(i) \times GS(i) \times A(i)$ - GP: Germination period synchrony (details in Supp. Table IV.2) - FP: Flowering period synchrony (details in Supp. Table IV.3) - RH: Relative height = height(weed)/height(crop) - EN: Relative Ellenberg.N = Ellenberg.N(weed)/Ellenberg.N(crop) - SLA: Relative SLA = SLA(weed)/SLA(crop) - GS: Growing success = 1-proportion of plant dead without reaching the stage C1, <i>i.e.</i> adult plant (Yvoz et al., 2020a) - A: Abundance of the species in the survey
Potential weed contribution to harvest difficulties (Harm2)	$Harm2 = \sum_{i=1}^{155} H(i) \times PG(i) \times S(i) \times A(i)$ - H: Maximum height - PG: Proportion of plants still green at harvest - S: Synchrony between weed flowering and crop harvest periods (details in Supp. Table IV.3) - A: Abundance of the species in the survey
Potential weed contribution to seedbank replenishment (Harm3)	$Harm3 = \sum_{i=1}^{155} SP(i) \times SN(i) \times A(i)$ - SP: Seed longevity - SN: Average seed number per plant - A: Abundance of the species in the survey

3.2 Identification of plant groups expressing similar ecosystem (dis)service bundles.

Proxy values calculated at plant levels are detailed in. The distributions of the proxy values at the plant level of the 967 individual situations (combinations of weed species by crop type and within-field location) showed a non-symmetric distribution with few high values (Figure IV.2), highlighting that most of the situations contribute to low level of ecosystem (dis)services.

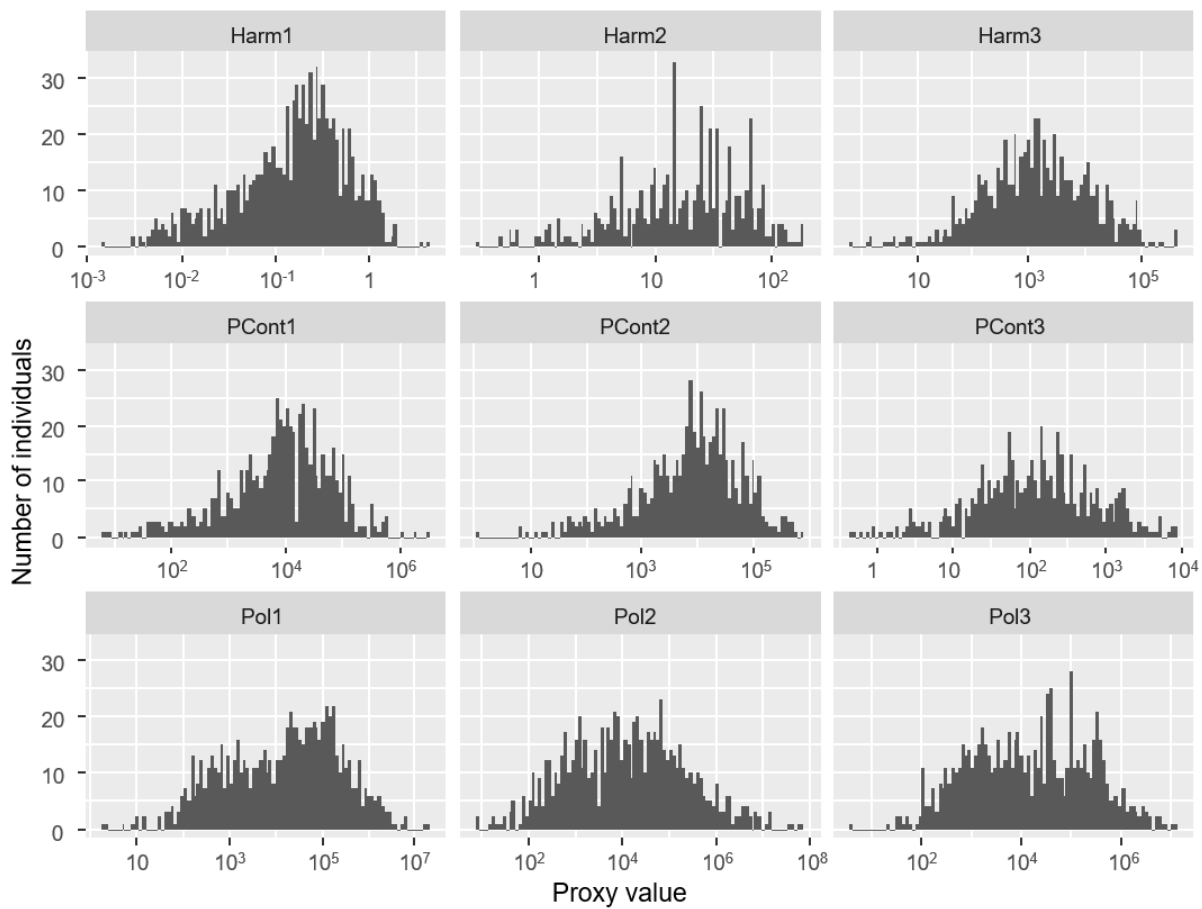


Figure IV.2: Distribution of the values of the nine proxies (X axis: log10 scale) of the weed contribution to ecosystem (dis)services (detailed in Table IV.2) estimated at the plant level (N = 967 species by within-field location and crop type).

3.2.1 Correlations between ecosystem services proxies

The first PCA axis (representing 58% of the variability, Figure IV.3) is correlated with the six proxies of services (*i.e.* Pol1, Pol2, Pol3, PCont1, PCont2, PCont3) and negatively correlated with Harm3 and Harm1, separating weed plants by their ability to produce flowers and seeds. Proxies representing the contribution of weeds to pollination and pest control were highly positively correlated at the plant level, their computation being related to the same organ

(flowers for Pol1, Pol2, Pol3, PCont3, and seeds for PCont1, PCont2). The second PCA axis (13.9% of the variability, Figure IV.3) is correlated with Harm2, which was not correlated with the six proxies of services. These results highlighted that there is a general antagonism between high provision of services and low disservices (Harm3 and Harm1). However, the negative correlation between Harm1 and the six services seems small, suggesting the existence of trade-offs.

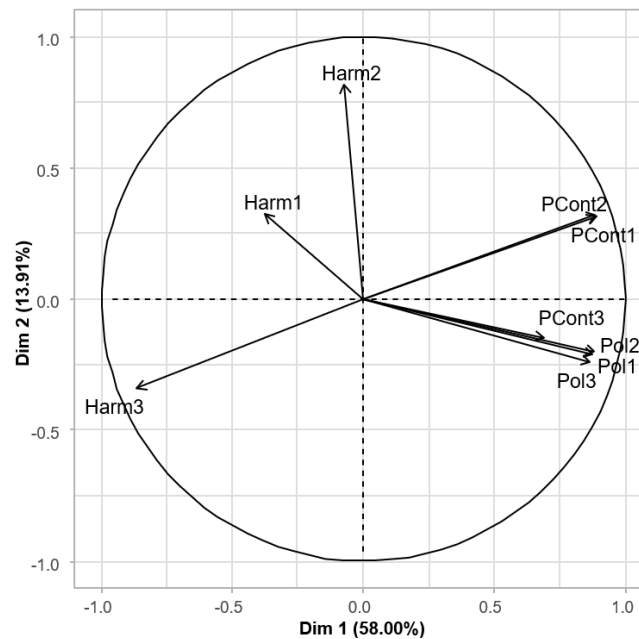


Figure IV.3: Correlations between the nine proxies (detailed in Table IV.2) and the two first dimensions of the Principal Component Analysis (PCA). Harm1, Harm2 and Harm3 were reversed before analysis.

3.2.2 Identification of proxy bundles

Five proxy bundles (PB) were identified by the clustering analysis. PB1 (196 individual situations) had low contribution values to both ecosystem services (values < 0.33 on average) and disservices (values > 7.8 on average) proxies (Figure IV.4). PB2 (162 individual situations) had low values of disservices (> 9.2 except for Harm2) and contribution to PCont1 and PCont2 (values around 0.2), but an intermediate contribution to pollinator (Pol1, Pol2, Pol3) and parasitoid conservation ($3 < \text{Pol3} < 5.7$) (Figure IV.4). PB3 (256 individual situations) showed an intermediate contribution to pollinator and pest natural enemy conservation (values from 4.7 to 6, except for PCont3), few weed:crop competition ($\text{Harm1} > 8.3$), but a high Harm3 (4.9, on average) (Figure IV.4). PB4 (115 individual situations) was similar to PB3, but with higher values of services (> 5.1 except for PCont3) and disservices (especially for Harm2 and Harm3). Finally, PB5 (238 individual situations) showed high levels of services (> 6.3), with low levels

of disservices (Harm1 and Harm2 > 7.7, except for Harm3) (Figure IV.4). In decreasing order of significance, PB5 and PB3 showed the best trade-offs with high values of services and limited values of disservices.

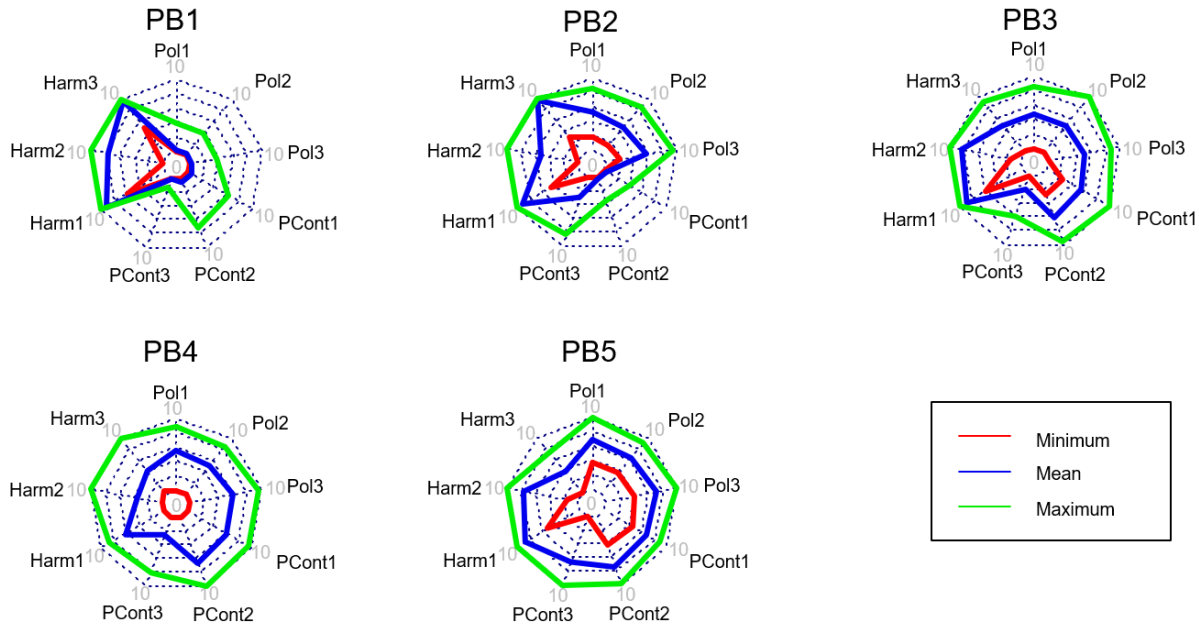


Figure IV.4: Radar plot of the minimum (red), mean (blue) and maximum (green) values of the nine proxies (detailed in Table IV.2) calculated for the five identified proxy bundles (PB). Prior to the mean calculation, values were log₁₀-transformed and scaled from 0 to 10.

3.2.3 Characterisation of the proxy bundles

PB1 was significantly associated with tall species (Figure IV.5, 1 m on average), mostly forbs with high Ellenberg.N values (6.6) but low SLA (23.0 mm²/mg), and late germination and flowering onsets (in December and mid-May, respectively). Besides, individual situations in PB1 mainly occurred in field cores of cereal crops (Table IV.3). PB2 was associated with tall species (93 cm) with low SLA (23.5 mm²/mg) but high LDMC (190.8 mg/g), with late germination and flowering onsets (in January and end of May, respectively). Individual situations in PB2 mainly occurred in field edges of winter mustard and oilseed rape but rarely in soybean (Table IV.3). PB3 was associated with small (63 cm on average) grass (20 % of the species) with low Ellenberg.N values (6.2) and seed mass (2.2 mg), but high LDMC (186 mg/g) and SLA (27.1 mm²/mg), early germination and flowering onsets and end of the germination period (in October, end of April and April, respectively); Individual situations occurred mostly in field edges of winter oilseed rape (Table IV.3). PB4 was associated with tall (113 cm) grasses (a third of the species) with high Ellenberg.N values (7.1), high seed mass (4.3 mg), high SLA (27.5 mm²/mg) and high LDMC (190 mg/g), with late flowering onset (in Mid-May).

Individual situations mostly occurred in soybean, whether in field core or edge (Table IV.3). PB5 was associated with species with a high and low Ellenberg.L (7.2) and Ellenberg.N (6.2) values, respectively, low LDMC (165 mg/g) and small plant (60 cm), with early germination and flowering onsets but late end of germination (in September, beginning of April and in June, respectively). Individual situations mainly occurred in winter oilseed rape, whether in field edge or core, and in the field edge of winter mustard (Table IV.3).

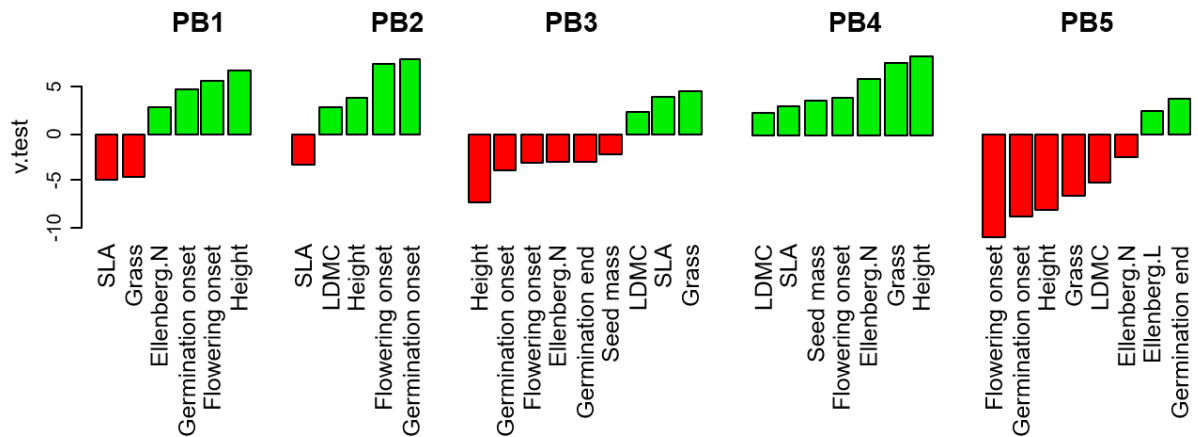


Figure IV.5: Response traits associated with each of the five proxy bundles (PB). Associations between traits and PB are estimated by a one-way analysis of variance implemented with the *catdes* function from the [FactoMineR] package. All represented traits are significant (p -value < 0.05), green and red bars indicating traits that are positively ($v.test$ values > 0, unitless) and negatively ($v.test$ values < 0, unitless) correlated with each PB, respectively. SLA: specific leaf area, LDMC: leaf dry matter content.

Table IV.3: Number of weed species associated with each of the 12 combinations of crop type by within-field location for the five identified proxy bundles (PB1 to PB5). Situations colored in green and red are significantly over- and under-represented in the proxy bundle, respectively.

Crop type	Winter oilseed rape		Winter mustard		Winter barley		Winter wheat		Spring barley		Soybean	
	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge
PB1	9	11	18	9	22	12	33	16	29	24	6	7
PB2	13	19	10	35	7	27	3	24	5	14	0	5
PB3	20	40	20	27	11	24	21	39	5	21	10	18
PB4	2	3	0	5	2	13	1	15	1	11	27	35
PB5	26	38	18	38	2	23	7	32	1	24	11	18

3.2.4 Association between the weed species and the five proxy bundles

Of the 155 studied weed species, 39, 48, 44, 24 and 24 species were associated with a unique, two, three, four and five proxy bundles, respectively, depending on the growing conditions (Supp. Table IV.4). Species associated with a unique bundle (mostly PB3 or PB5) were mainly observed in field edges (*e.g. Consolida regalis, Coronilla varia, Lamium purpureum, Helminthotheca echinoides*). Species associated with more than one proxy bundle were generalist species observed in many of the crop types by within-field locations. We thus focused on the 67 weed species observed in at least 7 out of the 12 combinations, and identified 7 associations between proxy bundles by growing conditions (Table IV.4). Asso1, Asso2 and Asso4 were dominated by PB5 and PB3 in most of the conditions. The weed species, which were mainly associated with PB3 in field core and to PB5 in field edge, are short species with rapid growth and short life cycle, generally germinate and flower early, are low competitor and have small seeds (Table IV.4). Asso3 and Asso6 were characterised by the presence of PB4 in soybean, and PB1 and PB2 in the other crops (more rarely PB3 in oilseed rape and mustard). They are composed of tall species with a high competitiveness, flower late (flowering onset in June) even if they germinate in many seasons (Table IV.4). Asso5 was characterised by a high proportion of PB3 and PB4, with PB4 mainly observed in field edge of cereal crops. It is composed of tall competitive grass species with a high seed mass (Table IV.4). Finally, Asso7 was only composed of PB1 and PB2, and is associated with perennial species with a low SLA (*e.g. Equisetum arvense*, Table IV.4).

4. Discussion

The rationale of the study was to quantify the potential contribution of weeds to multiple ecosystem (dis)services and to propose a set of trait-based proxies that could translate this contribution. The novelty of our approach was the integration of the strong intraspecific variability in weed plant development, in response to its growing conditions. The implementation of the developed proxies on 155 species indicates a general antagonism between weed services and weed harmfulness to the crop at the plant level. It also enabled the identification of sets of weed species that express interesting bundles of services in some growing conditions. The characterisation of functional response traits of these plants provides insights on which combinations of farming practices could favour their occurrence (Cadotte et al., 2015; Navas, 2012).

Table IV.4: Description of the weed species presenting similar associations between proxy bundles (PB) with the 12 growing conditions (combinations of crop type by within-field location). We only focussed on the 67 weed species (named by their EPPO code, <https://www.eppo.int/>) occurring in more than 6 out of the 12 combinations. Details of the proxy bundles associations are presented in Supp. Table IV.4.

Association	Number of species	Most indicative weed species	Characteristics of the weed species (mean values)
Asso1: PB5 in most growing conditions (> 60%); PB3 or PB5 in almost all the conditions (> 70%)	16	CENCY, EROCI, GERDI, LAMAM, MYOAR, SENVU, VERHE, VERPE	Short species (48 cm) with a high specific leaf area (SLA= 26.3 mm ² /mg) Autumn or indifferent germination period with early spring flowering (April). Small seed mass (1.4 mg)
Asso2: PB5 in 30 to 55% of the conditions; PB5 or PB3 in more than 70% of the conditions	6	FUMOF, SCAPV, TAROF	Short species (40 cm) with low leaf dry matter content (LDMC = 139 mg/g). Autumn or indifferent germination period with an early spring flowering. Low competition for nitrogen (Ellenberg.N = 5.5), but high value of Ellenberg.L (7.8)
Asso3: PB5 or PB3 in winter mustard and oilseed rape but PB4 in soybean	11	DAUCA, HERSP, LAPCO, SINAR, SONAS	Tall species (123 cm) with a high competition for resources (SLA = 26.4 mm ² /mg, Ellenberg.N = 6.8, Ellenberg.L = 6.9). Autumn germination period and late flowering (in June)
Asso4: PB3 in almost all the growing conditions (> 60%)	8	ANGAR, EPHEX, EPHHE, VIOSS	Short species (43.8 cm) with a short life cycle. Autumn or early spring germination and flowering onset in May
Asso5: Mainly PB3 and PB4 PB4 in the edge of cereal crops	9	ALOMY, BROSP, GALAP, LOLSS, PAPRH	Mostly tall (97cm) and competitive (SLA = 26.8 mm ² /mg, Ellenberg.N = 6.7, LDMC = 224 mg/g and seed mass = 3.1 mg) grass species
Asso6: PB1 or PB2 in all the growing conditions except for soybean where PB4 is dominant	15	CHEAL, CIRAR, CONAR, MERAN, POLAV, POLCO, POLPE	Tall (115 cm) and competitive species (Ellenberg.N = 7.1, seed mass = 4.6 mg). Species germinating in spring and summer and flowering late (flowering onset in June)
Asso7: PB1 and PB2 are associated with all the growing conditions	2	EQUAR, ALLSS	Plurennial species with a low SLA (10.9 mm ² /mg)

4.1 Positive correlations between proxies at the plant level

We showed high positive or negative correlations between proxies at the species level. Indeed, many proxies being linked to the same organs (flower or seed), the quantity of organs per plant impacts these proxies similarly. Besides, at the species level, both flower and seed productions are related to biomass production (Burd, 1999; Grundy et al., 2004; Senseman and Oliver, 1993; Wilson et al., 1995). Since weed:crop competition is mainly driven by relative plant biomass (Milberg and Hallgren, 2004; Swanton et al., 2015; Wilson and Aebischer, 1995), it seems logical that proxies of services are positively correlated with those of disservices. There is thus a general antagonism between services and harmfulness to the crop for the 967 combinations of weed species per growing condition.

4.2 Species traits-by-growing conditions providing best proxy bundles

The clustering analysis allowed us to identify species groups with distinct proxy bundles and particularly PB5 and PB3 which did not follow the general antagonism between services and disservices observed in other proxy bundles. PB5 was characterised by small species with low LDMC and Ellenberg.N values, and with early germination and flowering onset. As LDMC is negatively correlated with the disturbance level implemented in the field (Garnier et al., 2007; Storkey et al., 2013) and positively with biomass conservation (Pierce et al., 2013), these species exhibit short-life cycle and rapid growth. These species do not outcompete crops because they are small (Joenje and Kropff, 1987), but highly succeed in producing flowers and seeds during the crop cycle, thus highly contributing to ecosystem services. In decreasing order of importance, PB3 was the second-best proxy bundle and also gathered small species, with low Ellenberg.N values but with a higher LDMC than the average. These species have a longer life cycle than species in PB5 and are less adapted to the high field disturbances, explaining their lower contribution to services. At the other end of the spectrum, the least interesting group PB4 was composed of tall species with high values of SLA, LDMC and Ellenberg.N. Both height and SLA can solely explain their negative impact on services. SLA represents their ability to catch light (Ackerly et al., 2002) and the height is also generally used as a proxy for competition for light (Gaba et al., 2017).

Our results also showed that the plants that provided neither services nor disservices were those located in the field core of cereal crops. Cereal crops are known to be highly competitive crops, due to their small row spacing and their high tillering ability (Jha et al., 2017), thus negatively impacting weed development. Besides, due to herbicide program

targeting forbs (Markéta et al., 2018), species occurring in cereal crops are mainly grass species with low contribution to the pollination service. Conversely, we showed that the weed flora in mustard and oilseed rape could deliver interesting bundles of services. The two crop types have larger row spacing and a longer life cycle allowing more weed species to reach the flowering and fruiting stages. However, weed harmfulness is limited because oilseed rape and mustard are tall and efficient to uptake nutrients over the weeds, explaining the low contribution to disservices of weed species.

4.3 Validation of proxy of ecosystem (dis)services

The equations we developed to estimate weed contribution to different (dis)services have not all been confronted to other data for validation as it is often recommended (Girardin et al., 1999), either by field observation (Gaba et al., 2020) or model simulation (Mézière et al., 2015b). The proxies we used for pollination are quite close to those developed by Ricou et al. (2014) and the authors validated their proxies with counts of flower visits by pollinators. Our proxies for pollination only slightly differ, as we only used the exponential of their values. There are however alternative approaches to evaluate indicators. Bockstaller and Girardin (2003) highlighted that the most important is to elaborate indicators according to a scientific approach, and then evaluate if the indicators are scientifically robust, what they call the “design validation” or “conceptual validation”. Here, our proxies were based on quite a comprehensive review of the literature to identify the most relevant species traits involved in each of the ecosystem functions we assessed. In addition, the framework we developed included some of major drivers which were missing so far, such as the intraspecific variability of traits according to growing conditions. Finally, we implemented a design validation to assess weed contribution to parasitoids (PCont3) as available literature was scarce; we thus confronted our proxy construction to experts and reached a consensus, a crucial step towards validation (Bockstaller and Girardin, 2003).

A true “output validation” of our proxies appears quite challenging and probably not well adapted to weeds as it is usually conducted by using a snapshot whereas the temporal dynamic of the provision of services is crucial for weeds. For instance, assessing properly yield loss at the annual scale (*i.e.* Harm 1) requires comparing the yield in weedy zones to that in weed-free controls without chemical or mechanical weeding (Adeux et al., 2019b). Thus, it requires many hand-weedings over the course of the crop season to ensure controls to be actually weed-free, weed and crop biomass sampling at crop flowering and grain harvest at maturity (Colbach et al., 2020b). However, future studies should confront our estimated values

to in-field measurement of the (dis)services, such as the carabid activity, parasitoid and pollinator visitations, in a way to validate their significance in different production situations and weed contexts.

4.4 Assessing proxy bundles delivered by weed communities

One limitation in our assessment of proxy bundles delivered by weed plants is that we considered the different proxies as independent, whereas it is likely that positive or negative feedbacks occur between the different proxies. For instance, our results clearly showed that Harm3, the proxy describing the weed contribution to soil seedbank regeneration, is highly correlated with the provision of services. Indeed, when weed species shed seeds on the ground, it increases Harm3 but also increases seed resources for birds (PCont1) and beetles (PCont2). However, high values of PCont1 and PCont2 could potentially lead to a reduction of the proportion of seeds entering the soil seedbank (Holland et al., 2008; Holmes and Froud-Williams, 2005; Honek et al., 2003). Similarly, the services related to pollination (Pol1, Pol2, Pol3) should be related to the yield loss due to weeds (Harm1). Indeed, benefits obtained by the increase of pollination of certain crops such as oilseed rape (Bretagnolle and Gaba, 2015) could compensate, at least partially, for weed:crop competition (DiTommaso et al., 2016). In addition, we provided here proxy values at the individual plant level, *i.e.* an individual of a species in a particular growing condition. However, individual plants rarely occur in isolation and the occurrence of neighbouring plants could affect the contribution of individual plants to (dis)services. Exploring how weed diversity and/or abundance within a community affects the provision of (dis)services could improve the computation of proxies. For instance, weed:crop interference has mainly been studied considering only one weed species at a time (Colbach et al., 2020b). Hence, little is known about the competitive effect of weeds in complex communities (Weigelt et al., 2007) or how weed diversity might affect crop productivity (Storkey and Neve, 2018). However, Adeux et al. (2019b) recently demonstrated that high levels of weed diversity were always associated with low weed biomass and reduced interference with the crop. Beside the effect of weed diversity/evenness, they also showed that the composition of weed communities was a main factor explaining variations in the degree of interference with the crop, with higher yield losses when competitive trait values were high at the community level, which is congruent with the way we constructed our disservice proxies. Finally, the increase of our weed harmfulness proxies does not necessarily lead to significant yield loss if weed:crop interference remains low (Adeux et al., 2019b; Wilson et al., 1995). It advocates either to compare the species ranking of harmfulness provided by our method

(Annexe 5) to field measurements, or to confront our ranking to farmers since their perception of weeds vary according to their own experience (Wilson et al., 2009).

5. Conclusion

We presented here a novel framework to estimate the contribution of individual plants to a set of (dis)services under contrasting growing conditions. Its implementation on a large weed dataset shows that the integration of trait intraspecific variability in the evaluation of (dis)services is valuable for weeds, probably because arable management can lead to very different growing conditions within a single weed species. The proxy database and detailed methodology of data imputation based on functional proximity will help future research to either directly mobilized these data or compute their own on a wider set of species and growing conditions, so as to confront values to field observation and then assess multifunctionality of weed communities of arable landscape in other production situations.

6. Acknowledgements

We would like to thank Christian Bockstaller (INRAE) who provided the pollination values database from Ricou et al. (2014) and for his advice on the missing values estimation. We are grateful to Antoine Gardarin (INRAE) for his expert advice and his validation of the proxy of contribution to the biological control by parasitoid wasps. Séverin Yvoz was funded by the European Union's Horizon 2020 research and innovation program under grant agreement No 727321 (IWM PRAISE) and the INRAE metaprogram “ecosystem services”. Authors acknowledge financial support from INRAE.

7. Supplementary methods

This part details the methodology used to estimate the production of flowers and seeds at different timings from the weed survey (*i.e.* in March for winter crops, in April for spring crops and in June for summer crops) to the crop harvest, and for each of the 155 studied weed species. The production of flowers and seeds was computed separately in the edge and the core of fields of six crop types (winter wheat, winter barley, winter oilseed rape, winter mustard, spring barley and soybean). This method used phenological surveys from a previous study (Yvoz et al. 2020a). Within 685 patches (located in the core or the edge of 64 fields cropped with the six crop types), the phenological stage of 69 weed species was determined every two to three weeks using a simplified BBCH scale (Hess et al., 1997). For 43 species, the flower production per plant at flowering was estimated. Then, both the phenological survey and flower estimation at flowering were combined to compute the production of flowers every two weeks over the cropping period. However, we did not observe the 69 species in all combinations of within-field location by crop type and we were lacking information for 86 of the 155 weed species studied here in the paper.

In a way to implement values for missing species and or within-field location by crop types, we estimated the flower and seed production over time based on similarities with the studied weed species, using a trait-based approach. Three situations were found:

- Species with both the phenological survey and the flower estimation (N = 43, hereafter called **Biom_species**);
- Species with only the phenological survey but no flower estimation (N = 26, **Pheno_species**);
- Species without any data (N = 86, called **Missing_species**).

We handled these three groups independently.

7.1 Estimation of the number of flowers per individual

We sampled 2016 individual plants at flowering (from the 43 **Biom_species**) within the 12 combinations of within-field location and crop type and weighted their dry biomass. We counted the total number of flowers (flowers plus fruits plus buds) for 1408 of the 2016 individual plants (Figure IV.6). For each of the 1408 counted individuals, we regressed the flower number against the dry biomass at flowering, within-field location, crop type and their interactions (Eq. IV.2, most complete model), using the *lm* function from the [lme4] package. Then, we generated all the submodels containing at least the dry biomass using the *dredge*

function and selected the best model, *i.e.* with the lower AIC value using the *get.models* function from the [MuMIn] package (Table IV.5). Using the function *predict*, the output of this step was the estimation of the flower production for the 2016 individual plants based on their dry biomass and taking into account their location within the 12 combinations of within-field location and crop type.

$$\text{Flower number} \sim 0 + (\text{Dry biomass} + \text{Within-field Location} + \text{Crop type})^2 \quad \text{Eq. IV.2}$$

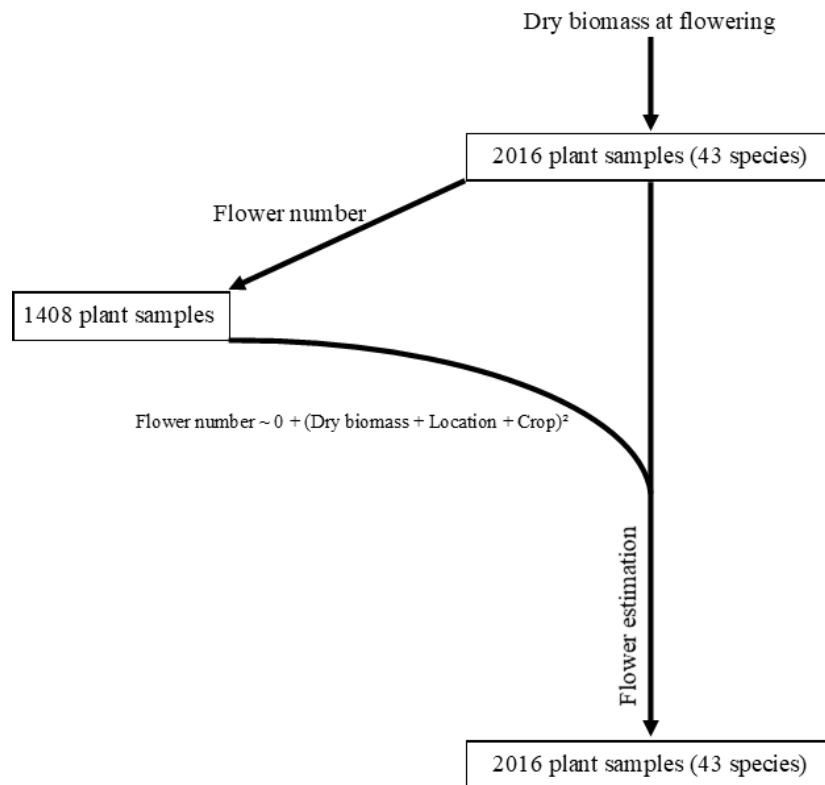


Figure IV.6: Estimation of the flower number per individual plant sample based on the dry biomass at flowering.

7.2 Trait-based approach to identify the most similar weed species

To estimate the flower production of the **Pheno_species** and **Missing_species**, we first run a trait-based approach to identify the most similar **Biom_species** of **Pheno_species** and **Missing_species**. We selected 15 traits or biological characteristics (Table IV.6) relevant to respond to farming practices and crop competition (Gaba et al., 2017; Storkey et al., 2010; Yvoz et al., submitted), in addition to 12 variables describing the occurrence of weeds in each of the within-field location by crop type.

Table IV.5: Best model (lowest AIC) and its Adjusted R-squared used to regress the flower production against the dry biomass at flowering of each of the 43 weed species (named according to their EPPO codes <https://gd.eppo.int/>). Nb_flowers: Flower number, Biomass: Weed dry biomass at flowering, Location: Within-field location.

Weed Species	Best model selected to estimate flower number	Adjusted R ²
ACHMI	Nb_flowers ~ 0 + Biomass+ Crop_type	0.89
AETCY	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Crop_type:Biomass	0.99
ALOMY	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type	0.67
AMASS	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	-86.86
ANGAR	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Location + Crop_type:Biomass + Biomass:Location	0.83
ANRCA	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.78
AVEFA	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Crop_type:Biomass	0.98
BROSPP	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location + Biomass:Location	0.91
CAPBP	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.98
CENCY	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.90
CHEAL	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location + Biomass:Location	0.99
CIRAR	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Location	1.00
CONAR	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location + Biomass:Location	0.50
ECHCG	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	-23.14
EPHEX	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.52
EPHHE	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Crop_type:Biomass	0.85
EROCI	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.76
FUMOF	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.93
GALAP	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.87
GERDI	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.86
GERPU	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.99
GERRT	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location	0.99
HERSP	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	-81.23
LAMPU	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.90
MATSPP	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.98
MELAL	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.17
MERAN	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location	0.05
MYOAR	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.77
PAPRH	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.84
PLALA	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.35
POLAV	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.72
POLCO	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.80
POLLA	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.88
POLPE	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.51
SCAPV	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.48
SENVU	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location	0.94
SOLNI	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.78
SONAS	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Location + Crop_type:Location + Biomass:Location	0.82
STEME	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Crop_type:Biomass	0.96
TAROF	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Location + Crop_type:Biomass + Crop_type:Location	0.78
VERHE	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Crop_type + Location + Biomass:Location	0.86
VERPE	Nb_flowers ~ 0 + Biomass	0.88
VIOSS	Nb_flowers ~ 0 + Biomass + Location	0.70

The 27 variables, structured into 4 groups (Table IV.6), were submitted to a Multiple Factor Analysis (MFA) adapted to both qualitative and quantitative variables, using the *MFA* functions from the [FactoMineR] package. The output was submitted to a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) using the function *HCPC* from the [FactoMineR] package, ending in the identification of 21 functional groups gathering from 1 to 15 species.

Then, we calculated the distance between each pair of species in the MFA space. For each species, we identified the closest species among the 43 **Biom_species** and when possible belonging to the same functional group. Similarly, we identified the three closest species among the 69 **Biom_species** and **Pheno_species**, and when possible belonging to the same functional group. Results of the identified closest species are presented in Supp. Table IV.5.

7.3 Distribution of the flower production over the crop season

The distribution of the flower production per individual every two weeks over the crop season was based on the results of the phenological survey described in a previous study (Yvoz et al. 2020a) and the counting of flowers per plant described in section 7.1. Following the framework presented in Figure IV.7, we focused separately on the **Biom_species**, **Pheno_species** and **Missing_species**.

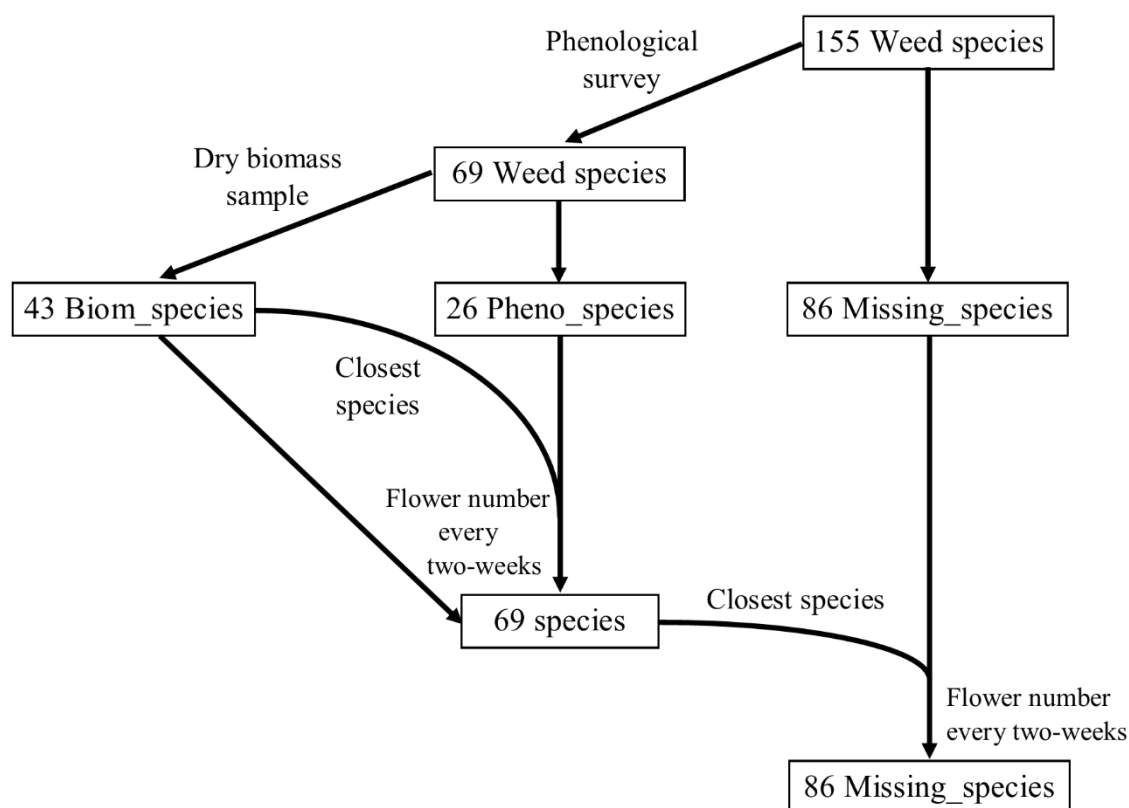


Figure IV.7: Methodology used to estimate the production of flowers every two weeks for the 155 weed species.

Table IV.6: Variables used for the trait-based approach to identify the closest species in the multivariate space, *i.e.* the most similar species regarding its response to farming practices, crop competition and synchrony of growth cycle. Group: groups of variables used in the MFA.

Trait/Biological characteristic	Unit	Group	Type of data	Mean [min-max]	Source
Ellenberg.L		1	Quantitative	7.1 [4-9]	Baseflor (Julve, 1998)
Ellenberg.N		1	Quantitative	6.2 [1-9]	Baseflor (Julve, 1998)
Height	cm	1	Quantitative	79 [12-250]	(Mamarot and Rodriguez, 2014; TelaBotanica, 2020)
Leaf dry matter content (LDMC)	mg/g	1	Quantitative	183 [84-408]	LEDA Traitbase (Kleyer et al., 2008)
Seed mass	mg	1	Quantitative	2.81 [0.01-33.5]	Seed information database (Kew, 2020)
Specific leaf area (SLA)	mm ² /mg	1	Quantitative	25.2 [8.6-65.1]	LEDA Traitbase (Kleyer et al., 2008)
Botanical family		2	Qualitative	36 families	(TelaBotanica, 2020)
Botanical order		2	Qualitative	22 orders	(TelaBotanica, 2020)
Growth form		2	Qualitative	Rosette, Hemirosette, Erosulate	BiolFlor (Klotz et al., 2002)
Life cycle duration		2	Qualitative	Annual, Biannual, Perennial	BiolFlor (Klotz et al., 2002)
Leaf type		2	Qualitative	Grass, Forb	BiolFlor (Klotz et al., 2002)
Flowering onset		3	Quantitative	5.1 [1-8] Month number from January (1) to December (12)	(Mamarot and Rodriguez, 2014; TelaBotanica, 2020)
Flowering end		3	Quantitative	8.9 [3-12] Month number from January (1) to December (12)	(Mamarot and Rodriguez, 2014; TelaBotanica, 2020)
Germination onset		3	Quantitative	3.4 [1-9] Month number from September (1) to August (12)	(Mamarot and Rodriguez, 2014; TelaBotanica, 2020)
Germination end		3	Quantitative	9.2 [4-12] Month number from September (1) to August (12)	(Mamarot and Rodriguez, 2014; TelaBotanica, 2020)
Frequency of occurrence in the 12 combinations of crop by within-field location		4	Quantitative	0.08 [0-1]	Weed survey carried out on the Fénay platform from 2008 to 2013

7.3.1 Species with phenological survey and flower number (**Biom_species**, N = 43)

For the **Biom_species**, we first linked each weed sample to the phenological survey at the patch scale, when possible. Otherwise, we linked the weed sample to the average phenological survey at the field or the crop type scale, distinguishing the two within-field locations. If no phenological survey was available at the crop type scale, we used the phenological survey of the closest crop type available (Table IV.7). Similarly, if a phenological survey could not be associated with a flower sample at the patch scale, we linked it to the average flower number at the field, the crop type or the closest crop type scale, but always distinguishing the two within-field locations. After linking together the phenological surveys and the weed samples, we assigned the flower number to each timing (every two weeks). For each species in all patches, we distributed equally the total number of flowers every two weeks when the plants were at flowering. Then, we averaged for timing the flower number of all the patches at flowering for each combination of crop type and within-field location. Thus, we obtained the average number of flowers per plant at flowering for timing. We then multiplied this number by the proportion of patches at flowering at each timing, in a way to determine the average flower number per plant observed in the early weed survey.

Table IV.7: Proximity between crop types used to estimate the phenological survey and flower and seed numbers.

Crop of interest	1 st closest crop	2 nd closest crop	3 rd closest crop	4 th closest crop
Winter wheat	Winter barley	Spring barley	Winter oilseed rape	Winter mustard
Winter barley	Winter wheat	Spring barley	Winter oilseed rape	Winter mustard
Winter mustard	Winter oilseed rape	Winter wheat	Winter barley	Spring barley
Winter oilseed rape	Winter mustard	Winter wheat	Winter barley	Spring barley
Spring barley	Winter barley	Winter wheat	Winter oilseed rape	Winter mustard
Soybean	-	-	-	-

7.3.2 Species with phenological survey but no flower number (**Pheno_species**, N = 26)

For the **Pheno_species**, we first attributed the weed samples of the closest species among the 43 **Biom_species**. However, the number of flowers per plant can highly vary by weed species and individual (related to its biomass). In order to account for these differences, we corrected the flower numbers of the closest species using ratios extracted from the literature indicating the average number of flowers per plant. The ratio was computed as the average

number of flowers of the **Pheno_species** divided by the average number of the **Biom_species** (Supp. Table IV.6). Then, as done previously (section 3.1), we linked the attributed samples to the phenological surveys at the patch scale when possible, otherwise at the field or crop type scale. Then, we followed the same methodology as presented for the **Biom_species** (see section 7.3.1).

However, for some species of these two preceding species groups, flower production was lacking for few crop type by within-field location combinations observed in the weed surveys, but not in the phenological survey (Yvoz et al., 2020a). In total, 204 combinations were lacking for these 69 species. To complete these combinations, we looked if they were filled in one of their 3 closest species (Supp. Table IV.5). In that case, we used the flower production every two weeks of the closest species that we multiplied by the ratio of potential flower production. For 37 combinations, we did not find flower numbers within the 3 closest weed species. In that case, we used the flower production from the closest crop type with completed data (Table IV.7).

7.3.3 Species without data (**Missing_species**, N = 86)

For the 86 **Missing_species**, we had neither phenological survey nor flower numbers. In that case, we directly took the flower number every two weeks from the 3 closest species. First, we attributed to each species the flower numbers estimated for the first closest species. After this step, data were still missing for 28 combinations of weed species, crop type and within-field location. We then looked for these combinations within the second and third closest surveyed species, allowing to complete 23 combinations (Supp. Table IV.5). Then, we multiplied these flower numbers by the ratio of potential flower production between the **Missing_species** and the **Pheno_species**. Finally, for the five combinations still missing, we attributed the flower production from the closest crop type, in the same within-field location (Table IV.7).

7.4 Distribution of the seed production over the crop season

We used the same methodology than the flower production (section 7.3) to estimate the seed production. We estimated separately the seed production for the **Biom_species**, the **Pheno_species** and the **Missing_species**. Firstly, we multiplied the estimated number of flowers from the 2016 samples by the average number of seeds per flower of the corresponding species (Supp. Table IV.6). The number of seeds per flower was obtained from the literature. Then, we estimated the distribution of the seed production over the fruiting period. Thus, we

applied exactly the same methodology presented for the flower production, except that this time we equally distributed the number of seeds over the fruiting period (stage D3 to E2). Besides, the ratio of potential seed production was here calculated as the average number of seed production of the **Missing_species** divided by the average number of the **Pheno_species** (Supp. Table IV.6). We completed the missing combinations in the same way as we did for the flower number. Finally, we calculated the average seed number per plant observed in the early weed survey, by multiplying the number of seeds per plant at fruiting by the proportion of plant fruiting every two weeks.

7.5 Conclusion

The methodology presented here allowed us to estimate the number of flowers and seeds produced every two weeks by the 155 weed species observed at early stage (often seedlings) in each combination of crop type and within-field location. It was a crucial step to assess the potential contribution of weed communities observed in agricultural landscape to the provision of ecosystem (dis)services.

8. Supplementary materials

Supp. Table IV.1: Details of the weed traits and characteristics used to build the nine proxies of (dis)services. FloreAlpes: <https://www.florealpes.com/> ; InfoFlora: <https://www.infoflora.ch/fr/> ; TelaBotanica: <https://www.tela-botanica.org/> ; eFlora: <https://ucjeps.berkeley.edu/eflora/>

Weed traits and characteristics	Type of data	Mean value [min-max] or class	Comments	Sources
Corolla depth	Qualitative	< 4.5 mm > 4.5 mm No nectar or inaccessible	Missing value for 23 species	FloreAlpes
Ellenberg.L	Quantitative	7.1 [4-9]	7 values estimated at the genus level	(Julve, 1998)
Ellenberg.N	Quantitative	6.2 [1-9]	7 values estimated at the genus level	(Julve, 1998)
Flower class (Kuegler)	Qualitative	28 classes	3 values estimated at the genus level Missing value for 2 species	(Klotz et al., 2002)
Flower colour	Qualitative	Brown, Red, Purple, Pink, White, Yellow, Green, Blue, Violet		(Klotz et al., 2002; Mamarot and Rodriguez, 2014; FloreAlpes, InfoFlora)
Flower diameter (mm)	Quantitative	22.5 [1.5-160]		FloreAlpes InfoFlora TelaBotanica eFlora
Flower shape	Qualitative	Capitulum, Corolla, Spikelet, Umbel, Catkin, Inflorescence		FloreAlpes InfoFlora TelaBotanica eFlora
Flower symmetry	Qualitative	Actinomorpe, Zygomorphe, No flower		(Klotz et al., 2002)
Flower type (Muller)	Qualitative	17 classes	Missing value for 3 species	(Klotz et al., 2002)
Flowering onset and Flowering end	Quantitative	Month from 1 to 12, 1=January 5.1 [1-8] 8.9 [3-12]		(Mamarot and Rodriguez, 2014) FloreAlpes TelaBotanica
Germination period	Qualitative	Autumn, Autumn/(spring), Autumn/spring, Spring, Spring/summer, Summer, Indifferent	4 values estimated at the genus level	(Mamarot and Rodriguez, 2014)
Height (cm)	Quantitative	79 [15-250]		(Mamarot and Rodriguez, 2014) TelaBotanica

Weed traits and characteristics	Type of data	Mean value [min-max] or class	Comments	Sources
Leaf dry matter content (LDMC) (mg/g)	Quantitative	183 [84-408]	8 values estimated at the genus level	(Kleyer et al., 2008)
Leaf type	Qualitative	Grass Forb		(Klotz et al., 2002)
Nectar quality	Qualitative	None, Saccharose-dominant, Glucose/fructose-dominant, Balanced	41 values estimated at the genus level Missing value for 56 species	(Percival, 1961)
Nectar quantity	Qualitative	None, Little, Present, Plenty	17 values estimated at the genus level Missing value for 4 species	(Klotz et al., 2002) Internal Database
Pollen quantity	Qualitative	None, Plenty	16 values estimated at the genus level Missing value for 123 species	(Klotz et al., 2002)
Pollen protein content (g/g)	Quantitative	0.225 [0.131-0.466]	50 values estimated at the genus level Missing value for 92 species	(Pamminger et al., 2019; Pernal and Currie, 2000; Radev, 2018; Somerville, 2001)
Pollinator value	Quantitative	Bees: 3.95 [1-7.49] Bumblebees: 3.88 [1-8.65] Hoverflies: 4.05 [1-8.78]	12 values estimated at the genus level Missing value for 22 species	(Ricou et al., 2014)
Seed lipid content (g/g)	Quantitative	0.18 [0-0.47]	13 values estimated at the genus level Missing value for 1 species	(Bretagnolle et al., 2016; Matthäus, 2012; Royal Botanic Gardens Kew, 2020)
Seed longevity (year)	Qualitative	Transient = 1 year Short-term = 3 years Present = 5 years Long-term = 10 years	5 values estimated at the genus level	(Kleyer et al., 2008; Tavşanoğlu and Pausas, 2018)
Seed mass (mg)	Quantitative	2.81 [0.01-33.5]	Missing value for 1 species	(Royal Botanic Gardens Kew, 2020)
Specific leaf area (SLA) (mm ² /mg)	Quantitative	25.2 [8.6-65.1]	8 values estimated at the genus level	(Kleyer et al., 2008)
UV-reflectance in flower centre (%)	Quantitative	8.1 [3.5-53]	35 values estimated at the genus level Missing value for 14 species	(Klotz et al., 2002)
UV-reflectance in flower petals (%)	Quantitative	19.2 [3.5-92.5]	37 values estimated at the genus level Missing value for 9 species	(Klotz et al., 2002)

Supp. Table IV.2: Coefficient of germination period synchrony based on the germination periods of weed species and crop types.

Crop germination period	Weed germination period	Coefficient of synchrony
Winter wheat, barley and pea	Autumn	1
Sowing period: October-November	Autumn/(spring)	1
Germination period: Autumn	Autumn/spring	0.8
	Spring	0.4
	Spring/(summer)	0.2
	Summer	0.1
	Indifferent	0.5
Winter oilseed rape and mustard	Autumn	1
Sowing period: September	Autumn/(spring)	1
Germination period: Autumn	Autumn/spring	0.7
	Spring	0.2
	Spring/(summer)	0.1
	Summer	0.1
	Indifferent	0.5
Spring barley, wheat, mustard and pea	Autumn	0.4
Sowing period: February-March	Autumn/(spring)	0.8
Germination period: Spring	Autumn/spring	1
	Spring	0.8
	Spring/(summer)	0.4
	Summer	0.1
	Indifferent	0.5
Sunflower	Autumn	0.1
Sowing period: April	Autumn/(spring)	0.1
Germination period: Spring/(summer)	Autumn/spring	0.3
	Spring	1
	Spring/(summer)	1
	Summer	0.8
	Indifferent	0.5
Maize and soybean	Autumn	0.1
Sowing period: April-May	Autumn/(spring)	0.1
Germination period: Summer	Autumn/spring	0.3
	Spring	0.8
	Spring/(summer)	1
	Summer	1
	Indifferent	0.5

Supp. Table IV.3: Coefficient of synchrony between the flowering period of the weed species and either the flowering (for Harm1 computation, called FP in the equation provided in Table IV.2) or the harvest (for Harm2 computation, called S in the equation provided in Table IV.2) period of the crop.

Relative difference between weed and crop flowering periods	Coefficient of synchrony FP used for Harm1 computation
The weed flowering period starts the same month or one month earlier than the crop flowering onset	1
The weed flowering starts two months earlier than the crop flowering onset	0.7
The weed ends flowering one month later than the crop flowering onset	0.7
The weed flowering starts three months (or more) earlier than the crop flowering onset	0.3
The weed ends flowering two months later than the crop flowering onset	0.3
The weed ends flowering three months (or more) later than the crop flowering onset	0.1
Relative difference between weed flowering and crop harvest periods	Coefficient of synchrony S used for Harm2 computation
The weed flowering period starts the same month or one month earlier than the crop harvest	1
The weed flowering starts two months earlier than the crop harvest	0.7
The weed ends flowering one month later than the crop harvest	0.7
The weed flowering starts three months (or more) earlier than the crop harvest	0.3
The weed ends flowering two months later than the crop harvest	0.3
The weed ends flowering three months (or more) later than the crop harvest	0.1

Supp. Table IV.4: Association between the 155 weed species and the five identified proxy bundles depending on the 12 combinations of crop types by within-field locations. Species are named by their EPPO codes (<https://www.eppo.int/>)

Weed species	Winter wheat		Winter oilseed rape		Winter mustard		Winter barley		Spring barley		Soybean	
	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core
LAMPU	PB5		PB5		PB5		PB5		PB5			
PICEC	PB5		PB5		PB5				PB5			
CVPSS	PB5		PB5		PB5							
EHIVU	PB5		PB5						PB5			
THLAR			PB5				PB5					
THLPE			PB5		PB5							
KNAAR	PB5											
TROSP	PB5											
BARSPP					PB5							
SENV												PB5
VERHE	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB1		
EROCI	PB5		PB5	PB5	PB5	PB5	PB5		PB5	PB1	PB5	
GERCO	PB5		PB5	PB5	PB5		PB5	PB3	PB5			
SENVU	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB1	PB5	PB1	PB5	PB5
VICSA	PB5	PB2	PB5	PB5	PB5		PB5					
GERRT	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB3	PB1		PB5	PB5
CAPBP	PB1	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB2		PB5	PB5	PB5	PB5
GERPU	PB5	PB3	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5		PB3		PB5	PB5
VERPE	PB5	PB3	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB3	PB5	PB3	PB5	PB5
MATSPP	PB5	PB1	PB5	PB5	PB5	PB1	PB5	PB5	PB5	PB1	PB5	PB5
PTLAN	PB2		PB5						PB5		PB5	
LAMAM	PB5	PB3	PB5		PB5	PB5	PB5		PB3			
STEME	PB5	PB5	PB5		PB5		PB4		PB5	PB3		
CENCY	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB1	PB1	PB5		PB2	
GERDI	PB5	PB3	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB3	PB3	PB1	PB5	PB5
MYOAR	PB5		PB3	PB5	PB5	PB5	PB5	PB2	PB5	PB1		
RESLU	PB5	PB1	PB3	PB5	PB5		PB5		PB5		PB5	PB1
GERMO	PB5	PB5	PB5		PB5		PB3		PB1			
GALMO	PB4		PB5		PB5		PB4		PB5		PB5	
ARBTH			PB3		PB5	PB5						
RUMOB		PB1	PB5	PB5								
VERAR	PB5	PB3	PB5	PB5	PB5		PB5	PB3	PB3			
LEGSP	PB5		PB3	PB5	PB5			PB2				
LINVU	PB5				PB2		PB5		PB1		PB5	
SCAPV	PB3	PB1	PB5	PB5	PB5		PB5	PB3	PB5		PB2	
FUMOF	PB3	PB3	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB1	PB3	PB1	PB5	
SINAR	PB1	PB1	PB5	PB5	PB5	PB5	PB5	PB1	PB5	PB1	PB4	PB4
SILVU	PB5	PB1	PB3		PB5		PB5	PB3	PB5		PB3	
LITAR	PB5	PB1	PB5		PB5		PB3		PB3			
RUBSS	PB2		PB5		PB2		PB2		PB5		PB5	
ANTAR	PB5		PB2		PB2	PB5	PB5		PB1			
COPSQ	PB3				PB5				PB5		PB3	
RAPRA									PB5	PB2		
SONAS	PB5	PB1	PB5	PB5	PB5	PB5	PB2		PB1	PB1	PB4	PB4
TOISPP	PB4	PB3	PB5		PB5	PB5	PB1				PB2	
TAROF	PB3	PB3	PB5	PB5	PB5	PB3	PB5	PB1	PB5	PB1	PB3	PB1
VERPO	PB3	PB3	PB5	PB3	PB5	PB5	PB3	PB3	PB3			
PTLRE	PB2		PB3		PB2		PB2		PB5		PB5	
ACHMI	PB5		PB2		PB2		PB2		PB2		PB5	
ERXCA	PB3						PB3				PB5	
CHNMI	PB3				PB2	PB1			PB3	PB1	PB5	PB5
PICHI	PB5		PB1	PB5	PB2	PB1	PB2		PB1		PB1	

Weed species	Winter wheat		Winter oilseed rape		Winter mustard		Winter barley		Spring barley		Soybean	
	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core
RANRE	PB5		PB2				PB3		PB1			
SONOL			PB5				PB4				PB4	PB1
ARISE	PB2	PB1	PB2		PB5		PB3					
LAPCO	PB4	PB2	PB5	PB5	PB4		PB2	PB1	PB4	PB1	PB4	PB4
VLLSS	PB3	PB1	PB3	PB3	PB5		PB4	PB2				
HERSP	PB1		PB5		PB3		PB1	PB1	PB2		PB4	
LACSE	PB1		PB1	PB5	PB2	PB1	PB1				PB1	
KICSP	PB3		PB3	PB2	PB2	PB1	PB2		PB3	PB1	PB4	PB5
CIRVU	PB1	PB1	PB1	PB3	PB2	PB1	PB1		PB1		PB1	PB5
DAUCA	PB3	PB1	PB5	PB3	PB3	PB1	PB1	PB1	PB2		PB4	PB4
EPHEX	PB1	PB1	PB3	PB5	PB3	PB3	PB2	PB1	PB3	PB3	PB3	PB3
EPHHE	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3		PB3	PB3
TRFRE	PB3		PB3	PB3	PB3	PB3	PB3					
CZRVA	PB3		PB3		PB3		PB3		PB3		PB3	
CERSPP	PB3		PB3		PB3		PB3		PB3			
CNSRE	PB3				PB3		PB3		PB3			
HOLMO	PB3	PB3	PB3	PB3								
SAWOF	PB3		PB3									
CARHI			PB3		PB3							
ANRCA	PB3											
PLAME	PB3											
SXFTR	PB3											
TUSFA	PB3											
EPHFA			PB3									
EPHPE			PB3									
SANMI			PB3									
OXASS							PB3					
TRFCA												PB3
VIOS	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB2	PB3	PB2	PB3	PB3
AGSST	PB3		PB2		PB3		PB3		PB3			
POAAN	PB3		PB3		PB3		PB3		PB2			
GLEHE	PB3		PB3		PB3		PB3				PB1	
MEDSPP	PB3	PB1	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3				PB2	
TRFPR	PB3	PB3		PB3	PB3	PB3	PB1		PB3	PB1		
ANGAR	PB3	PB1	PB3	PB2	PB3	PB3	PB2	PB1	PB3	PB3	PB3	PB3
ATHOR					PB3	PB3		PB1				
SHRAR	PB1				PB3		PB3					
BROSPP	PB4	PB4	PB3	PB3	PB3	PB3	PB4		PB4		PB3	PB3
ARTVU	PB3		PB2		PB3				PB3		PB4	
EPHPL			PB3		PB2	PB3	PB2		PB3			
CRXSS	PB2		PB3		PB3		PB3				PB1	
LOLSS	PB4	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB4	PB3	PB4		PB4	PB4
AGRE	PB4		PB2	PB3	PB3	PB3	PB2	PB3	PB4	PB3	PB4	PB3
PLALA	PB3	PB3	PB1	PB3	PB1	PB3	PB3		PB1	PB1	PB3	PB1
ALOMY	PB4	PB3	PB3	PB4	PB3	PB3	PB4	PB4	PB4	PB4	PB3	PB3
MERAN	PB1	PB1	PB3	PB3	PB3	PB3	PB3	PB1	PB3	PB1	PB4	PB4
RUMCR	PB3	PB1	PB3	PB3	PB1		PB3		PB1		PB4	
AVEFA	PB4		PB4	PB4		PB3					PB3	PB3
PLAMA	PB3		PB2	PB3	PB2		PB3		PB1			
EPIAD	PB3				PB2							
AMBEL	PB3				PB1							
STAN	PB3					PB1						
POATR	PB4		PB3		PB4	PB3	PB4		PB2		PB3	
GALAP	PB4	PB3	PB3	PB3	PB4	PB1	PB4	PB4	PB4	PB1	PB3	PB3
SONAR	PB3	PB3	PB2			PB1						PB4
APHAR	PB3	PB3	PB3	PB1	PB2	PB1	PB2	PB2				

Weed species	Winter wheat		Winter oilseed rape		Winter mustard		Winter barley		Spring barley		Soybean	
	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core	Field edge	Field core
PAPRH	PB4	PB3	PB4	PB3	PB4	PB3	PB4	PB2	PB4	PB1	PB3	
POAPR	PB2		PB1		PB2	PB3	PB2		PB4		PB3	
CIRAR	PB3	PB3	PB2	PB1	PB1	PB1	PB3	PB1	PB1	PB1	PB4	PB4
FESSPP	PB2	PB1	PB3		PB2	PB1	PB2		PB4		PB3	
URTDI	PB4		PB3		PB1		PB1					
HYPPE	PB2		PB3		PB2		PB2					
LHTTU	PB1	PB1	PB3	PB3	PB2		PB1		PB2		PB4	PB4
MELAL	PB4	PB1	PB3	PB1	PB3	PB1	PB2		PB4		PB4	PB4
DACGL	PB4		PB3		PB4		PB4				PB4	
SAMEB	PB3		PB2		PB1				PB1		PB4	PB4
POLPE		PB1		PB2	PB2	PB2			PB1		PB3	PB4
AETCY	PB1	PB1	PB2	PB2	PB3	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB4	PB1
AMIMA											PB4	PB4
SETVI											PB4	PB4
CLVVT	PB4											
SLYMA			PB4									
ARREL							PB4					
SETPU									PB2		PB4	PB4
CAGSE	PB2			PB1			PB4				PB4	PB4
CHEHY		PB1		PB2							PB4	PB4
ARFLA	PB2										PB4	
POLAM	PB2										PB4	
AMASS				PB1					PB1	PB1	PB4	PB4
ECHCG				PB1		PB2			PB2	PB2	PB4	PB4
BIDTR	PB2	PB1			PB2					PB1	PB4	PB4
MALSI	PB2			PB1							PB4	
POLCO	PB2	PB2	PB2	PB2	PB2	PB2	PB2	PB2	PB2	PB1	PB4	PB4
CONAR	PB2	PB1	PB2	PB1	PB2	PB2	PB2	PB1	PB2	PB2	PB4	PB4
POLAV	PB2	PB1	PB2	PB2	PB2	PB1	PB2	PB1	PB2	PB1	PB4	PB4
POLLA	PB2	PB1	PB1	PB2	PB2	PB2	PB2	PB1	PB1	PB2	PB4	PB4
CHEAL	PB2	PB1	PB1	PB2	PB2	PB2	PB2	PB1	PB1	PB1	PB4	PB4
PAVSA	PB1		PB1		PB1		PB2	PB1	PB1	PB1	PB1	PB4
ATXPA	PB2	PB1	PB1	PB2	PB1	PB2	PB1	PB1	PB1	PB1	PB4	
SOLNI	PB1	PB1	PB1	PB2	PB2	PB2	PB2	PB1	PB1	PB1	PB2	PB4
ALLSS	PB2		PB2	PB2	PB2	PB2	PB2		PB2			
AGIEU	PB2				PB2							
VEBOF					PB2		PB2					
HMAHI	PB2											
ERISU					PB2							
CHEPO	PB2	PB1			PB2	PB2	PB2					
ERPVE	PB2	PB1	PB2	PB2	PB2							
CENSC	PB1		PB2		PB2				PB2			
CENJA	PB1		PB2		PB2							
MENSU						PB1			PB2			
DIWSI	PB1				PB2				PB1			
EQUAR	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1	PB1
GERRO									PB1			

Supp. Table IV.5: Identification of the closest species in the multivariate space having information on the flower number and the three closest species with information on the phenological development. Species are named according to their EPPO codes <https://gd.eppo.int/>

Weed species of interest	Closest weed species having information on biomass	Closest weed species having information on the phenological development		
	1 st closest weed species	1 st closest weed species	2 nd closest weed species	3 rd closest weed species
ACHMI	ACHMI	CENJA	HERSP	DAUCA
AETCY	AETCY	GALAP	SONAS	RUMCR
AGIEU	ACHMI	PTLRE	CENJA	ACHMI
AGRRE	BROSPP	LOLSS	BROSPP	ALOMY
AGSST	ALOMY	LOLSS	ALOMY	POATR
ALLSS	ACHMI	ACHMI	PTLRE	CENJA
ALOMY	ALOMY	BROSPP	LOLSS	AGRRE
AMASS	AMASS	POLPE	POLLA	CHEAL
AMBEL	CIRAR	CIRAR	PICHI	PAVSA
AMIMA	POLCO	POLCO	CHEAL	ATXPA
ANGAR	ANGAR	KICSP	POLAV	POLCO
ANRCA	ANRCA	TAROF	MATSPP	GALMO
ANTAR	PLALA	PLALA	MELAL	TAROF
APHAR	EROCI	EROCI	PTLRE	GERRT
ARBTH	MYOAR	MYOAR	VERHE	CAPBP
ARFLA	CONAR	CONAR	CAGSE	PAVSA
ARISE	ANRCA	ANRCA	TAROF	MATSPP
ARREL	BROSPP	AGRRE	CRXSS	LOLSS
ARTVU	CIRAR	CIRAR	PAVSA	DAUCA
ATHOR	ANGAR	ANGAR	KICSP	EPHEX
ATXPA	CHEAL	CHEAL	POLLA	POLPE
AVEFA	AVEFA	AGRRE	BROSPP	ALOMY
BARSP	EROCI	CVPSS	EROCI	SCAPV
BIDTR	CHEAL	CHEAL	SOLNI	POLLA
BROSPP	BROSPP	ALOMY	LOLSS	AGRRE
CAGSE	CONAR	CONAR	ECHCG	PICHI
CAPBP	CAPBP	PAPRH	MYOAR	VERHE
CARHI	EROCI	EROCI	CVPSS	MYOAR
CENCY	CENCY	SCAPV	VICSA	PAPRH
CENJA	ACHMI	ACHMI	LACSE	HERSP
CENSC	ACHMI	CENJA	ACHMI	LACSE
CERSPP	TAROF	TAROF	MELAL	ANRCA
CHEAL	CHEAL	POLLA	ATXPA	POLPE
CHEHY	SOLNI	SOLNI	POLCO	POLAV
CHEPO	POLLA	POLLA	CHEAL	POLCO
CHNMI	ANGAR	KICSP	ANGAR	ATXPA
CIRAR	CIRAR	ATXPA	PICHI	CHEAL
CIRVU	HERSP	LACSE	PICHI	PAVSA
CLVVT	ACHMI	ACHMI	GALMO	HERSP
CNSRE	TAROF	TAROF	ANRCA	GALMO
CONAR	CONAR	CAGSE	CIRAR	RUMCR
COPSQ	TAROF	TAROF	ANRCA	MATSPP
CRXSS	ALOMY	AGRRE	LOLSS	ALOMY
CVPSS	EROCI	EROCI	SCAPV	CENCY
CZRVA	EROCI	EROCI	CVPSS	ANRCA
DACGL	BROSPP	LOLSS	AGRRE	BROSPP
DAUCA	HERSP	HERSP	PAVSA	LACSE
DIWSI	ACHMI	LACSE	PAVSA	PICHI
ECHCG	ECHCG	CONAR	AMASS	ATXPA

Weed species of interest	Closest weed species having information on biomass	Closest weed species having information on the phenological development		
	1 st closest weed species	1 st closest weed species	2 nd closest weed species	3 rd closest weed species
EHIVU	EROCI	CVPSS	EROCI	SCAPV
EPHEX	EPHEX	MERAN	VIOSS	EPHHE
EPHFA	VIOSS	APHAR	VIOSS	EROCI
EPHHE	EPHHE	VIOSS	MERAN	CAPBP
EPHPE	EPHHE	EPHHE	VIOSS	EPHEX
EPHPL	EROCI	APHAR	EROCI	VIOSS
EPIAD	ACHMI	ALLSS	ACHMI	CENJA
EQUAR	EQUAR	PTLRE	CENJA	ACHMI
ERISU	HERSP	LACSE	PICHI	PAVSA
EROCI	EROCI	ANRCA	APHAR	MYOAR
ERPVE	EROCI	EROCI	CVPSS	MYOAR
ERXCA	CIRAR	CIRAR	CENJA	PAVSA
FESSPP	ALOMY	PTLRE	CRXSS	AGRRE
FUMOF	FUMOF	SENVU	LAPCO	GALAP
GALAP	GALAP	LAPCO	FUMOF	SENVU
GALMO	MATSPP	MATSPP	MELAL	URTDI
GERCO	GERDI	GERDI	GERPU	GERRT
GERDI	GERDI	GERRT	GERPU	GERMO
GERMO	GERPU	GERPU	GERRT	GERDI
GERPU	GERPU	GERDI	GERRT	GERMO
GERRO	GERRT	GERMO	GERRT	GERPU
GERRT	GERRT	GERDI	GERPU	GERMO
GLEHE	LAMPU	VERAR	LAMPU	VERPE
HERSP	HERSP	DAUCA	ACHMI	PAVSA
HMAHI	PLALA	ALLSS	PLALA	TAROF
HOLMO	BROSPP	POATR	LOLSS	BROSPP
HYPPE	ALOMY	PTLRE	APHAR	URTDI
KICSP	ANGAR	ANGAR	POLAV	POLCO
KNAAR	ACHMI	ALLSS	ACHMI	CENJA
LACSE	HERSP	PAVSA	DAUCA	PICHI
LAMAM	VERPE	VERPE	VERAR	LAMPU
LAMPU	LAMPU	VERPE	STEME	VERAR
LAPCO	FUMOF	FUMOF	GALAP	SENVU
LEGSPP	MYOAR	MYOAR	CAPBP	PAPRH
LINVU	PLALA	PLALA	GALMO	KICSP
LITAR	EROCI	EROCI	CVPSS	ANRCA
LOLSS	BROSPP	AGRRE	BROSPP	POATR
LTHTU	HERSP	HERSP	DAUCA	ACHMI
MALSI	SONAS	CAGSE	SONAS	CONAR
MATSPP	MATSPP	GALMO	MELAL	ANRCA
MEDSPP	CENCY	VICSA	CENCY	SCAPV
MELAL	MELAL	MATSPP	GALMO	URTDI
MENSU	ANGAR	KICSP	ANGAR	POLPE
MERAN	MERAN	EPHHE	EPHEX	VIOSS
MYOAR	MYOAR	PAPRH	VERHE	CAPBP
OXASS	LAMPU	LAMPU	VERPE	POATR
PAPRH	PAPRH	MYOAR	CAPBP	VERHE
PAVSA	HERSP	DAUCA	LACSE	PICHI
PICEC	MATSPP	MATSPP	MELAL	GALMO
PICHI	HERSP	PAVSA	LACSE	DAUCA
PLALA	PLALA	TAROF	VERAR	VERHE
PLAMA	PLALA	PLALA	VERAR	TAROF
PLAME	PLALA	PLALA	TAROF	VERAR
POAAN	GERRT	POATR	LOLSS	GERRT
POAPR	ALOMY	AGRRE	CRXSS	LOLSS

Weed species of interest	Closest weed species having information on biomass	Closest weed species having information on the phenological development		
	1 st closest weed species	1 st closest weed species	2 nd closest weed species	3 rd closest weed species
POATR	BROSPP	LOLSS	BROSPP	AGRRE
POLAM	CIRAR	CIRAR	ATXPA	CONAR
POLAV	POLAV	POLCO	POLLA	ATXPA
POLCO	POLCO	POLAV	CHEAL	ATXPA
POLLA	POLLA	POLPE	CHEAL	ATXPA
POLPE	POLPE	POLLA	CHEAL	ATXPA
PTLAN	ACHMI	PTLRE	URTDI	GALMO
PTLRE	PLALA	URTDI	APHAR	GALMO
RANRE	PLALA	PLALA	MELAL	URTDI
RAPRA	VIOSS	VIOSS	EPHHE	EPHEX
RESLU	MATSPP	MATSPP	GALMO	ANRCA
RUBSS	ACHMI	PTLRE	CRXSS	CENJA
RUMCR	SONAS	SONAS	GALAP	AETCY
RUMOB	SONAS	SINAR	SONAS	AETCY
SAMEB	CIRAR	CIRAR	PAVSA	DAUCA
SANMI	EROCI	APHAR	EROCI	PTLRE
SAWOF	MATSPP	MATSPP	GALMO	ANRCA
SCAPV	SCAPV	CENCY	VICSA	ANRCA
SENV	CIRAR	CIRAR	ATXPA	POLPE
SENVU	SENVU	FUMOF	GALAP	SINAR
SETPU	ECHCG	ECHCG	CRXSS	AGRRE
SETVI	ECHCG	ECHCG	CRXSS	AGRRE
SHRAR	ANRCA	ANRCA	TAROF	URTDI
SILVU	MATSPP	GALMO	MATSPP	TAROF
SINAR	SENVU	SENVU	GALAP	FUMOF
SLYMA	CENCY	VICSA	CENCY	SCAPV
SOLNI	SOLNI	CHEAL	POLLA	CHEHY
SONAR	CIRAR	CIRAR	PICHI	ATXPA
SONAS	SONAS	RUMCR	AETCY	GALAP
SONOL	AETCY	RUMCR	AETCY	SONAS
STAAN	ANGAR	KICSP	ANGAR	VERAR
STEME	STEME	VERPE	LAMPU	VERAR
SXFTR	PLALA	ALLSS	CVPSS	PLALA
TAROF	TAROF	ANRCA	MATSPP	MELAL
THLAR	GERPU	GERMO	GERPU	GERDI
THLPE	EROCI	EROCI	CVPSS	APHAR
TOISPP	CENCY	CENCY	SCAPV	VICSA
TRFCA	EROCI	APHAR	EROCI	CENJA
TRFPR	CENCY	CENCY	SCAPV	VICSA
TRFRE	GERDI	GERDI	GERRT	GERPU
TROSPP	ACHMI	ACHMI	CENJA	PAVSA
TUSFA	PLALA	ALLSS	PLALA	TAROF
URTDI	MELAL	GALMO	MELAL	MATSPP
VEBOF	ACHMI	PTLRE	GALMO	URTDI
VERAR	VERPE	VERPE	LAMPU	PLALA
VERHE	VERHE	MYOAR	PAPRH	CAPBP
VERPE	VERPE	LAMPU	VERAR	STEME
VERPO	VERPE	VERAR	VERPE	LAMPU
VICSA	SCAPV	SCAPV	CENCY	ALOMY
VIOSS	VIOSS	EPHHE	CAPBP	GALAP
VLLSS	MYOAR	MYOAR	PAPRH	VERHE

Supp. Table IV.6: Average number of flowers per plant and number of seeds per flower for each of the 155 studied weed species, extracted from the literature. Species are named according to their EPPO codes <https://gd.eppo.int/>

Weed species	Flower unit	Average flower number/ plant	Seed number/ flower	Weed species	Flower unit	Average flower number/ plant	Seed number/ flower
ACHMI	Flower head	120	20	LACSE	Flower head	526.32	19
AETCY	Umbel	1.32	455	LAMAM	Single flower	50	4
AGIEU	Single flower	25	2	LAMPU	Single flower	150	4
AGRRE	Spicklet	20	5	LAPCO	Flower head	30.95	21
AGSST	Spicklet	200	1	LEGSP	Single flower	19.47	81
ALLSS	Single flower	12.5	2	LINVU	Single flower	54.22	166
ALOMY	Ear	28.85	150	LITAR	Single flower	46.75	4
AMASS	Single flower	19905	1	LOLSS	Spicklet	215.57	7
AMBEL	Flower head	251.8	10	LTHTU	Single flower	75	2
AMIMA	Flower head	3.75	2000	MALSI	Single flower	50	14
ANGAR	Single flower	30	30	MATSP	Flower head	44.67	150
ANRCA	Umbel	23.48	230	MEDSP	Single flower	11.25	8
ANTAR	Flower head	45.68	77.5	MELAL	Single flower	55.81	215
APHAR	Single flower	300	1	MENSU	Single flower	50	4
ARBTH	Single flower	173.06	33	MERAN	Single flower	286	1
ARFLA	Flower head	112.33	73	MYOAR	Single flower	212.5	4
ARISE	Single flower	100	15	OXASS	Single flower	12	50
ARREL	Spicklet	250	1	PAPRH	Single flower	14.71	1360
ARTVU	Flower head	20000	10	PAVSA	Umbel	2.67	592
ATHOR	Single flower	16.7	150	PICEC	Flower head	17.17	36
ATXPA	Single flower	3050	1	PICHI	Flower head	28.92	50
AVEFA	Spicklet	195.2	2.5	PLALA	Single flower	6.67	1500
BARSP	Single flower	423.08	13	PLAMA	Inflorescence	4.93	2030
BIDTR	Flower head	12.10	83	PLAME	Single flower	5.13	1950
BROSP	Spicklet	58	7	POAAN	Ear	4.74	95
CAGSE	Single flower	93.75	4	POAPR	Ear	1.6	130
CAPBP	Single flower	840	25	POATR	Ear	2.31	130
CARHI	Single flower	13.15	20	POLAM	Single flower	150	1
CENCY	Flower head	32.86	35	POLAV	Single flower	163	1
CENJA	Flower head	30.29	35	POLCO	Single flower	350	1
CENSC	Flower head	22.99	87	POLLA	Single flower	825	1
CERSP	Single flower	76.21	62	POLPE	Single flower	800	1
CHEAL	Single flower	10080	1	PTLAN	Single flower	18.75	8
CHEHY	Single flower	6250	1	PTLRE	Single flower	18.75	8
CHEPO	Single flower	4000	1	RANRE	Single flower	7.5	20
CHNMI	Single flower	24.27	103	RAPRA	Single flower	62.5	8
CIRAR	Flower head	124.89	45	RESLU	Single flower	139.05	19
CIRVU	Flower head	16	250	RUBSS	Single flower	15.38	13
CLVVT	Single flower	802.27	22	RUMCR	Single flower	3711	1

Weed species	Flower unit	Average flower number/ plant	Seed number/ flower	Weed species	Flower unit	Average flower number/ plant	Seed number/ flower
CNSRE	Single flower	10	20	RUMOB	Single flower	7000	1
CONAR	Single flower	40	4	SAMEB	Umbel	0.64	647.5
COPSQ	Single flower	157.84	51	SANMI	Inflorescence	12	10
CRXSS	Spicklet	8	50	SAWOF	Single flower	16.96	50
CVPSS	Flower head	200	40	SCAPV	Umbel	7.5	20
CZRVA	Single flower	130.57	7	SENVJ	Flower head	40.70	86
DACGL	Spicklet	59	5	SENVU	Flower head	95.56	45
DAUCA	Umbel	2.125	2000	SETPU	Ear	8.98	189.0625
DIWSI	Single flower	1.28	1892	SETVI	Ear	11.79	550
ECHCG	Ear	5	400	SHRAR	Single flower	77.5	2
EHIVU	Single flower	412.5	4	SILVU	Single flower	80.81	49.5
EPHEX	Umbel	18.75	24	SINAR	Single flower	312.5	8
EPHFA	Umbel	9.03	72	SLYMA	Flower head	2.30	63
EPHHE	Umbel	7.22	90	SOLNI	Single flower	161.07	56
EPHPE	Umbel	22.22	54	SONAR	Flower head	33.51	191
EPHPL	Umbel	7.22	90	SONAS	Flower head	41.43	140
EPIAD	Single flower	47.25	153	SONOL	Flower head	43.57	140
EQUAR	None	0	0	STAAN	Single flower	31.25	4
ERISU	Flower head	2244.90	49	STEME	Single flower	200	12
EROCI	Single flower	240	5	SXFTR	Single flower	3.89	284
ERPVE	Single flower	4	50	TAROF	Flower head	15.14	146
ERXCA	Umbel	18.09	47	THLAR	Single flower	179.45	11
FESSPP	Ear	2.21	210	THLPE	Single flower	197.4	10
FUMOF	Single flower	1600	1	TOISPP	Umbel	2.74	242.5
GALAP	Single flower	175	2	TRFCA	Inflorescence	4.77	30
GALMO	Single flower	867	2	TRFPR	Single flower	206	1
GERCO	Single flower	62.8	5	TRFRE	Inflorescence	5.71	105
GERDI	Single flower	150	5	TROSPP	Flower head	4.07	55
GERMO	Single flower	58	5	TUSFA	Flower head	11.67	300
GERPU	Single flower	105	5	URTDI	Ear	24.48	250
GERRO	Single flower	26.4	5	VEBOF	Single flower	101	4
GERRT	Single flower	105	5	VERAR	Single flower	81.13	15
GLEHE	Single flower	12.5	4	VERHE	Single flower	106.5	4
HERSP	Umbel	1.20	706.5	VERPE	Single flower	92.92	12
HMAHI	Single flower	28.8	1000	VERPO	Single flower	10	40
HOLMO	Spicklet	150	2	VICSA	Single flower	25	8
HYPPE	Single flower	118.11	127	VIOS	Single flower	39	50
KICSP	Single flower	60.05	38	VLLSS	Single flower	140	1
KNAAR	Flower head	33.90	59				

Chapitre V :

Modulation de la fourniture de (dis)services par les communautés adventices à l'échelle de la parcelle



Résumé du chapitre

Rappel : Dans le chapitre IV, nous avons montré que certaines espèces adventices expriment des combinaisons de services intéressantes (disservices faibles, services élevés), notamment dans certaines cultures. Cependant, les espèces adventices ne sont jamais (ou rarement) observées seules au sein des parcelles, mais plus souvent assemblées en communauté. Ainsi, les effets de la culture et de la stratégie mises en place sur la fourniture de services à l'échelle de la parcelle dépendent des effets combinés de la composition des communautés, de la contribution de chaque espèce, et de leur abondance. Il est donc nécessaire de poursuivre l'évaluation de la fourniture de (dis)services à l'échelle de la communauté adventice afin de représenter l'effet des stratégies au niveau de la parcelle. Nous avons également montré : que les interfaces hébergent des communautés adventices différentes du plein champ, bien que parfois la même espèce soit présente dans les deux localisations (chapitre II); et que quand la même espèce est présente en interface et en plein champ, il existait une forte variabilité de leur développement phénologique (chapitre III). L'étude de la multifonctionnalité évaluée à l'échelle de la parcelle doit donc intégrer à la fois l'effet de la stratégie, et celui de la localisation intra-parcellaire, pour tenir compte des différences de composition et de phénologie entre l'interface et le plein champ (Figure 10).

Questions de recherche :

- Quels sont les effets de la culture et de la stratégie agricole sur les bouquets de (dis)services à l'échelle de la parcelle ?
- Quelle est la contribution des interfaces à la fourniture de (dis)services à l'échelle de la parcelle ? Varie-t-elle en fonction de la culture et/ou de la stratégie agricole mise en place ?

Matériels et méthodes mobilisés : Nous avons dans un premier temps appliqué les neuf proxys aux relevés de flore réalisés de 2008 à 2013 en interface et plein champ de 97 parcelles. Pour chaque parcelle et chaque proxy, nous avons sommé les valeurs d'interface et de plein champ, pondérées par leur surface relative, afin d'obtenir une valeur à l'échelle de l'ensemble de la parcelle. Nous avons évalué l'effet de la stratégie, de la culture et de leur interaction sur ces valeurs de proxy et leur coefficient de variation intra-annuel (calculé à partir des valeurs estimées toutes les deux semaines). Nous avons ensuite calculé pour chaque proxy la contribution de l'interface par parcelle, et analysé l'effet de la culture, de la stratégie et de leurs interactions sur cette contribution. Enfin, nous avons représenté la distribution des services au

cours de l'année par culture, ce qui nous a permis d'estimer la superposition des distributions entre l'interface et le plein champ, afin de visualiser la redondance ou la complémentarité entre ces habitats, pour chaque proxy.

Résumé des résultats : Nous avons mis en évidence un effet important de la culture sur la valeur et la variabilité intra-annuelle des proxys. Les cultures les plus compétitives (c'est-à-dire les céréales) expriment les valeurs de services et de (dis)services les plus faibles et la variabilité intra-annuelle la plus importante. Les stratégies associées à des successions culturales plus diversifiées (S4 et S8, qui contiennent beaucoup de soja) ont tendance à avoir des valeurs de proxys plus élevées. Enfin, comme nous l'avions supposé, nous avons confirmé que la culture influence la période de fourniture de service dans l'année, due à sa période de semis. Malgré leur faible surface, les interfaces jouent un rôle important dans la fourniture de services, particulièrement dans les cultures les plus compétitives et les stratégies les plus intensives (c'est-à-dire rotation courte, usage d'herbicide élevé). Nous avons montré une complémentarité temporelle entre interface et plein champ, le pic de fourniture de services étant décalé dans le temps entre les deux localisations pour une même culture (plus tôt en interface dans les orges et le soja, mais plus tard dans le colza et le blé), et la période de fourniture étant plus longue au niveau de l'interface.

Portée des résultats pour la thèse : Nos résultats mettent donc en évidence que les cultures les moins compétitives et les stratégies les plus intenses sont associées à une contribution et une stabilité plus importante de la fourniture de services. De plus, de par leurs différences de dates de semis, différentes cultures contribuent à travers leur flore à fournir des services à différentes périodes de l'année culturale. Ces résultats semblent donc mettre en avant l'intérêt de la présence d'une diversité de culture. Cependant, comme une parcelle donnée est cultivée avec des cultures différentes d'une année sur l'autre (rotation), ces résultats incitent à changer d'échelle temporelle, et à étudier la variabilité de la fourniture de services au cours de la succession culturale. Diversifier la succession culturale d'une parcelle, c'est aussi diversifier l'assolement de la zone d'étude une année donnée. Ainsi, cette complémentarité qui semble apparaître entre les cultures et entre les stratégies, incite à rechercher les meilleurs assemblages de stratégies à l'échelle du territoire. Est-il préférable d'avoir la meilleure stratégie (par ex. une stratégie diversifiée) sur tout le territoire ou d'avoir une diversité de stratégies ? S'il est préférable d'avoir une diversité de stratégies, alors dans quelles proportions ?

Enfin, la complémentarité observée entre l'interface et le plein champ, et la contribution importante de l'interface à la fourniture de service à l'échelle de la parcelle, nous amène à nous

demander si réduire la taille des parcelles (et donc augmenter la surface d'interface) n'améliorent pas la fourniture de services à l'échelle du territoire. Dans le chapitre VI, nous allons donc passer aux échelles spatio-temporelles supérieures en caractérisant la fourniture de service à l'échelle de la succession culturale et de l'ensemble des parcelles (zone de Fénay).

Une partie des résultats présentés dans ce chapitre a fait l'objet d'une soumission d'un chapitre d'ouvrage scientifique (Annexe 6).

Petit, S., Yvoz, S., Ploteau, A., Zuccolo, C., & Cordeau, S. (submitted). Advances in understanding the contribution of weeds to the functioning of agroecosystems. In: P. Kudsk (Ed.), *Advances in integrated weed management (IWM)*.

1. Introduction

Nous avons montré dans le chapitre II que les communautés adventices situées au niveau de l'interface étaient généralement plus riches et abondantes et qu'elles contenaient des espèces particulières que l'on ne retrouve pas dans le plein champ. De nombreuses études ont montré que la gestion agricole de la parcelle modifiait largement la structure et la composition des communautés adventices. Mais nous avons mis en évidence dans le chapitre II que les communautés adventices d'interface sont moins influencées que celles du plein champ par la stratégie agricole mise en œuvre. Parmi les pratiques agricoles, on peut notamment citer l'effet de la culture qui est souvent dominant (Fried et al., 2008; Smith and Gross, 2007; Torsten and Milberg, 1998), du type de travail du sol (Cordeau et al., 2017c; Trichard et al., 2013; Tuesca and Puricelli, 2007), de l'intensité d'utilisation d'herbicide (Derksen et al., 1995; Markéta et al., 2018), ou encore du niveau de fertilisation (Bischoff and Mahn, 2000). Nous avons également mis en évidence dans le chapitre III que le développement des adventices au cours de la saison culturale se trouvait modifié sous l'influence du type de culture et de la localisation au sein de la parcelle (interface vs plein champ). Cela nous a ainsi permis d'identifier, dans le chapitre IV, des associations d'espèce x culture x localisation qui présentent les meilleures combinaisons de (dis)services. Cependant, les espèces ne sont jamais présentes seules au sein des parcelles, mais souvent assemblées en communauté. Afin d'évaluer la contribution à l'échelle des communautés, il est donc nécessaire de remobiliser les résultats du chapitre IV sur la contribution aux (dis)services par espèce, et de désormais tenir compte simultanément de l'effet des stratégies agricoles et de la localisation sur l'assemblage des espèces.

Dans ce chapitre, nous allons analyser, à l'échelle de la communauté adventice, l'effet de la culture, de la localisation et de la stratégie agricole sur la valeur des neuf proxys (Tableau V.1) développés dans le chapitre IV à l'échelle de la plante. Dans une première partie, nous analyserons la contribution relative des communautés de plein champ et d'interface, selon que ces communautés se trouvent dans une culture ou une stratégie donnée. Nous faisons l'hypothèse que les communautés d'interface auront des bouquets de services plus intéressants (plus de services avec un minimum de disservices) et que ces bouquets de services seront moins influencés par la culture et la stratégie. Nous faisons également l'hypothèse que, pour une même culture et stratégie, la période de fourniture de service sera plus longue en interface qu'en plein champ, ce milieu étant plus ouvert et moins soumis aux perturbations générées par les pratiques (comme démontré dans le chapitre II). Dans une seconde partie, nous quantifierons l'effet de la culture et de la stratégie sur les bouquets de services évalués à l'échelle de la parcelle dans son

ensemble (plein champ + interface). Nous faisons l'hypothèse que les céréales, qui présentent les valeurs de services les plus faibles à l'échelle de la plante (chapitre IV), présenteront également les bouquets de services les moins intéressants.

Tableau V.1 : Définition des neuf proxys de (dis)service mis en place dans le chapitre IV.

Proxy	Définition
Pol1	Contribution potentielle des adventices au maintien des communautés d'abeilles
Pol2	Contribution potentielle des adventices au maintien des communautés de bourdons
Pol3	Contribution potentielle des adventices au maintien des communautés de syrphes
PCont1	Contribution potentielle des adventices au maintien des communautés d'oiseaux
PCont2	Contribution potentielle des adventices au maintien des communautés de carabes
PCont3	Contribution potentielle des adventices au maintien des communautés de guêpes parasitoïdes
Harm1	Compétition potentielle des adventices pour l'utilisation des ressources
Harm2	Contribution potentielle des adventices aux difficultés de récolte
Harm3	Contribution potentielle des adventices à l'alimentation du stock semencier

Les différentes analyses présentées dans ce chapitre ont été menées sur les données de relevés de flore réalisés sur les 97 parcelles agricoles de la zone de Fénay suivies entre 2008 et 2013. Nous disposons donc de 413 parcelles:années, soit 826 relevés floristiques (plein champ et interface de chaque parcelle). Les 12 cultures présentes sur ces 413 parcelles:années ont été regroupées en six cultures (colza, moutarde d'hiver, blé d'hiver, orge d'hiver, orge de printemps et soja). Grâce à la démarche développée dans le chapitre IV, nous avons calculé la valeur des neuf proxys pour chacune des 826 communautés. Pour les six proxys de services, nous avons également estimé leur valeur toutes les deux semaines au cours de l'année culturale, de manière à étudier la variabilité intra-annuelle. Pour chacune des 413 parcelles:années, nous avons ensuite fait la somme des valeurs de services de la communauté de plein champ et d'interface en pondérant par leurs surfaces relatives. Cela nous donne donc des valeurs de proxys représentatives de l'ensemble de la parcelle (interface + plein champ). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2019).

2. Contribution des communautés d'interface à la fourniture de (dis)services

Nous avons montré que l'interface présentait généralement des communautés plus riches et abondantes que le plein champ et que la contribution d'une même espèce y est généralement plus importante. Cependant, les interfaces ne représentent qu'une petite surface de la parcelle (~0,6%), leur impact sur les valeurs de (dis)services à l'échelle de la parcelle est donc potentiellement très faible. Nous cherchons donc ici à évaluer l'intérêt des interfaces dans la fourniture de services à l'échelle de la parcelle.

2.1 A l'échelle intra-annuelle

Nous nous intéresserons ici à la comparaison de la distribution des valeurs de services au cours de l'année culturale, entre le plein champ et l'interface des cultures. Nous allons donc nous focaliser sur les six proxys de services pour lesquels une valeur de service est attribuée toutes les deux semaines. Pour chaque proxy et chaque période de 15 jours, nous avons calculé la valeur de services comme la moyenne des valeurs de toutes les parcelles partageant la même culture:localisation. Nous avons ensuite représenté la distribution des valeurs au cours de l'année grâce à la fonction *density* du package [ggplot2] et calculé le pourcentage de superposition entre les distributions du plein champ et de l'interface (fonction *overlapTrue* du package [overlap]). La significativité de la valeur de superposition a été estimée par une méthode de permutation aléatoire des relevés (au sein de chaque culture) entre le plein champ et l'interface, comme présenté dans le chapitre II (Perronne et al., 2014). Nous vérifions ainsi que la distribution des valeurs, au cours de l'année, entre les deux localisations est significativement différente d'une distribution aléatoire des valeurs. Nous avons ainsi généré 10 000 permutations aléatoires des relevés, ce qui nous a permis d'estimer la p-value comme étant la proportion de permutations ayant une valeur de superposition inférieure à la valeur observée.

Les distributions au cours de l'année des valeurs de service au niveau du plein champ et de l'interface, sont présentées par culture en Figure V.1. On peut tout d'abord observer un effet de la culture, matérialisé par un décalage dans le pic de fourniture des services. Le pic est atteint d'abord dans le colza et la moutarde, puis dans les céréales et enfin dans le soja. Ce résultat n'est pas très étonnant, car il montre que la culture en place, à travers sa période de semis (fin d'été, automne, printemps ou été), structure les communautés adventices observées en fonction de leur période de germination, et donc structure également la fourniture temporelle

des services (Fried et al., 2015, 2009b). La largeur du pic est également plus étroite pour les cultures de céréales que pour les autres. On peut ensuite observer un effet de la localisation. Dans les cultures d'orge d'hiver et de printemps, le pic de fourniture semble en général plus précoce au niveau de l'interface pour les proxys liés à la production de fleurs (Pol1, Pol2, Pol3 et PCont3), sans pour autant être significatif. Au contraire, il est plus tardif de deux semaines environ dans le blé (p-values < 0,01 pour Pol2 et Pol3). Dans le colza, les pics de distribution sont généralement plus précoces dans le plein champ, notamment pour Pol2, Pol3 et PCont3 (p-values < 0,01). On observe l'effet inverse dans le soja, avec des pics plus tardifs dans le plein champ pour tous les proxys (p-values < 0,05). Enfin, pour la moutarde, les effets dépendent du proxy avec des pics plus tardifs dans le plein champ pour Pol1 et Pol2 et plus précoces pour PCont1 et PCont2 (p-values < 0,001).

On peut résumer en disant que les services liés à la production de fleurs sont fournis plus précocement et sur une durée plus longue au niveau de l'interface. On émet l'hypothèse que cet effet est dû à la richesse spécifique généralement plus élevée en interface, entraînant la co-occurrence d'espèces complémentaires dans le temps (Fried et al., 2009b; José-María et al., 2010). Par exemple, de nombreuses espèces généralement associées aux cultures d'hiver (comme *Alopecurus myosuroides*, *Cyanus segetum* et *Papaver rhoeas*) ont été observées dans les interfaces de soja (Yvoz et al., 2020a). On émet également l'hypothèse, qui s'appuie sur les résultats du chapitre II, qu'à composition floristique égale, la période de fourniture est toujours plus longue en interface qu'en plein champ. Le milieu y est en effet plus ouvert et moins compétitif, donc les individus n'ont pas besoin d'accélérer leur cycle de végétation en réponse à l'ombrage de la culture (Colbach et al., 2019; Page et al., 2010). Enfin, la complémentarité temporelle de la fourniture par diverses cultures et divers habitats (interface et plein champ) met en avant l'intérêt de la diversification du paysage, en termes de nombre de culture et de proportions d'interfaces, afin d'optimiser la continuité de la fourniture de services au cours de la saison (Sirami et al., 2019).

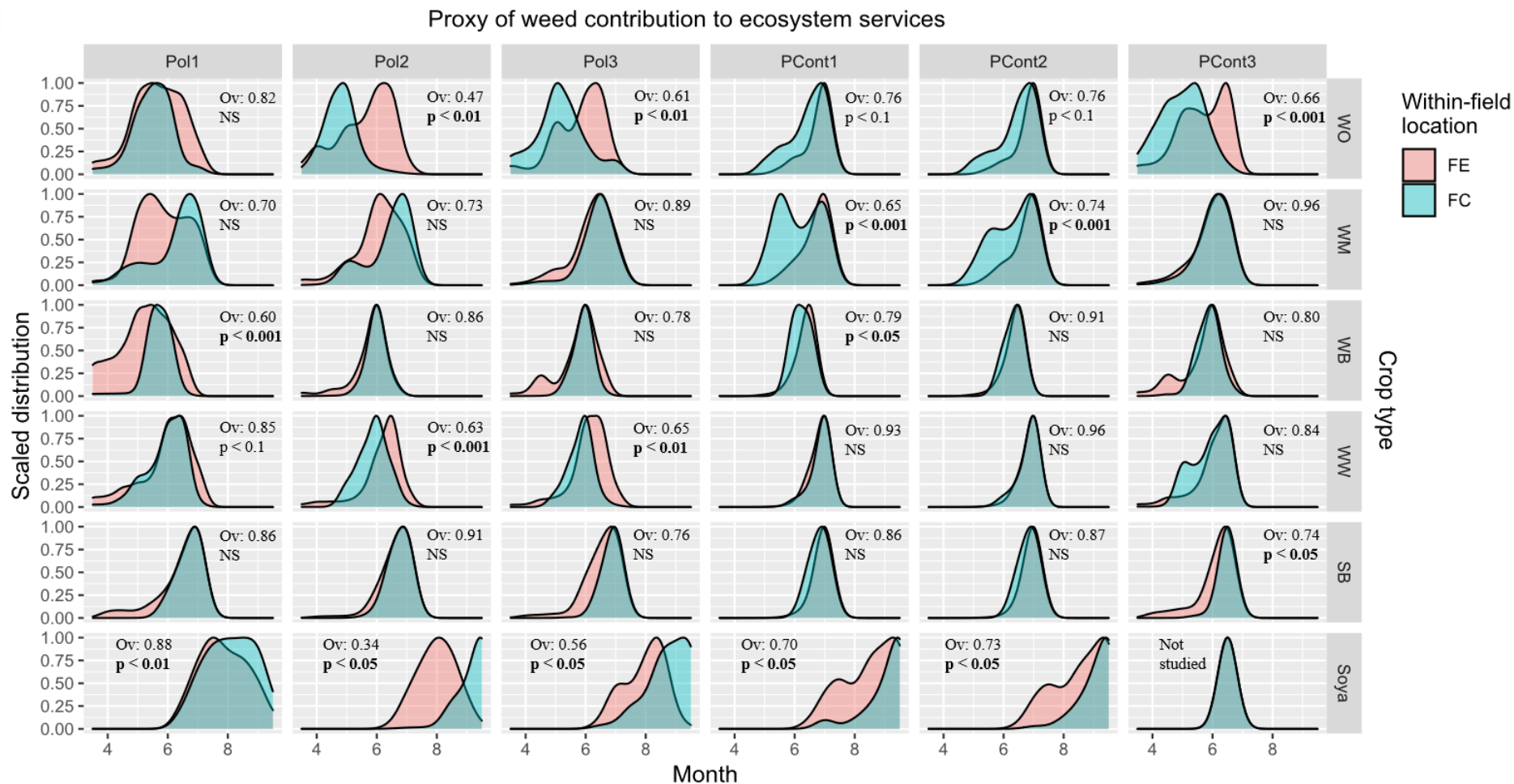


Figure V.1 : Effet de la localisation au sein de la parcelle (FC : plein champ, FE : interface) sur la distribution intra-annuelle des proxys de services par culture (WO : colza, WM : moutarde d'hiver, WB : orge d'hiver, WW : blé tendre d'hiver, SB : orge de printemps, Soya : soja). Les distributions sont calculées par localisation à l'aide de la fonction *density*. La superposition entre paire de localisation (Ov.) est calculée avec la fonction *OverlapTrue* et sa significativité (différence à 1) estimée par un test unilatéral de distribution non aléatoire à partir de 10 000 rééchantillonnages aléatoires des communautés entre interface et plein champ. Les p-values significatives ($p < 0,05$) sont en gras. NS : $p > 0,1$.

A l'échelle annuelle Pour chacune des 413 parcelles:années, nous avons calculé la contribution de l'interface à la valeur totale (interface + plein champ) de chaque proxy. Nous avons ensuite testé l'effet du proxy, de la culture, de la stratégie et de leur interaction deux à deux sur la contribution de l'interface par la mise en place d'un modèle linéaire mixte généralisé, suivant une régression beta (fonction *glmmTMB* du package [glmmTMB]), l'année et la parcelle étant considérées en effets aléatoires. L'interaction entre la culture et la stratégie n'a pas pu être incluse par manque de combinaisons. Nous avons ensuite évalué les effets des facteurs par une analyse de variance de type II (fonction *Anova* du package [car]).

La contribution moyenne des communautés d'interface et de plein champ par proxy, culture et stratégie est représentée en Figure V.2. L'analyse de variance met en évidence un effet significatif ($p\text{-value} < 0,05$) du proxy, de la culture, de la stratégie et de l'interaction entre le proxy et la culture sur la contribution des interfaces. La contribution des interfaces est ainsi en général plus importante dans les céréales (~55%) que dans le colza et la moutarde (~40%) et le soja (~19%). Elle est également plus faible pour Harm1 (33%) et Harm2 (39%) que pour les autres proxys (de 44 à 49%). Enfin, la contribution de l'interface est en moyenne plus importante en S2, S8 et S4 (>50%), qu'en S1 (24%). On observe une contribution des interfaces différentes entre proxys suivant la culture en place. Dans le colza, les interfaces contribuent davantage à Harm2 (53%) qu'à Pol2, Pol3, PCont3 et Harm1 (entre 33 et 37%). Dans les orges d'hiver et de printemps, la contribution à Harm1 et Harm2 est significativement plus faible (<36%) que pour les autres proxys (>55%). Dans le blé, la contribution de l'interface est plus faible pour Harm1 (45%) et plus élevée pour les autres proxys (>57%). En ce qui concerne l'effet de la stratégie, la contribution à Harm1 dans S2 (40%) et S7 (29%) est inférieure à la contribution aux autres proxys (>47% pour S2 et >34% pour S7). Enfin, pour S3 la contribution à Harm1 (30%) et Harm2 (34%) est plus faible que pour les autres proxys (>44%).



Figure V.2 : Contribution des communautés adventices d'interface (FE) et de plein champ (FC) à la valeur des neuf proxys calculée à l'échelle de la parcelle (plein champ + interface), en fonction de la culture et de la stratégie agricole.

Ces résultats mettent en évidence que, malgré la faible surface qu'elles représentent à l'échelle de la parcelle (quelques dizaines de centimètres de large x le périmètre de la parcelle), les communautés adventices de l'interface ont une contribution non négligeable à la fourniture de (dis)services. La contribution de l'interface n'est jamais totalement négligeable et peut représenter la moitié de la contribution de la parcelle, soit parce que la flore y est vraiment plus abondante et riche, soit car le plein champ est lui très pauvre. La contribution est particulièrement importante dans les cultures de céréales, qui sont des cultures compétitives avec généralement les communautés adventices de plein champ les moins riches et abondantes. La contribution de l'interface est également plus élevée dans les stratégies associées à une fréquence de labour importante (S2 et S4) ou une utilisation d'herbicide élevée (S8). Cela pourrait s'expliquer par l'intensité plus faible de ces interventions au niveau de l'interface (Pinke et al., 2012), le labour n'étant pas mis en œuvre précisément au même endroit chaque année et le désherbage n'étant pas 100% efficace sur le bout de la rampe. La contribution des interfaces à l'échelle de la parcelle est également plus faible pour les deux proxys de nuisibilité primaire (Harm1 et Harm2) que pour les autres proxys. Ceci peut être dû à la présence en interface de communautés plus diversifiées, composées d'espèces moins compétitrices (Cordeau et al., 2012b), qui ne sont pas exclues par compétition pour la lumière comme elles le sont dans le plein champ. Ces résultats suggèrent donc que l'interface pourrait jouer un rôle important dans la multifonctionnalité des parcelles, en contribuant davantage à la fourniture de services que de disservices. Cependant la contribution à la nuisibilité secondaire (Harm3) est importante, questionnant sur l'évolution de ces compromis sur le long-terme.

3. Niveau de fourniture et stabilité intra-annuelle des (dis)services

Nous allons ici nous intéresser aux 413 parcelles:années regroupant la contribution des communautés de plein champs et d'interface. Dans un premier temps, nous avons évalué l'effet de la culture et de la stratégie sur la valeur annuelle des neuf proxys pris séparément. Pour cela, nous avons évalué l'effet de la culture, de la stratégie agricole et de leur interaction par neuf modèles linéaires mixtes (Tableau Supp. V.1) à l'aide de la fonction *lmer* du package [lme4]. L'année et la parcelle ont été incluses comme effets aléatoires afin de tenir compte de potentiels effet du climat ou du type de sol. Les valeurs de proxys ont été log-transformées avant l'analyse. La significativité des effets a ensuite été estimée par une analyse de variance de type II (fonction *Anova* du package [car]). Pour les six proxys de services, pour lesquels nous avons des estimations toutes les deux semaines, nous avons estimé la stabilité de la fourniture au sein de

l'année culturale, par le calcul du coefficient de variation des valeurs de proxys au sein de l'année (fonction *cv* du package [*goeveg*]). Nous avons ensuite mis en place six modèles linéaires mixtes similaires au neuf précédents (Tableau Supp. V.1) et testé la significativité des effets par une analyse de variance de type II.

Les résultats de 15 modèles mis en place sont présentés dans le Tableau V.2. Les valeurs annuelles des neuf proxys sont influencées par le type de culture avec des valeurs généralement plus élevées dans le soja que dans les trois cultures de céréales. PCont3 est supérieure dans le colza par rapport au soja. On observe un effet de la stratégie pour Pol3 et PCont3 et une interaction avec la culture pour Pol1, Harm1 et Harm2. Pour Pol1, on observe une valeur annuelle plus élevée dans les orges de printemps de la stratégie S8. S1 possède des valeurs de nuisibilité primaire directe (Harm1) plus importantes que S2 et S8 dans les cultures de blé et de colza, tandis que S8 possède des valeurs plus faibles que S2, S3 et S7 dans la moutarde d'hiver. Pour Pol3 on observe des valeurs généralement plus élevées dans les stratégies S1 et S7 que les stratégies S3 et S4. Enfin S1, S7 et S5 ont généralement des valeurs de PCont3 plus importantes que S4, S8 et S6. L'analyse du coefficient de variation intra-annuel n'a mis en évidence qu'un effet de la culture pour l'ensemble des proxys. Ainsi, le soja possède le coefficient de variation le plus faible pour tous les proxys, sauf PCont3. Le colza possède le second coefficient le plus faible pour Pol1, Pol2 et PCont2, tandis que l'orge de printemps a la seconde valeur la plus faible pour Pol3. Les trois autres cultures ont globalement des valeurs de coefficients plus élevées.

Tableau V.2 : Effets de la culture, de la stratégie agricole et de leur interaction sur la valeur annuelle et le coefficient de variation intra-annuel des neuf proxys de contribution des adventices à la fourniture de (dis)services écosystémiques à l'échelle de la parcelle annuelle (413 parcelles:années). Les modèles linéaires mixtes mis en place sont détaillés dans le Tableau Supp. V.1. NS : p-value > 0,1, - : effet non étudié.

Proxy	Valeur annuelle			Coefficient de variation intra-annuel		
	Culture	Stratégie	Interaction	Culture	Stratégie	Interaction
Pol1	<0,001	NS	<0,05	<0,001	NS	NS
Pol2	<0,001	<0,1	NS	<0,05	NS	NS
Pol3	<0,001	<0,05	NS	<0,05	NS	NS
PCont1	<0,001	NS	NS	<0,001	NS	NS
PCont2	<0,001	NS	NS	<0,001	NS	NS
PCont3	<0,001	<0,01	NS	<0,001	NS	NS
Harm1	<0,001	<0,01	<0,01	-	-	-
Harm2	<0,001	<0,01	<0,05	-	-	-
Harm3	<0,001	NS	NS	-	-	-

Nous avons mis en évidence que le soja possède globalement les valeurs de proxys les plus élevées, le colza et la moutarde des valeurs intermédiaires, et les céréales des valeurs très faibles. Comme montré dans le chapitre III, cela peut s'expliquer par la capacité compétitive des cultures pour diverses ressources (Smith and Gross, 2007). Les céréales ont des écartements de semis faibles et une capacité de tallage importante et sont ainsi en mesure d'exclure des adventices par compétition pour la lumière (Jha et al., 2017). Le colza et la moutarde ont des besoins en azote importants (Blackshaw et al., 2003) et peuvent exclure par compétition pour l'azote et la lumière les adventices oligotrophes en cas de forte fertilisation (Moreau et al., 2013), ce qui n'est pas le cas du soja (Guinet et al., 2018). Les coefficients de variation intra-annuels sont également plus faibles dans le soja et dans le colza, ce qui suggère une fourniture de services plus stable au cours de l'année dans ces cultures. On retrouve donc ici les résultats que l'on avait observé à l'échelle de la plante lors de l'étude de la production de fleurs et de graines (chapitre III), qui avaient mis en évidence une période de floraison de certaines espèces plus courte dans les cultures de céréales. L'effet culture sur la stabilité intra-annuelle des services peut s'expliquer par différents facteurs. L'écartement de semis qui est très large dans le soja et le colza pourrait permettre à des individus germant tardivement après la culture de réussir à fleurir et grainer (Hock et al., 2006), ce qui contribue ainsi à étendre les périodes de floraison et grenaison des adventices (Awan and Chauhan, 2016). Par contre, dans des cultures compétitives comme les céréales, la compétition peut au contraire réduire la période de fourniture de ressources, cette compétition poussant les adventices à finir leur cycle rapidement, réduisant ainsi la période de floraison (Yasin et al., 2019).

4. Vers une analyse des bouquets de (dis)services par culture et localisation dans la parcelle

Afin de représenter les bouquets de services à l'échelle de la parcelle par culture et localisation, nous avons dans un premier temps homogénéisé les échelles de nos neuf proxys. Pour cela, nous avons divisé les valeurs de chaque proxy par la valeur maximale observée dans les 826 communautés adventices. Nous avons ensuite réduit la distribution des valeurs de chaque proxy entre 0 et 10 grâce à une transformation $\log_{10}$. Les trois proxys de disservices ont été inversés de sorte que des valeurs élevées correspondent à peu de disservices. Enfin, nous avons calculé la moyenne de chaque proxy pour les 12 combinaisons de culture x localisation. Pour chaque localisation, nous avons représenté la valeur des neuf proxys par culture grâce à la fonction *radarchart* du package [fmsb].

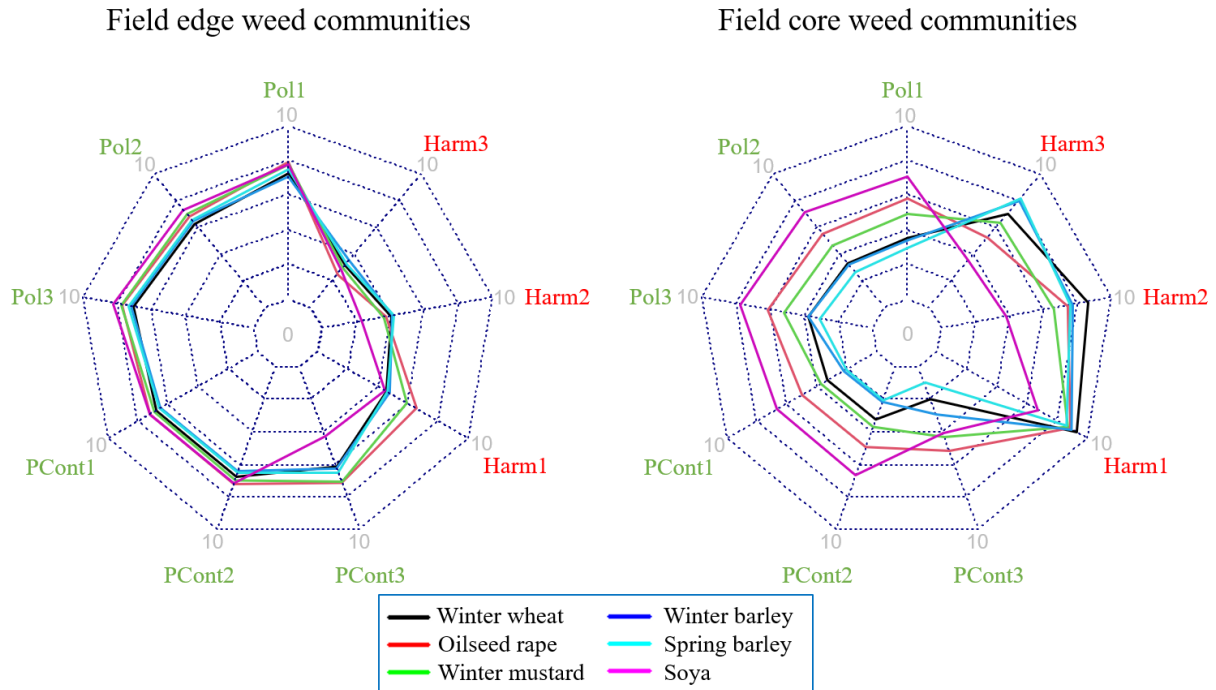


Figure V.3 : Diagramme en radar représentant la valeur moyenne des neuf proxys par culture en fonction de la localisation au sein de la parcelle (interface à gauche ; plein champ à droite). Les valeurs de proxys ont été remises à l'échelle entre 0 et 10. Les trois proxys de nuisibilité (Harm1, Harm2 et Harm3) ont été inversés, de sorte que des valeurs élevées correspondent à peu de nuisibilité.

La Figure V.3 présente la distribution des valeurs moyennes des neuf proxys par culture et par localisation au sein de la parcelle. Que ce soit au niveau du plein champ ou de l'interface, nous n'observons pas de compromis entre les services et disservices fournis. Les cultures présentant des communautés ayant des valeurs de services élevées, comme le soja, ont également les valeurs de disservices les plus élevées et inversement pour les céréales. On peut cependant noter que les cultures de colza et de moutarde présentent de meilleurs compromis. En effet, ces deux cultures ont des valeurs de services intermédiaires aux céréales et au soja, tandis que les valeurs de disservices sont plus proches de celles des céréales (c'est-à-dire faibles), principalement pour la nuisibilité primaire (Harm1 et Harm2). Enfin, on peut remarquer que les différences de bouquets entre cultures sont plus marquées au niveau du plein champ que de l'interface.

L'analyse des bouquets de (dis)services par culture et localisation nous a donc montré que l'on n'observe pas de compromis entre la fourniture de services et de disservices. Cependant, les cultures de colza et de moutarde semblent avoir des profils intéressants. Cela peut s'expliquer par le semis précoce, la hauteur de ces cultures et leur nitrophilie, que peu d'adventices peuvent égaler (Gaudet and Keddy, 1988). Comme montré précédemment à

l'échelle des proxys individuellement, les différences de bouquets entre cultures s'expriment davantage au niveau du plein champ que de l'interface, les interfaces de cultures compétitives participant largement à la fourniture de bouquets de services.

5. Conclusion

Nous avons montré dans ce chapitre que les interfaces jouent un rôle important dans la fourniture de (dis)services à l'échelle de la parcelle:année. En effet, malgré leur faible surface elles ont une contribution non négligeable à la fourniture de (dis)services, notamment dans les cultures les plus compétitives et les stratégies agricoles les plus intensives. De plus, leur contribution à la nuisibilité primaire est inférieure à la contribution aux autres (dis)services, ce qui suppose que tenir compte des interfaces peut permettre d'obtenir de meilleurs compromis entre services et (dis)services. La culture a également un effet fort sur la valeur des proxys, malgré une corrélation positive entre les valeurs de services et de disservices. Le colza et la moutarde d'hiver ne suivent pas cette tendance de « no trade-offs », et ressortent comme étant des cultures intéressantes car elles augmentent davantage les valeurs de services que de disservices. Nous avons également mis en évidence une complémentarité entre culture et entre localisation dans la distribution intra-annuelle des proxys, ainsi qu'une plus faible sensibilité à l'effet de la culture au niveau de l'interface.

Cependant, à l'échelle pluriannuelle, les agriculteurs mettent en place une succession de cultures dans le temps, qui se traduit spatialement par le fait que, sur un ensemble de parcelles (territoire), on ne peut pas avoir la meilleure culture présente partout une année donnée. De plus, la complémentarité observée entre les cultures laisse penser qu'il pourrait être intéressant d'avoir une diversité de cultures sur un territoire. Enfin, la plus faible sensibilité de la flore d'interface aux effets de la culture, pourrait contribuer à la stabilité de la fourniture de (dis)services au cours de la succession. On peut alors se demander comment évolueront les effets observés dans ce chapitre V à l'échelle de la succession de cultures et d'un petit territoire agricole (chapitre VI).

Tableau Supp. V.1 : Description des modèles linéaires mixtes mis en place sur la valeur annuelle et le coefficient de variation intra-annuel des neuf proxys de (dis)services écosystémiques. Les modèles ont été mis en place avec la fonction *lmer* du package [lme4].

Proxy	Variable	Effets fixes	Effets aléatoires	Distribution (lien)
Pol1	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
Pol2	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
Pol3	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
PCont1	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
PCont2	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
PCont3	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log+1)
Harm1	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
Harm2	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
Harm3	Valeur annuelle	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale (log)
Pol1	Coefficient de variation intra-annuel	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale
Pol2	Coefficient de variation intra-annuel	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale
Pol3	Coefficient de variation intra-annuel	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale
PCont1	Coefficient de variation intra-annuel	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale
PCont2	Coefficient de variation intra-annuel	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale
PCont3	Coefficient de variation intra-annuel	Culture*Stratégie	(1 Parcelle)+(1 Année)	Normale

Chapitre VI :

Effet des stratégies agricoles sur la multifonctionnalité des communautés adventices, de la parcelle au territoire



1962

2017



Résumé du chapitre

Rappel : Les cinq chapitres précédents se sont tous intéressés aux aspects essentiels permettant de relier la gestion des parcelles agricoles à la fourniture de (dis)services par les adventices dans différentes cultures et localisations dans la parcelle. Ce dernier chapitre ambitionne de mobiliser les résultats obtenus dans les chapitres précédents afin de réaliser une analyse globale de l'effet des stratégies de gestion, à l'échelle temporelle de la succession de culture et aux échelles spatiales de la parcelle et d'un ensemble de parcelles (territoire étudié), sur les bouquets de (dis)services fournis par la flore adventice (Figure 10).

Questions de recherche :

- Quel est l'effet de la stratégie agricole et de la localisation sur les antagonismes/synergies entre services et disservices à l'échelle spatiale de la parcelle et temporelle de la succession de cultures ?
- Comment l'assemblage de parcelles conduites en des stratégies diverses modifie les antagonismes/synergies à l'échelle du territoire ?

Matériels et méthodes mobilisés : A l'échelle de la parcelle, nous avons quantifié (i) la proportion de services rendus par l'interface en fonction de la stratégie, (ii) la valeur des services et (iii) leur variabilité inter-annuelle calculée à l'échelle de la parcelle (plein champ plus interface) sur les 6 années de relevés. Nous avons ensuite évalué l'effet de la stratégie agricole sur ces 3 variables, pour chacun des 9 proxys. Nous avons également évalué l'effet de la stratégie sur les compromis entre chaque paire de service/disservice. A l'échelle du territoire, nous avons simulé plusieurs assemblages de parcelles à l'échelle de la zone de Fénay, variant par le nombre de parcelles (donc la taille des parcelles et la proportion d'interface), le nombre de stratégies agricoles et leurs proportions relatives. A partir de ces simulations nous avons identifié et caractérisé les configurations présentant la meilleure multifonctionnalité (beaucoup de services, peu de disservices et une stabilité inter-annuelle élevée) à partir d'analyse de front de Pareto.

Résumé des résultats : A l'échelle de la parcelle, la contribution des interfaces à la fourniture de services, évaluée à l'échelle temporelle de la succession, ne varie pas entre stratégies. A l'échelle du territoire, l'augmentation de la proportion d'interface n'augmente pas la multifonctionnalité, car l'augmentation des services se traduit aussi par une augmentation des disservices. Cependant, l'augmentation de la surface d'interface tend généralement à augmenter

la stabilité inter-annuelle de la fourniture de (dis)services. Bien que les interfaces contribuent grandement (relativement à leur taille) à la valeur des proxys à l'échelle de la parcelle, l'augmentation de la surface d'interface à l'échelle du territoire semble avoir peu d'intérêt. A l'échelle de la parcelle, les stratégies agricoles les plus intensives (rotations peu diversifiées avec une utilisation importante d'herbicide et/ou de travail du sol), caractérisées en majorité par des communautés adventices peu riches et peu abondantes, ont des valeurs de (dis)services plus faibles, mais plus stables dans entre année de la succession, que les successions moins intensives. Enfin, à l'échelle du territoire, nous avons mis en évidence que les assemblages exprimant la multifonctionnalité la plus importante (peu de disservices, beaucoup de services, stabilité temporelle importante) sont caractérisés par la présence d'un grand nombre de stratégies en proportions équitables. Ceci semble donc suggérer l'existence de complémentarités dans la fourniture de (dis)services entre les différentes cultures et stratégies.

Portée des résultats pour la thèse : Ce chapitre est une première exploration des effets de la composition et de la configuration de la mosaïque de parcelles agricoles sur les (dis)services associés à la flore adventice. Les résultats obtenus suggèrent que dans des territoires agricoles comme celui de la zone de Fénay, où les systèmes agricoles conventionnels, bien que plus ou moins intensifs, dominant, les interfaces sont essentielles à la fourniture de services, malgré leur faible surface. Néanmoins, réduire la taille des parcelles et donc augmenter la proportion d'interface semble avoir peu d'intérêt pour augmenter la multifonctionnalité à l'échelle du territoire. Cela peut s'expliquer par le fait que les valeurs à l'échelle du territoire sont influencées par quelques parcelles dont le plein champ exprime des contributions très importantes (forte diversité, abondances). De plus, le chapitre V a mis à nouveau en avant l'importance de la culture qui pourrait ainsi expliquer l'effet bénéfique de la diversification des successions culturales (notion temporelle) observée dans ce chapitre VI, qui conduit à des territoires (notion spatiale) diversifiés. Enfin, le chapitre VI souligne que les territoires les plus multifonctionnels et stables dans leur fourniture de services par la flore adventice sont diversifiés et équilibrés en termes de stratégies agricoles. Ces aspects peuvent alimenter la conception de territoires multifonctionnels, du moins pour ce qui est des aspects relatifs aux (dis)services rendus par la flore adventice. Cependant, ces résultats encouragent des recherches prenant en compte explicitement la distribution spatiale des (dis)services au sein du territoire et l'intégration des effets d'interactions entre parcelles proches. En effet, avoir un territoire multifonctionnel tel que nous l'avons calculé, ne signifie pas qu'en tout point de l'espace les

services sont rendus, ce qui pourrait être un objectif de manière à ce que, par exemple, tous les agriculteurs bénéficient des services.

Ce chapitre fait l'objet d'une publication en préparation pour soumission à la revue *Landscape and Urban Planning*.

Crop management strategies and their distribution within landscapes affect the trade-offs between services provided by weeds

Séverin Yvoz ¹, Stéphane Cordeau ¹, Sandrine Petit ^{1*}

¹ Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.

* Corresponding author: sandrine.petit-michaut@inrae.fr; Tel. +33 3 80 69 30 32

In preparation for submission to *Landscape and Urban Planning*.

Abstract

There is a pressing need for research guiding the design and management of multifunctional landscapes that combine the delivery of production services and that of other ecosystem functions. Here, we estimated the multifunctionality of 826 weed communities recorded within a small territory using a set of nine indicators describing their contribution to crop yield loss, pollination and pest control. At a field scale, we quantified the intensity, inter-annual stability and the antagonisms/synergies between weed (dis)services in response to contrasting crop management strategies. We found that the flora of field edges had a strong contribution to the delivery of services, and this was little affected by the crop management strategy. Pareto front analyses indicated a general antagonism between low harmfulness and high service provisions but also revealed that some fields delivered interesting trade-offs, and this was only weakly explained by the crop management strategy. At the landscape scale, we explored the impact of the composition (crop management strategy) and landscape grain (field size) on weed multifunctionality, through the development of land-use mosaic scenarios. We identified a similar general antagonism between low harmfulness to crop and high services but also identified land use-mosaics that offered interesting trade-offs. The best trade-offs were obtained in land-use mosaics that combined all crop management strategies in even proportions, suggesting some form of complementarity between strategies. Fine-grained landscapes did not offer better trade-offs but slightly improved the inter-annual stability of services. These first results support the idea that diverse agricultural landscapes promote weed multifunctionality. Further research is needed to refine the spatial scales at which weed functions should be assessed.

Keywords: pollination, biological control, crop yield loss, multifunctionality, Pareto frontier

1. Introduction

The need for multifunctional landscapes which combine the delivery of production services and that of other ecosystem functions is now widely recognised (O'Farrell and Anderson, 2010). Understanding how the delivery of ecosystem services is affected by human activities at multiple scales has received increasing attention worldwide (Larsen and Noack, 2020; Nagendra et al., 2013; van Oudenhoven et al., 2012; Vialatte et al., 2019). In agricultural landscapes, land use intensity is a key factor affecting the delivery of ecosystem services, through changes in biodiversity, and notably its taxonomic and functional composition (Allan et al., 2015). The impact of land use on functional biodiversity often occur across different spatial scales (Duru et al., 2015). Farming systems drive biodiversity through practices located within the field (*e.g.* the crop and its borders), across the whole field (*e.g.* crop rotations) and across multiple fields (*e.g.* mosaics of land-use practices). The composition and spatial arrangement of mosaics of crop types and land-use practices can affect the ecosystem services multifunctionality at the landscape scale (Beillouin et al., 2020; Kremen and Miles, 2012). There is for example increasing evidence that agricultural diversification can enhance multiple ecosystem services (*e.g.* pollination, pest control, nutrient cycling) without compromising yields (Tamburini et al., 2020).

Among the biodiversity components of agroecosystems, arable weeds are increasingly recognised as key providers of ecosystem services (Blaix et al., 2018; Gaba et al., 2020). Although they can in some instances cause severe yield loss (Oerke, 2006) or harvest pollution (Mézière et al., 2015b), this flora is at the basis of many food webs (Pocock et al., 2012). For example, weeds were identified as important floral resources for pollinator (Bretagnolle and Gaba, 2015; Carvalheiro et al., 2011; Requier et al., 2015) or parasitoid community conservation (Araj and Wratten, 2015; Wäckers, 2004). Weeds also provide important seed resources for organisms that play a key role in the natural control of crop pests, such as carabid beetles (Honek et al., 2003; Petit et al., 2014) or farmland birds (Holland et al., 2006; Wilson et al., 1999). Arable weeds thus present negative and positive aspects that should be considered and assessed simultaneously (Davis et al., 2012). To date, there is however little quantitative data on the services provided by weeds and even less studies that consider multiple services (Blaix et al., 2018). Mézière et al. (2015a) modelled simultaneously weed harmfulness and weed biodiversity benefits in response to cropping systems and identified crop management strategies that minimized weed harmfulness while maintaining weed biodiversity benefits.

More recently, a weed multifunctionality assessment conducted at a regional scale suggested a lack of correlation between weed services and crop yield (Gaba et al., 2020).

Farming management is a key factor affecting weed multifunctionality at various spatial scales. Within a field scale, weeds occurring at the field edge differ in composition (Fried et al., 2009b) and are usually less impacted by farming practices from those occurring in the core of the field (Pinke et al., 2012). Field edge weed communities are richer, more functionally diverse than their field core counterparts (Fried et al., 2009b; José-María et al., 2013). Besides, within weed species, plants located in field edges tend to produce more floral and seed resources, and for longer periods, than plants located in the field core (Yvoz et al., 2020a). Weed communities of field edges could thus have an important impact on the ecosystem services provision at the field scale. Across the whole field, the crop type and more specifically its sowing date (Fried et al., 2008; Gunton et al., 2011) and individual practices such as the tillage regime (Cordeau et al., 2017c; Trichard et al., 2013), or herbicide use (Hyvönen, 2007; Markéta et al., 2018) explain a significant part of the weed community composition. Because most weeds are annual plants, these effects are cumulative over successive years (Adeux et al., 2019a; Alignier et al., 2013; Fried et al., 2008). The crop sequence and its associated management practices create conditions that differentially influence species emergence, survival, and growth (Torsten and Milberg, 1998; Ulber et al., 2009; Sosnoskie et al., 2006). Different cropping systems thus result in different weed flora and this could translate into different sets of ecosystem services (Mézière et al., 2015a).

Beyond the scale of individual fields, the composition and spatial organisation of cropping systems within the landscape mosaics may be important to consider when evaluating ecosystem services provided by weeds. One reason is that the spatial extent at which ecosystem services emerge and operate can be broad, and often beyond the spatial boundaries of individual fields. For example, some ecosystem service providers such as pollinators or organisms regulating crop pests are mobile organisms (Begg et al., 2017). This implies that the trophic resources provided by weeds within one particular location in the agricultural landscape can translate into the delivery of pest control service in another location within the same landscape (Alignier et al., 2014; Rusch et al., 2016). The landscape is also an organizational level where different ecosystems and stakeholders interact (Vialatte et al., 2019). The landscape scale thus generally stands out as the appropriate scale to manage ecosystem services.

In this study, we examined the impact of farming management at different spatial scales on the contribution of weeds to multiple services and on the trade-offs between those services. We based our analysis on agronomic and field edge and field core weed data collected over six

consecutive years in 97 contiguous fields of an arable landscape located in eastern France. We estimated the contribution of the surveyed weed communities to pollination, pest control and harmfulness to the crop. At the field scale, we examined the relative contribution of the field edge weed flora compared to the field core flora to the provision of ecosystem services and assessed the impact of the crop management strategy on the delivery and stability of services and the trade-offs between different pairs of (dis)services. We hypothesised that less intensive crop management strategies (diversification of the rotation and low intensity of weed management practices) will express the highest ecosystem services multifunctionality and that field edge communities will play an important part on the multifunctionality at the field scale. At the landscape scale, we explored through simulation to what extent the complementarity of the crop management strategies and the size of arable fields affects the delivery and stability of ecosystem services. We hypothesised that land-use mosaics mainly composed of the best crop management strategy and with smaller fields will result in enhanced service provision by weeds and better trade-offs between services.

2. Material and methods

2.1 Study site, crop management and weed data

2.1.1 Study site

This study focuses on data from the Fénay study site, an area of contiguous fields (~950 ha) located near Dijon in eastern France (47°13'N, 5°03'E). The weather is characterised by continental climate conditions with an average temperature of 10.7°C and an average precipitation of 744 mm per year, mainly in winter. Arable land represents 70% of the area, the remaining land use being woods and urban (small villages). Arable land is composed of 108 fields, which size vary between 0.46 ha and 43 ha and is 7.9 ha on average, Figure VI.1). Crop rotations are generally based on a three-years succession (*i.e.* winter oilseed rape or mustard / winter wheat / winter or spring barley), but some diversification crops (*e.g.* soybean, sunflower or maize) can be added, representing 15 to 20% of the cropped area every year.

2.1.2 Crop management strategies

Since 2004, all farming practices applied on the fields are collected every year via interviews with farmers. A previous study (Yvoz et al., 2020b) identified eight crop management strategies over the area, based on a classification implemented on fourteen indicators describing the rotation diversification and the intensity of the main annual practices

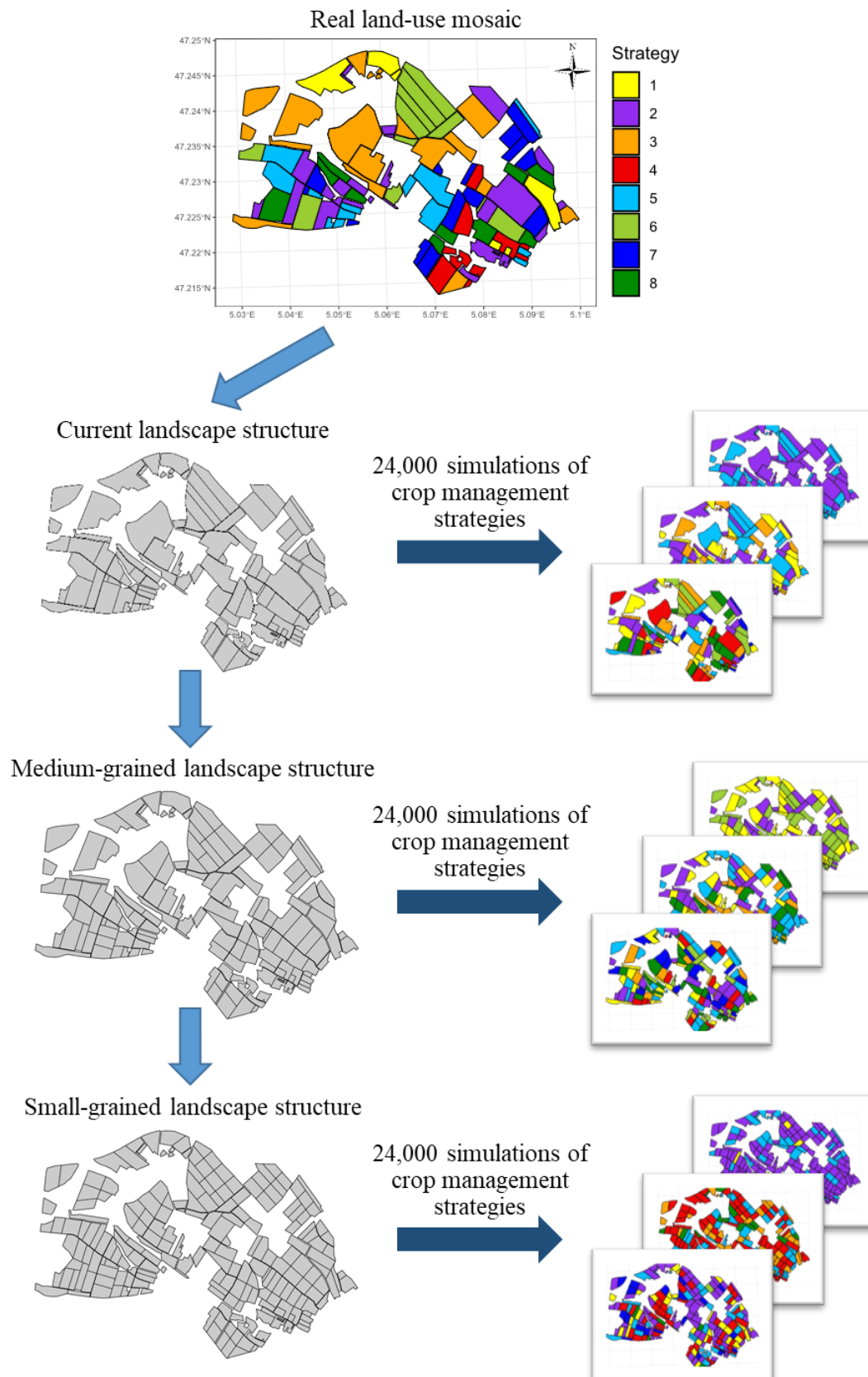


Figure VI.1: Illustration of the simulation scheme developed in this study. Based on the real land-use mosaic of the Fénay area, we defined three landscape structures. For each structure, we simulated 24,000 crop management strategy assemblages varying by the number of strategies and their proportions.

(*e.g.* tillage, fertilisation, pesticide used). The eight strategies are described in Table VI.1. Crop diversity was the dominant factor that discriminated strategies, with S1, S2 and S3 expressing a low level of crop diversity, S4 and S5 intermediate level of crop diversity and S6, S7 and S8 a high diversity of crops. The intensity of tillage and herbicide use were also important factors that shaped the classification of fields. S2 and S4 are characterised by a high intensity of tillage, especially ploughing, and a low herbicide use. S1 and S3 implement intermediate to high level of both tillage and herbicide. S6 and S8 implement little tillage, but they rely on a high use of herbicide. S5 is characterised by no ploughing tillage systems with a high use of herbicides. Finally, S7 is associated with a low herbicide use and a low ploughing frequency.

Table VI.1: Summary description of the eight farming strategies and of the weed communities observed in the 97 fields. “Short/Intermediate/Diversified” refers to the number of crops in the crop rotation. + intensity of the practice higher than the mean, +/- intensity close to the mean, - intensity lower than the mean. FC: field core, FE: field edge.

Crop management strategy		Farming practices					Weed community	
Code	Name	Crop diversity	Herbicide use	Tillage intensity	Ploughing frequency	Number of fields	Mean annual weed richness (FC / FE)	Mean annual weed abundance [ind.m ⁻²] (FC / FE)
S1	Chemical-based short rotation	-	+	+/-	+/-	5	8.6 / 14.5	37.4 / 33.7
S2	Ploughing, chemical-based short rotation	-	-	+	+	23	4.6 / 14.7	4.6 / 34.4
S3	Tillage, chemical-based short rotation	-	+/-	+	+/-	21	5.1 / 17.6	6.7 / 29.4
S4	Ploughing, chemical-based intermediate rotation	+/-	+/-	+/-	+	8	4.6 / 15.8	5.0 / 32.4
S5	Tillage, herbicide-based intermediate rotation	+/-	+	+	-	9	5.6 / 18.1	11.3 / 39.8
S6	Medium range inputs diversified rotation	+	+/-	-	+/-	7	6.8 / 16.1	8.2 / 33.0
S7	Low inputs, reduced tillage diversified rotation	+	-	+/-	-	17	6.5 / 17.4	16.7 / 38.3
S8	Herbicide-based reduced tillage diversified rotation	+	+	-	-	7	5.2 / 13.8	4.2 / 25.4

2.1.3 Weed survey

Between 2008 and 2013, the weed flora was surveyed annually in 97 fields, a sample which covered the eight crop management strategies described above. The number of surveyed fields ranged between 7 and 23 per strategy (Table VI.1). Weed survey methodology is described in Yvoz et al. (2020a). Survey was conducted in the end of March for winter crops (*e.g.* winter wheat, winter barley, winter oilseed rape), in April for spring crops (*e.g.* spring barley, spring peas) and in June for summer crops (*e.g.* sunflower, soybean, maize). As described in Yvoz et al. (in prep.), we regrouped the 12 crops observed over the 2008-2013 period and the 97 fields, into six crop types (winter oilseed rape, winter mustard, winter wheat, winter barley, spring barley and soybean). Winter wheat represented in average 39% of the fields, winter barley 16.8%, winter oilseed rape 17.4%, winter mustard 10.8%, spring barley 9.8% and soybean 6.2%. In the field core, weeds were surveyed following a “W” pattern within a 2000 m² area (40 m by 50 m) located in at least 20 m from the grass margin. In the field edge (the narrow area between the first row of the crop and the boundary), weeds were surveyed within a 50 m transect located in front of the core area. In both locations, weed species were identified at the species level (except for 16 taxa) and their cover was estimated visually using 6 cover classes (Barralis, 1976) that was then translated into weed density by using the middle of each cover class (0.0005, 0.5, 1.5, 11.5, 35.5, and 75.5 individuals.m⁻², respectively). Although weed data was recorded in each field for the six years, we identified 338 weed records that took place before all weeding operations had been conducted in the fields and we discarded those. We thus analysed between 3 and 6 annual data for each of the 97 fields, representing a total of 826 weed community data (413 in each within-field location) containing 155 weed species. The mean annual weed richness and abundance within each of the eight strategies are presented in Table VI.1.

2.2 Estimation of the weed contribution to ecosystem (dis)services

We estimated nine proxies of weed services and disservices for the 826 weed communities using a methodology developed in a previous study (Yvoz et al., in prep.). Three proxies refer to the weed contribution to the service of pollination, three to the service of pest control and three to weed harmfulness (Table VI.2). These proxies were built in a way to estimate the weed species contribution at the organ and the plant level, based on traits describing the species characteristics and their responses to the growing conditions. For each of the 155 weeds species recorded in the studied area, we thus estimated the nine proxies for each existing

combination of crop type x within-field location. Proxy values at the community level were calculated multiplying values at the plant level by the abundance of each species.

Table VI.2: The nine proxies used to assess the contribution of weeds to the three (dis)services. Proxys were evaluated by using intrinsic weed species characteristics (weed traits: WT) and variables that varied within individual species according to where the plant grows (crop type, field edge or field core) (growing conditions: GC, in italics). The details of the equations can be found in Yvoz et al. (in prep.).

(Dis)service	Proxy code	Proxy name	Weed characteristics used to estimate the proxy
Pollination	Pol1	Weed contribution to bees	WT: Pollination value of weed species per pollinator type (Ricou et al., 2014); Flower diameter <i>GC: Mean number of flowers per plant</i>
	Pol2	Weed contribution to bumblebees	
	Pol3	Weed contribution to hoverflies	
Pest control	PCont1	Weed contribution to farmland birds	WT: Seed lipid content, Seed mass <i>GC: Mean number of seeds per plant</i>
	PCont2	Weed contribution to carabid beetles	WT: Seed lipid content, Seed mass, Seed availability (size) <i>GC: Mean number of seeds per plant</i>
	PCont3	Weed contribution to parasitoid wasps	WT: Nectar quantity, Flower form, Corolla depth; nectar availability, Quantity of extra-floral nectar <i>GC: Mean number of flowers per plant</i>
Harmfulness for crop production	Harm1	Weed competition against crop	<i>GC: Germination and Flowering period synchrony, Relative height, Ellenberg.N and SLA of the weed compared to the crop, Success to reach the adult stage</i>
	Harm2	Weed contribution to harvest difficulties	WT: Maximum height <i>GC: % of plants still green at harvest, Synchrony between weed flowering period and crop harvest</i>
	Harm3	Weed contribution to seedbank replenishment	WT: Seed longevity <i>GC: Mean number of seeds per plant</i>

To represent the provision of (dis)services at the entire field scale, we summed the proxy values calculated for the field core and the field edge, weighted by the proportional acreage of the two locations in the field (Eq. VI.1). The area covered by the field edge was based on field measurements and varied between crop types, *i.e.* 25 cm in cereal crops and 45 cm in winter oilseed rape, mustard and soybean. The proxy values were thereby representative of the entire field and expressed per square meter.

$$Proxy_{Field} = Proxy_{Field\ edge} * \frac{Area_{Field\ edge}}{Area_{Field}} + Proxy_{Field\ core} * \frac{Area_{Field\ core}}{Area_{Field}} \quad \text{Eq. VI.1}$$

We then evaluated the intensity and the stability of the (dis)service intensity at the pluriannual scale, *i.e.* the six years of survey (from 2008 to 2013). For the 338 missing surveys, we attributed the mean value of the proxies estimated for the same crop type in another year in the same field (216 cases), or in another field conducted under the same crop management strategy if no proxy value of the same crop type was available for the same field (122 cases). Intensity was estimated by the mean proxy values over the six years. Stability was estimated by a coefficient of variation over the six years of survey.

2.3 Data analysis

All statistical analysis were implemented with the R software (R Core Team, 2019).

2.3.1 Weed multifunctionality and trade-offs at the field scale

We evaluated the effect of the crop management strategy on the mean value of each proxy, on the relative contribution of field edges and on the inter-annual stability of service provision at the field scale. To analyse the mean value and the inter-annual stability, we applied linear models (LM) helped to the *lm* function from the [lme4] package. Mean proxy values were log transform prior to analysis. Concerning the relative contribution of field edge to the field values, we applied a generalized linear model (GLM) following a beta regression, using the *glmmTMB* function from the [glmmTMB] package. Main effects of the three models were tested by a type II ANOVA applied with the *Anova* function from the [car] package. Differences between crop management strategies were evaluated using least significant differences (*p*-values < 0.05) with the *emmeans* function from the [emmeans] package and the *cld* function from the [multcomp] package.

To assess trade-offs between (dis)services, we first standardized the nine proxies. Thus, each proxy value was divided by the maximum value it had in the dataset so that each proxy ranged between 0 and 1. Pollination and Pest control were estimated by averaging their

respective three proxies. We retained the three proxies for Harmfulness (as we considered that none of the three proxies could be too high for a farmer) and we inversed the scale (*i.e.* a high value for a harmfulness proxy = low harmfulness). Then, we evaluated trade-offs between the six associations of service and disservice (*i.e.* Pollination or Pest control x Harm1, Harm2 or Harm3). Thus, for each of the six pairs of proxies, a Pareto frontier was built in a way to identify the fields with optimal values for the two proxies (Lafond et al., 2017). For each field, we search if it exists at least another field with equal or higher values for both proxies (Figure 3). If it does not exist, the field is on the Pareto frontier. Thus, for each field located on the Pareto frontier, there is no other field with a higher service value that does not increase the disservice value. We then used additional criteria to select the fields that we considered as optimal for each pair of proxies. First, we added fields that were not on the front but very close (maximum distance to the front equal to 0.2). Then, we removed fields located on the front when weed harmfulness was too high (*i.e.* Harm1, Harm2 or Harm3 higher than 0.5), or when proxies for pollination and pest control were below the third quartile of the proxy distribution.

For the six trade-offs between pairs of services and disservices, we then characterised the fields identified as optimal compared to the others, by a one-way analysis of variance (p -values < 0.05) using the *catdes* function from the [FactoMineR] package. We thus analysed the repartition of the crop management strategies within the subset of fields with optimal trade-offs.

2.3.2 Effect of field size and land-use allocation on weed multifunctionality and trade-offs at the landscape scale

2.3.2.1 Land-use mosaics scenario

Based on the current landscape structure of the Féney platform (composed of 108 fields from 0.46 ha to 43 ha and 7.9 ha in average, Figure VI.1), we built a diversity of landscapes associating between 1 and 8 strategies in various proportions. We created 24,000 landscape simulations (3,000 for each association of 1 to 8 strategies). For each landscape simulation, we first defined the number of strategies that will be present in the landscape, between 1 and 8 (call hereafter y). Then, we randomly chose the y strategies and randomly attributed a proportion for each of them. We checked that the eight strategies were evenly distributed among each group of 3,000 landscape simulations (Supp. Table VI.1). Then, for each field of the landscape, we randomly attributed a strategy (weighted by their attributed proportions) and chose a combination of proxies associated with this strategy (among the 97 studied fields). The proxy values at the field scale were adapted to the field size, considering the proportion of field core

and edge. Finally, we calculated the total proxy values at the landscape scale multiply the proxy values at the field scale by the area of each field.

In a second step, we created two other landscape structures by dividing the largest fields into smaller fields (Figure VI.1). Thus, we created a landscape structure composed of 140 fields (medium-grained landscape) from 0.46 ha to 20.1 ha (average 6.1 ha) and another composed of 204 fields (small-grained landscape) from 0.46 ha to 10.4 ha (average 4.2 ha). For these two landscape structures, we also simulated 24,000 land-use mosaics. In total, 72,000 land-use mosaics were studied, differing by the field size and the proportion and number of management strategies (the distribution is presented in Supp. Figure VI.1).

2.3.2.2 Identification of land-use mosaics with the highest ecosystem (dis)services multifunctionality

For each land-use mosaic scenario, we estimated the average values of pollination service (Pol) and of pest control service (PCont) at the landscape level and retained the lower of the two that we called Service. Similarly, we only retained the lowest values of the three disservice proxies (Harm1, Harm2 and Harm3), that we called Harm. By this methodology, we assure that there is no possible compensation between services or between disservices. Concerning the inter-annual stability of the proxy values, we defined the variable CVRot as the highest value of the nine calculated inter-annual coefficients of variation. For each year, we calculated the intra-annual coefficients of variation for the six proxies of services, which we then averaged over the six years. Then we defined, CVAnn as the highest value of coefficient of variation between the six proxies. Finally, we defined CV as the maximum value between CVRot and CVAnn.

Based on these three variables (Service, Harm and CV), we identified land-use mosaics with the highest multifunctionality. Harm and CV were reversed prior to analysis to favour the highest values and the three variables were linearly rescale between 0 and 1 using the *rescale* function from the [scale] package. We implemented a Pareto frontier analysis on the three variables calculated over the 72,000 land-use mosaics. We identified landscapes on the Pareto frontier and categorized them in homogeneous groups based on the mean field size, the number of strategies and the proportion of the area cover by the eight strategies. Thus, we applied a Hierarchical Clustering Analysis (HCA) following a Principal Component Analysis (PCA) on these ten variables with the *HCPC* and *PCA* functions from the [FactoMineR] package. Then, we characterised these landscape groups regarding the ten variables with a one-way analysis of

variance. Finally, we studied the distribution of the Harm, Service and CV values within the identified groups, with a one-way analysis of variance.

2.3.2.3 Effect of the proportion of field edge on the ecosystem (dis)services multifunctionality

For each of the 24,000 land-use mosaic scenarios built on the current landscape structure, we created the scenario having the same composition but with the small-grained landscape (Supp. Figure VI.2). Thus, each pair of scenarios only differs by their area of field edge. We calculated Harm, Service and CV for the 48,000 scenarios and rescale the three of them between 0 and 1. Then, for the 24,000 pairs, we calculated the contribution of the increase of the field edge area on Harm, Service and CV values, that we called Diff_Harm, Diff_Service and Diff_CV (Eq. VI.2). Finally, we analysed the value distributions of these three variables and compared the mean difference to zero by Student's t-tests (*t.test* function).

$$Diff_Proxy = \frac{Proxy_{Small\ grained\ structure} - Proxy_{Current\ structure}}{Proxy_{Current\ structure}} \quad \text{Eq. VI.2}$$

3. Results

3.1 Effect of the crop management strategy at the field scale

Results of the effect of the crop management strategy on the intensity, inter-annual stability and the relative field edge contribution of the nine proxies, over the 2008-2013 period, are described in Table VI.3. Crop management strategy has a significant impact on the intensity of Pol2, Pol3 and Harm1 (S1 > S2 and S3), PCont3 (S1 > S8, S6, S4 and S7) and Harm2 (S4 and S7 > S2). Even if not significant, we observed a general tendency within the four other proxies, with higher values in S1, S4 and S8 than in S2 and S3. The contribution of field edges to the field scale values of proxies varied according to the proxy and was often above 20%, despite the small acreage it covers within each field. It appeared little affected by the crop management strategy, except for Harm2 (higher in S2 than in S7), with a similar trend for Harm1. We also observed a trend for the other proxies, with a lower field edge contribution in S1, S4 and S6 compared to S2, S3 and S7. The mean inter-annual stability varied between services. Crop management only significantly affected the coefficient of variation of PCont1 and PCont2 (S1 and S5 < S8) and of Harm2 (S2 and S5 < S8). There was however a general trend towards S1, S2 and S5 expressing lower coefficient of variations than S8, S4 and S6 (except for PCont3).

Table VI.3: Intensity, relative contribution of field edge and inter-annual stability of the field scale proxies and their response to crop management strategies. P-values in bold are significant (< 0.05), ns: p-value > 0.1. CV: inter-annual coefficient of variation

Proxy	Intensity		Field edge contribution (%)		Stability (CV)	
	Mean value (standard deviation)	Effect of the strategy (p-value)	Mean value (standard deviation)	Effect of the strategy (p-value)	Mean value (standard deviation)	Effect of the strategy (p-value)
Pol1	263715 (448260)	ns	0.23 (0.27)	ns	1.49 (0.50)	<0.1
Pol2	18883626 (87585859)	<0.05	0.21 (0.29)	ns	1.69 (0.53)	<0.1
Pol3	6176011 (15329930)	<0.05	0.21 (0.30)	ns	1.75 (0.50)	<0.1
PCont1	138414 (238432)	ns	0.24 (0.29)	ns	1.49 (0.54)	<0.05
PCont2	106935 (198837)	ns	0.24 (0.28)	ns	1.46 (0.52)	<0.05
PCont3	1920 (4041)	<0.01	0.21 (0.27)	ns	1.49 (0.53)	ns
Harm1	1.71 (2.66)	<0.05	0.13 (0.15)	ns	1.14 (0.48)	<0.1
Harm2	95.0 (247.4)	<0.01	0.19 (0.22)	<0.01	1.38 (0.54)	<0.01
Harm3	11426 (14566)	ns	0.24 (0.30)	ns	1.44 (0.53)	ns

In the 97 fields, we observed a general antagonism between proxies representing weed harmfulness and those representing weed contribution to pollination and pest control (Figure VI.2). However, the variability among these relationships allowed to identify fields expressing optimal trade-offs.

When considering independently each of the six trade-offs (Supp. Table VI.2), we detected no significant effect of the crop management strategy (p-values > 0.05). However, we observed that S6 was never associated with the optimal trade-offs, while S1, S3 and S4 were highly associated with all optimal trade-offs. S5 was mainly associated with trade-offs containing the pollination service, while S7 and S8 were more associated with trade-offs with the pest control service. S1 and S2 seemed also more associated with trade-offs with Harm2. When considering all six trade-offs, we identified six groups of fields that shared the same optimal trade-offs (Table VI.4). Sixty-four fields were associated with none of the optimal trade-offs (Group1). The other fields were associated with several optimal trade-offs. Seven fields were associated with the two trade-offs with Harm2 (Group2), four with the trade-offs with Harm2 and Harm3 (Group3), nine with the three trade-offs with the pollination service

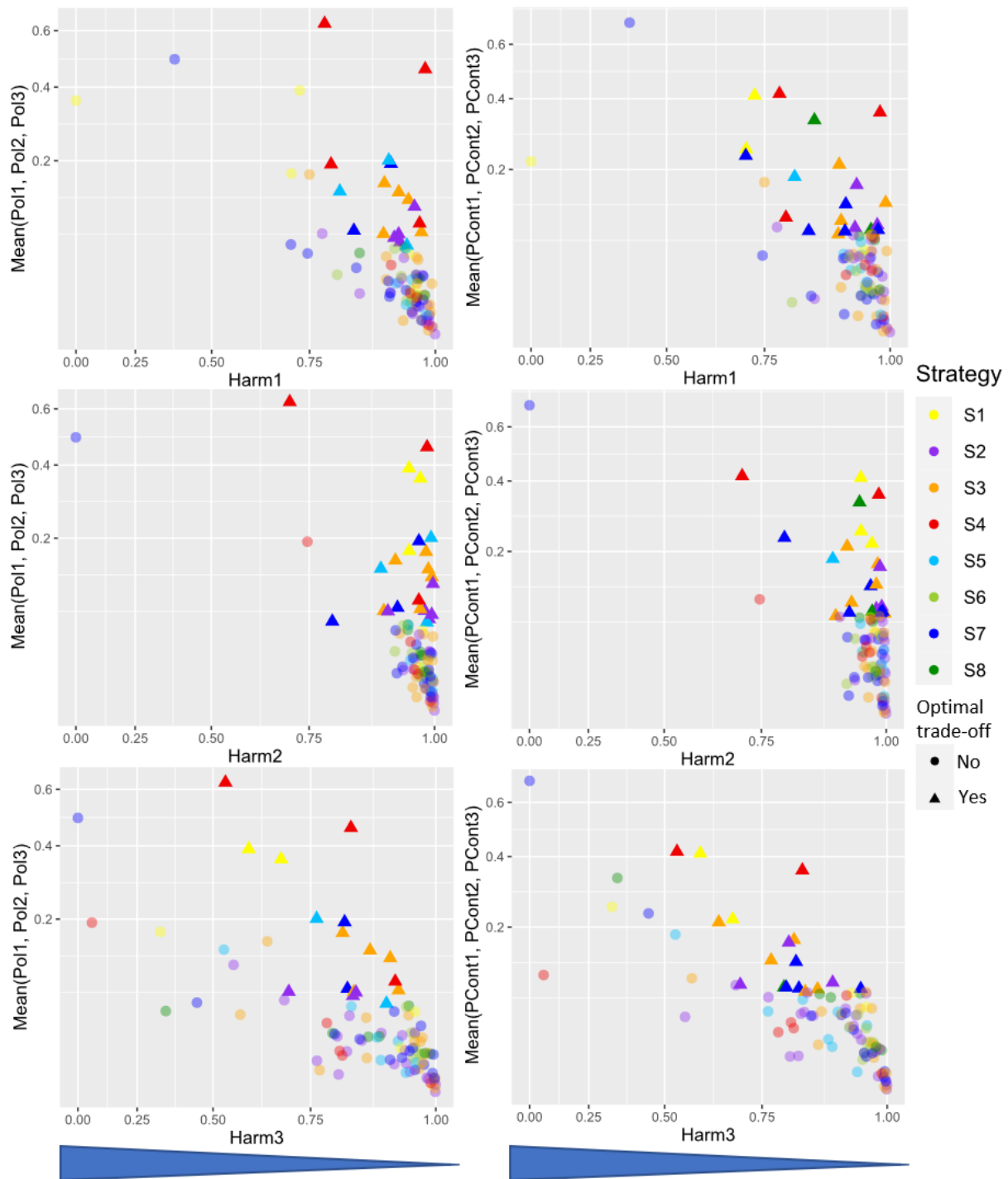


Figure VI.2: Trade-offs between the three proxies of weed harmfulness and the contribution of weeds to Pollination and Pest control services for the 97 fields. Each point represents a field, the colour represents the crop management strategy. Fields that deliver optimal trade-offs are represented by triangles. Proxy values are expressed as a proportion of the maximum value. Disservices proxies (Harm1, Harm2 and Harm3) were reversed prior to analysis.

(Group4), seven with the three trade-offs with the pest control service (Group5) and six with the six studied trade-offs (Group6). As for the individual trade-offs, no significant association with the crop management strategy was identified. However, we can identify some relationships between the trade-off associations and the crop management strategies (Table VI.4). Group6 is only associated with S3, S4 and S7 and Group5 is mainly associated with S8, S3 and S7. Group4 is mainly associated with S2, S3 and S5 and Group3 is only composed of S1, S2, S4 and S3. We did not identify specific association between crop management strategies and Group2.

Table VI.4: Description of the six associations of optimal trade-offs between pairs of service and disservice and distribution of the fields of each strategy between the six associations of optimal trade-offs.

Groups of fields	Nb of fields	Optimal trade-offs achieved	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
Group1	64	No optimal trade-off	0.40	0.70	0.57	0.50	0.67	1	0.71	0.71
Group2	7	Harm2 / Pol and PCont	0.20	0.04	0.05	0.13	0.11	0	0.06	0.14
Group3	4	Harm2, Harm3 / Pol and PCont	0.40	0.04	0.05	0	0	0	0	0
Group4	9	Harm1, Harm 2, Harm3 / Pol	0	0.13	0.14	0.13	0.22	0	0	0
Group5	7	Harm1, Harm 2, Harm3 / PCont	0	0.09	0.10	0	0	0	0.12	0.14
Group6	6	All six trade-offs	0	0	0.10	0.25	0	0	0.12	0

3.2 Effect of the land-use mosaics on weed multifunctionality

Out of the 72,000 simulated land-use mosaics, we identified 330 mosaics presenting optimal combinations of Harm, Service and CV values (Figure VI.3) that could be classified into three groups (Table VI.5). Group A gathered landscapes with weed communities that were little harmful (mean Harm = 0.92) but also presented low values for Service (0.14). Group C was characterised by higher weed harmfulness (mean Harm = 0.56) but also higher values for Service (0.71). The inter-annual stability of Harm and Services was quite low in group C (0.57) but high in group A (0.8). Groups A and C were characterised by a low number of strategies (respectively 2.5 and 3.1 on average), with a low proportion of S8, S7, S5 and S2. However, Group A was mainly composed of S3 and S6, while Group C was mainly composed of S4 and S1. Group B had intermediate values for both Service and Harm (respectively 0.31 and 0.77) but their values were more stable over time (CV = 0.79). It was characterised by a high number of crop management strategies (6.4 on average), with a relatively equitable representation of the eight strategies (even if S7, S8 and S3 were a bit less represented). Interestingly, the current

landscape structure was over-represented within the three groups, although to a lesser extent in Group B than in the other two groups.

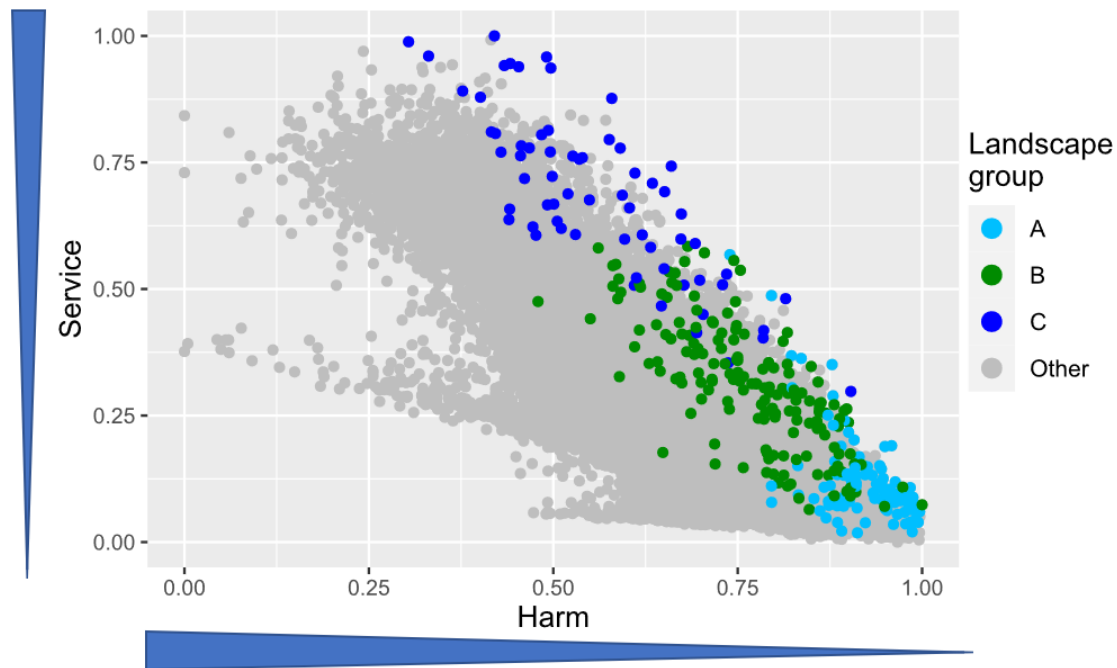


Figure VI.3: Distribution of the three identified landscape groups along the Pareto frontier built on the Service, Harm and CV variables for the 72,000 landscapes simulated. Proxy values were linearly rescaled from 0 to 1 and Harm and CV were reversed.

Table VI.5: Structural and compositional properties of the three landscape groups located on the Pareto frontier. Each landscape group is characterised by the % of simulated landscape within each of the three landscape grains, the average number (standard deviation) of strategies in the landscape and the average percentage (standard deviation) of the area covered by the eight crop management strategies.

Landscape group	A	B	C	Total
Number of landscapes	100	165	65	72000
Structure				
% current landscape	57	45.5	75.4	33.3
% medium-grained landscape	31	27.9	21.5	33.3
% small-grained landscape	12	26.7	3.1	33.3
Composition				
Number of Strategies	2.5 (1.1)	6.4 (1.5)	3.1 (1.4)	4.5 (2.3)
% cover S1	0.6 (2.4)	13.5 (8.0)	27.8 (20.1)	12.5 (18.9)
% cover S2	13.3 (24.3)	11.6 (10.2)	1.6 (5.9)	12.5 (18.9)
% cover S3	48.7 (34.1)	8.3 (8.6)	4.3 (8.8)	12.5 (18.9)
% cover S4	4.2 (10.6)	18.1 (10.2)	52.2 (24.6)	12.5 (18.9)
% cover S5	4.0 (10.1)	14.9 (13.9)	3.8 (9.4)	12.5 (18.9)
% cover S6	28.9 (26.8)	20.1 (15.1)	8.4 (14.4)	12.5 (18.9)
% cover S7	0.2 (1.5)	7.5 (8.1)	0.9 (3.6)	12.6 (18.9)
% cover S8	0.0 (0.2)	6.1 (6.7)	1.1 (3.3)	12.5 (18.8)

The comparison of service estimates between the current and the small-grained landscape structure (all other things being equal, *i.e.* same proportional cover of the different strategies) is presented in Figure VI.4. It shows that when the field size is decreased, weed harmfulness tends to be increased (lower Harm values) whereas the Service is increased. However, albeit significant, these changes were of limited magnitude, *i.e.* Harm was decreased by 1.3% (median = 1.1%) and Service increased by 1.1% (median = 0.9%) in average. There were also significant changes in the stability of services to reduced field size, but quite variable (mean = 0.3% and median = 0.2%), with enhanced stability of services in small-grained landscapes in 72.5% of the cases.

4. Discussion

Our study provides quantitative estimates for still largely undocumented key functions in agroecosystems, the potential contribution of weed communities to (dis)services. We also posit here that the intensity, stability and trade-offs between services would respond to farming management at two spatial scales. Our results confirm that overall, there is a synergy between weed harmfulness to crops and weed contribution to pollination and pest control services, both at the field and at the landscape scales. However, our estimates also highlight that some field scale crop management strategies, and some spatial associations of these strategies within a land-use mosaics can deliver interesting trade-offs, optimising the provision of services while limiting the increase of weed harmfulness to crops.

4.1 Effect of the crop management strategy on weed multifunctionality at the field scale

Our results indicate that crop management strategy conducted in individual fields affected all nine individual proxies analysed, with an effect either on their mean intensity, or on their stability across the six years, and sometimes on both. We also found that the field edge contribution to the proxy values at the field scale was substantial in all situations, and generally quite high in simple rotations dominated by winter cereals (S2 and S3). Cereal crops are really competitive, which leads to low annual weed richness and abundance in field core. The higher field edge contribution could thus be linked to the lowest intensity of the farming practices applied on the edge of the field (Pinke and Gunton, 2014).

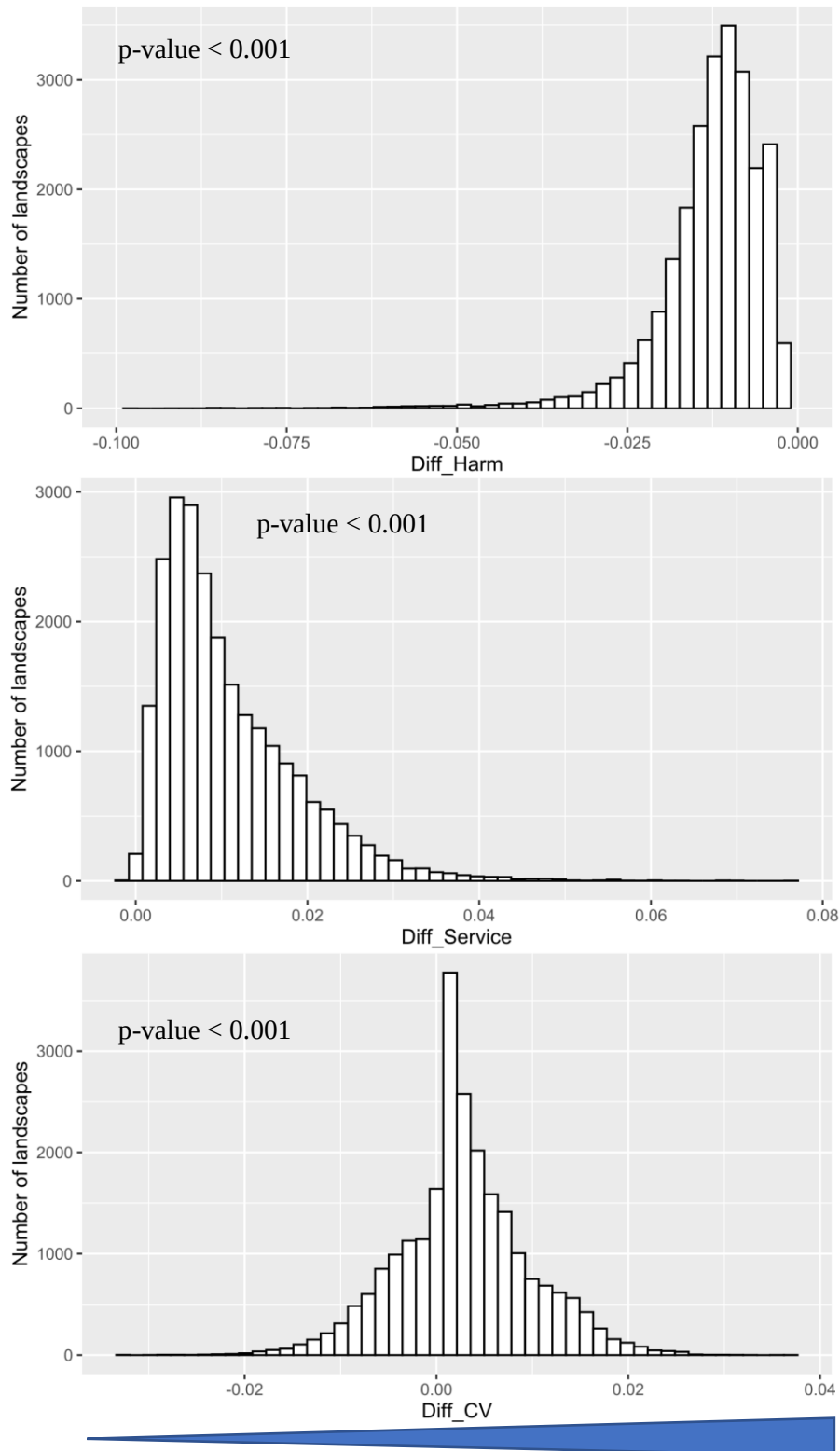


Figure VI.4: Effect of the increase of the field edge area on the proxy values at the landscape scale. Diff_Harm, Diff_Services and Diff_CV represent the difference between the small-grained landscape and the current landscape structure values, divided by the current landscape structure value (respectively for Harm, Service and CV). The calculation was implemented on each of the 24,000 land-use mosaics based on the current landscape (Supp. Figure VI.2). Harm and CV were reversed prior to calculation, thus higher values mean lower harmfulness and higher stability. Mean difference to zero were analysed by a Student's t-test.

The main factor underlying the classification of farming practices into the eight farming strategies studied here was crop sequence diversity (Yvoz et al., 2020b). Our results indicate that strategies associated with simple crop rotations expressed lower values of services and harmfulness to the crop. This was true for S2 and S3, but S1 was a notable exception. S1 encompasses fields conducted under the simplest rotations with almost exclusively winter crops. Simple crop sequences can lead to the selection of few very competitive weed species (Boström and Fogelfors, 2002) and often a higher risk of weed control failure. This was the case here in S1, with a surprisingly high level of annual weed abundance the core of fields, and thus levels of services that could be high in some fields. There was less weed control failure in S2 and S3, possibly because these strategies included a high intensity of tillage which could have helped controlling weed abundance (Ball, 1992). Our results also highlight that S4 and S8 tended to express high values of services. S4 and S8 integrate more diversified successions with a low proportion of winter crops compared to the average succession in the study area, and the highest proportion of summer crops (> 20%) which generally have the highest proxy values in the study area (Petit et al., submitted). In addition, these two strategies were characterised by a low ploughing frequency (S8) and a low herbicide use (S4), *i.e.* two major practices affecting weed communities. When considering the inter-annual stability of services over the crop succession, our results suggest that strategies with a high proportion of winter crops (S1, S2 and S5) have a high stability, while successions with more spring and summer crops (S4, S6 and S8) are more variable. This is not surprising and reflects the fact that the various crops of the rotation contribute differently to the ecosystem service provision (*e.g.* soybean vs winter wheat). Finally, our analysis of trade-offs between pairs of services and disservices shows that fields presenting the six trade-offs are more associated with strategies characterised by a low use of herbicides and a low proportion of winter crops in the crop sequence (S4 and S7), and abundant and even weed communities. However, overall, we only detected a weak effect of the crop management strategy on weed multifunctionality. This could be explained by the relatively low contrast between the management strategies and by the overall very efficient control of weeds by farmers in the area, resulting in generally low species richness and abundance (Quinio et al., 2017). Even if farmers implement various farming practices, they all have a common goal, to control the weed flora. Thus, the eight strategies only reflect the substitution effect that exists between various weeding practices (Bürger et al., 2012; Colbach and Cordeau, 2018), but it does not translate into significantly different functional weed communities. Indeed, our eight strategies slightly differ, and are quite close to the conventional one, if we compare to the farming systems generally prospected as the organic farming (Sandhu et al., 2010; Wortman et

al., 2010), conservation agriculture (Chabert and Sarthou, 2020; Trichard et al., 2013) or extensively managed farming (Pinke and Gunton, 2014; Schumacher et al., 2020). Organic and extensively managed farming, associated with richer and more abundant weed communities could contribute to a higher service provision (Holzschuh et al., 2008). Besides, the reduction of nitrogen fertilisation favour potentially rare arable species (Romero et al., 2008), generally less competitive to the crop. The increase of the flower diversity in organic fields (Holzschuh et al., 2006) could also contribute to a longer flowering period and thus a higher services stability over the year. However, organic farming generally leads to yield reduction. Concerning the conservation agriculture, Trichard et al. (2013) showed that it favours monocotyledon and perennial weed species, which invest more energy in roots systems than in seed production. Thus, the contribution to carabid and farmland bird conservation could be lower. However, some perennial species as *Daucus carota* or *Heracleum sphondylium* could be very beneficial to pollinators and parasitoids. Finally, as it still use herbicide, conservation agriculture could be an interesting way to optimise trade-offs between ecosystem services provision and crop production (Mézière et al., 2015a).

4.2 Effect of landscape-scale mosaics of strategies on weed multifunctionality

The Pareto frontier analysis highlighted three groups of land-use mosaics that offer interesting trade-offs between weed harmfulness and weed services. One group expresses low values of services and harmfulness, and would fit situations of a low acceptability by farmers of weed harmfulness. The land-use scenarios leading to this situation are dominated by S3 and S6, two strategies with an herbicide use slightly over the mean and weed communities with a low species richness and abundance. A second group of land use mosaics delivers high values for both services and harmfulness and is mainly composed of S1 and S4, two strategies that are quite different and discussed in the previous section. Both strategies are characterised by the presence of weeding failure (especially S1), as shown by the high variability of proxy values, meaning that the services contribution is highly variable over time. S4 is also characterised by a high proportion of summer crops that we identified as crops providing high levels of services. Finally, we identified a third group that could offer the most interesting compromise, with intermediate values for both services and disservices and a high inter-annual stability. This group is characterised by a high number of strategies with a relatively equal proportion of each strategy. Compared to the current situation in the study area, land use scenarios in this group exhibit a lower proportion of S2 and S3, but a higher proportion of S1, S4, S5 and S6. This

leads to a higher proportion of oilseed rape and soybean in the area, and these two crop types deliver interesting trade-offs (Petit et al., submitted). The interesting outcome of this diversified land-use mosaics is not necessarily surprising as in the study area, we did not identify a strategy that clearly outperformed the others at the field scale. Therefore, a landscape maximising the representation of the different strategies probably enables each individual strategy to provide its own (dis)services with a gain that emerges at the landscape scale from some complementarity in the nature and the timing of the different services provided by each strategy. This signal of a positive effect of landscape scale diversification is very possibly underestimated here, because we considered in our simulations that the effects of the fields were additive. In reality, it is very likely that increased crop and/or strategy diversity at a landscape scale would modify the composition of local weed communities (Alignier et al., 2013; Petit et al., 2013) and thus the services they provide. Our results thus support the idea that the diversification of crops and cropping systems at the landscape scale is beneficial to biodiversity (Benton et al., 2003; Sirami et al., 2019) and services (Tamburini et al., 2020).

4.3 Effect on landscape grain on weed multifunctionality

Our hypothesis was that decreasing field size in the study area would lead to a proportional increase in the cover of field edges and thus to an overall increase in services at the landscape scale. The results of our simulations indicated that the benefits of decreasing the size of field on the intensity and the stability of services and on weed multifunctionality were limited. Although we observed a high contribution of field edges at the field scale, the increase of the field edge area had a very limited contribution to the proxy values at the landscape scale. This can be explained by the fact that the proxy values at the landscape scale are mainly associated with few field cores having high contributions. The increase of the field edge area simultaneously increased services and harmfulness, and thus did not necessarily increase the occurrence of optimal trade-offs in the landscape. However, increasing the area of field edges in the landscape tended to increase the stability of services over time. This effect can be linked to the presence of more perennial weeds in the field edge that are less impacted by the crop growing period (Cordeau et al., 2012a).

It is important to note that our results must be interpreted with caution because we conducted simulations under two assumptions that are likely not met in real landscapes. First, we assumed that the weed flora would remain unchanged as the grain of the landscape becomes increasingly finer. Thus, we did not take into account possible interactions between adjacent fields that affect the richness, density and composition of weed communities (Alignier et al.,

2020, 2013), particularly in field edges (Metcalf et al., 2019). Indeed, some studies have suggested that smaller fields could well harbour richer weed communities (Gaba et al., 2010), although it is difficult to disentangle a direct field size effect from one that would result from a confounding effect, *i.e.* smaller fields could be managed differently by the farmer (Herzog et al., 2019; Petit et al., 2016). It however remains that doubling the number of fields in the area, as we simulated here, would increase the spatial heterogeneity of crops over the study area, with potential effects on the weed flora. As we assumed that no such flora changes occurred, we may have underestimated the benefits of decreasing the field size on weed multifunctionality. Second, our assessment was conducted at the scale of the whole studied area, *i.e.* we produced one value per landscape. Indeed, we did not evaluate the spatial distribution of the (dis)services within the landscape area. Although the organism associated with the studied services are mobile, their dispersal capacity is limited (Greenleaf et al., 2007). Thus, it is possible that an assessment conducted over smaller spatial extents (group of contiguous fields) would have increased our capability to detect the benefits of reducing the size of fields and this could be explored in a future study.

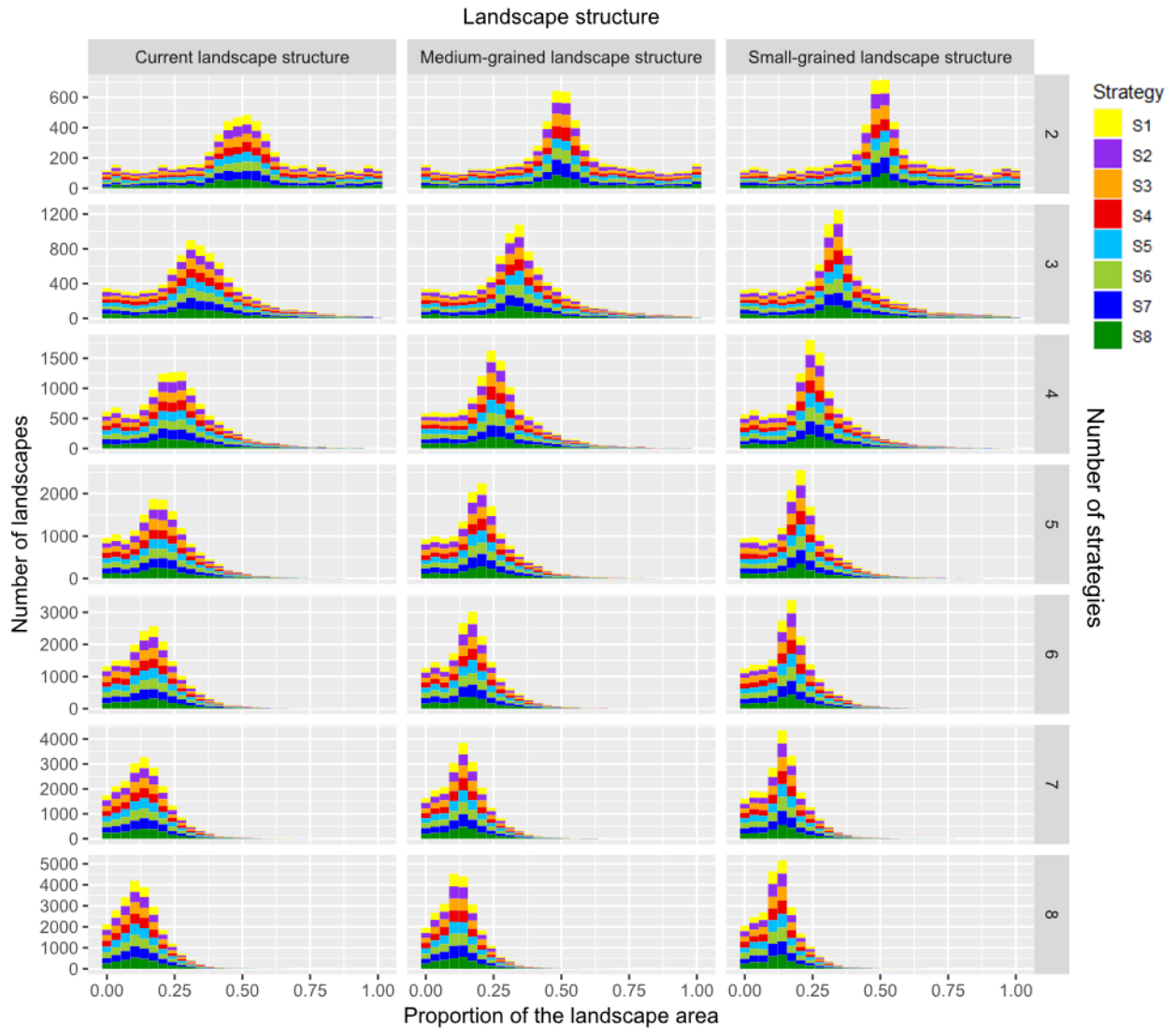
5. Conclusion

In this paper we explored weed multifunctionality, and attempted to identify farming management at the field and at the landscape scale that would lead to high values of services provision, low values of disservices and a high inter-annual stability in the provision of (dis)services. Our results confirm that there is an overall antagonism between a high provision of services (pollination, pest control) and a low provision of disservices (crop yield loss) but also suggest that some fields and some landscape scale compositions deliver trade-offs that would be interesting for farmers. Among those, options that include the co-existence of many crop management strategies within the same territory appears to be beneficial, suggesting a complementarity between crops and strategies in terms of (dis)services provision. Future studies should go further in the evaluation of weed multifunctionality in land use mosaics; they could incorporate the effect of landscape characteristics on local weed communities and investigate the spatial scale at which the different weed functions should be evaluated.

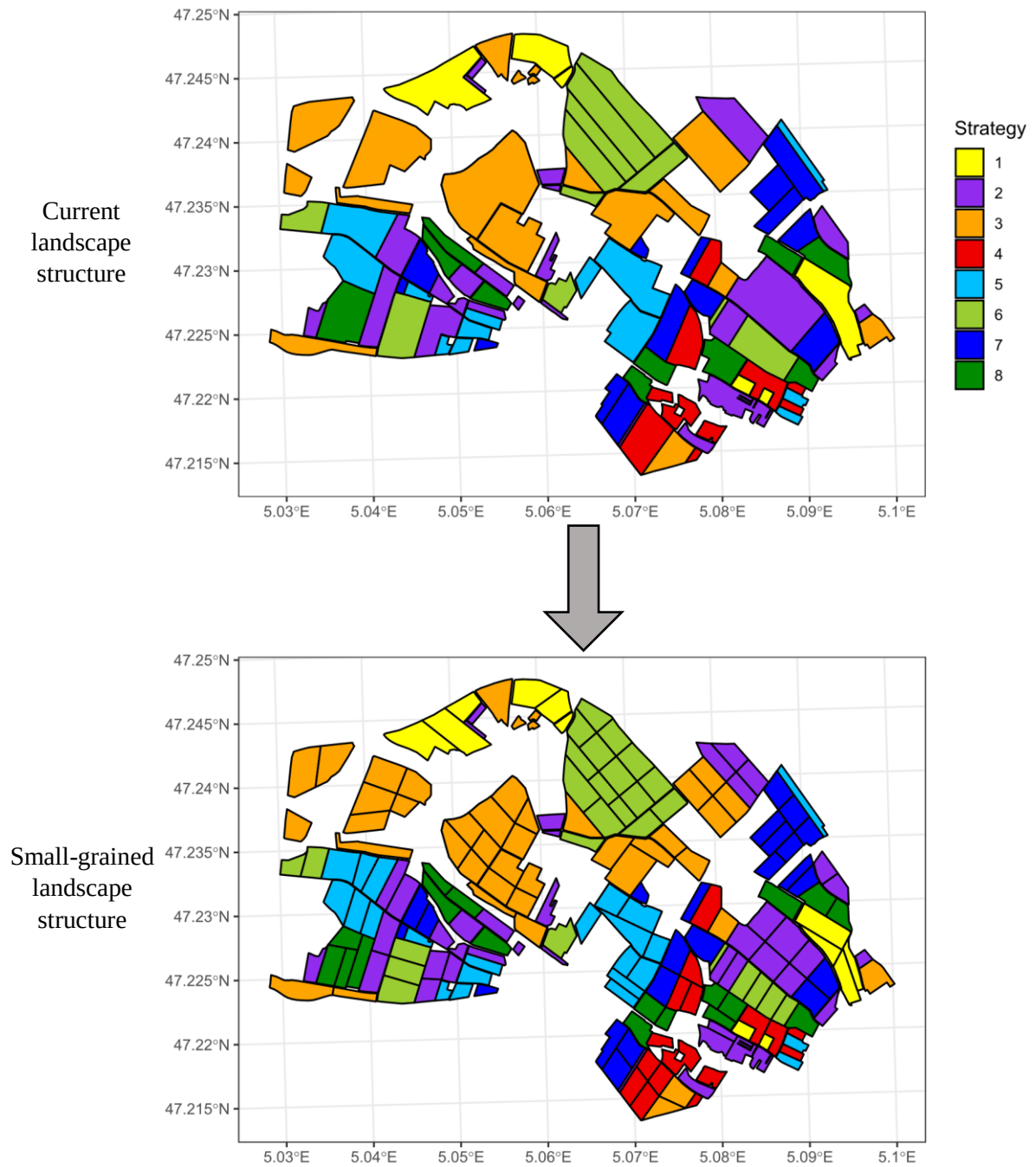
6. Supplementary materials

Supp. Table VI.1: Proportion of landscapes containing each of the eight crop management strategies depending on the landscape structure and the number of strategies within the landscape. We simulated 3000 landscapes for each combination of landscape structure and number of strategies.

Landscape structure	Number of strategies	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
Current landscape structure	1	12.4%	12.0%	12.5%	13.7%	12.4%	12.5%	12.1%	12.3%
	2	24.2%	25.3%	26.0%	24.0%	24.4%	24.6%	25.3%	26.2%
	3	38.8%	39.0%	36.6%	37.2%	36.4%	38.5%	37.5%	36.0%
	4	49.9%	49.4%	49.5%	50.6%	48.5%	50.0%	51.3%	50.7%
	5	63.3%	60.9%	64.2%	62.4%	64.0%	62.6%	62.0%	60.6%
	6	75.2%	75.8%	73.7%	74.0%	76.0%	74.9%	74.3%	76.1%
	7	88.3%	87.6%	86.8%	86.8%	88.7%	88.1%	86.9%	86.9%
	8	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
Medium-grained landscape structure	1	12.7%	13.1%	12.4%	12.4%	12.0%	12.8%	11.8%	12.8%
	2	24.1%	24.8%	24.3%	24.3%	24.0%	27.3%	26.4%	24.8%
	3	37.8%	38.6%	37.6%	37.5%	36.5%	37.3%	37.2%	37.4%
	4	49.3%	50.6%	50.4%	49.1%	49.4%	51.6%	49.9%	49.9%
	5	62.5%	61.9%	63.5%	62.2%	62.6%	63.4%	62.8%	61.1%
	6	74.4%	74.6%	75.6%	74.2%	74.9%	75.2%	76.2%	75.0%
	7	86.6%	87.7%	86.5%	87.5%	87.3%	88.8%	87.3%	88.2%
	8	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
Small-grained landscape structure	1	12.2%	13.1%	12.6%	12.0%	13.0%	12.4%	13.1%	11.6%
	2	25.0%	25.4%	24.9%	24.4%	26.0%	24.3%	24.8%	25.2%
	3	39.3%	38.1%	37.1%	37.3%	37.8%	37.8%	35.9%	36.6%
	4	49.6%	51.2%	50.0%	48.8%	49.3%	49.5%	51.8%	49.8%
	5	61.9%	61.9%	61.3%	62.3%	62.4%	62.2%	63.9%	64.0%
	6	75.3%	75.6%	74.1%	75.5%	75.4%	75.9%	73.2%	75.2%
	7	87.8%	87.4%	89.0%	86.8%	87.7%	87.5%	86.8%	87.0%
	8	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%



Supp. Figure VI.1: Distribution of the proportion of the landscape area occupied by the eight crop management strategies depending on the number of strategies and the landscape structure.



Supp. Figure VI.2: Illustration of the methodology used to evaluate the effect of the field edge acreage on the multifunctionality at the landscape scale. For each land-use mosaic built on the current landscape structure (24,000 simulations), we built the mosaic having exactly the same strategy composition, but on the small-grained landscape structure.

Supp. Table VI.2: Proportion (%) of fields from the eight crop management strategies (S1 to S8) associated with the optimal trade-off for the six pairs of services and disservices.

Trade-off	Nb of fields	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8
mean(Pol) vs Harm1	18	0	17.4	23.8	50	33.3	0	11.7	0
mean(Pol) vs Harm2	23	60	21.7	28.6	37.5	33.3	0	17.6	0
mean(Pol) vs Harm3	17	40	13	23.8	37.5	22.2	0	11.8	0
mean(PCont) vs Harm1	21	40	13	23.8	37.5	11.1	0	29.4	28.6
mean(PCont) vs Harm2	23	60	17.4	28.6	25	11.1	0	29.4	28.6
mean(PCont) vs Harm3	17	40	13	23.8	25	0	0	23.5	14.3

Discussion générale



L'objectif de cette thèse était d'évaluer l'effet de stratégies agricoles mises en place par les agriculteurs sur la contribution des adventices à la fourniture d'un ensemble de (dis)services. Ce travail s'est basé sur un schéma conceptuel reliant la gestion agricole à la flore, puis la flore à un ensemble de (dis)services (Figure 10), ces-derniers étant décrits à différents niveaux d'organisation des adventices (de la plante à la communauté). Une hypothèse centrale de cette analyse était que les interactions entre gestion agricole, flore adventice et contribution de la flore aux (dis)services s'opèrent à différentes échelles d'espace et de temps (Figure 11), et que des antagonismes apparents à certaines échelles pouvaient être levés à d'autres échelles, laissant ainsi entrevoir l'existence de compromis (Figure 4). La mise en œuvre de ce schéma conceptuel a nécessité des développements méthodologiques et une acquisition de connaissances sur différents aspects (chapitres I à IV) qui ont été des préalables indispensables à la phase de quantification des (dis)services à diverses échelles de temps et d'espace (chapitres IV à VI).

Les résultats acquis ont permis de quantifier et de mieux comprendre comment la gestion agricole influence la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services à différentes échelles spatiales et temporelles. Ils démontrent l'importance de la phénologie des espèces et de la variabilité intraspécifique de la réponse des espèces à la gestion agricole dans l'évaluation des (dis)services. Nos travaux mettent en évidence une synergie observée à plusieurs échelles entre les services de pollinisation et de contrôle biologique, et les disservices de nuisibilité pouvant s'expliquer par l'importance que représentent le succès de développement des espèces et l'abondance en adventices dans notre estimation de la fourniture des services et disservices. Cela suggère qu'il est nécessaire d'identifier les conditions dans lesquelles le bénéfice apporté par les services est supérieur à l'augmentation de la nuisibilité (DiTommaso et al., 2016) et de mettre en place les pratiques permettant de maintenir cet état dans le temps. Dans un second temps, l'utilisation d'indicateurs à une échelle très fine (l'organe et la période de deux semaines) nous a permis d'étudier la variabilité des valeurs de proxys à des échelles plus larges (Stephens et al., 2015). Nous avons ainsi démontré l'existence de compromis intéressants aux niveaux des plantes (espèce x condition de croissance) et des communautés adventices à l'échelle de la parcelle et du territoire. Nos résultats montrent que les interfaces des parcelles ont une contribution non négligeable à la provision de services à l'échelle de la parcelle, mais qu'augmenter leur surface à l'échelle du territoire apporte un bénéfice plus mitigé. Nous avons également mis en évidence l'existence de complémentarités spatiales et temporelles de contribution entre les communautés associées à différentes cultures, stratégies et localisations (Figure 22).

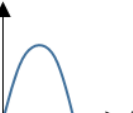
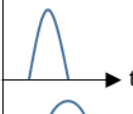
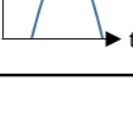
Territoire 			Assemblage de parcelles intensives  Assemblage diversifié et équitable  Assemblage présentant des échecs de désherbage 
Parcelle 	Colza et moutarde  Céréales  Soja 	Céréales  Colza et moutarde  Soja 	Stratégie intensive  Stratégie diversifiée 
Localisation au sein de la parcelle 	Plein champ  Interface 	Plein champ  Interface 	
	Intra-annuelle	Annuelle	Pluri-annuelle

Figure 22 : Représentations des principaux résultats observés aux différentes échelles spatiales et temporelles. Les bouquets de services représentent les tendances générales des indicateurs de pollinisation (en jaune), de contrôle biologique (en vert) de nuisibilité secondaire (en rouge) et de nuisibilité primaire (en rouge foncé).

Cette discussion sera structurée en trois parties traitant : (i) du rôle des interfaces dans la multifonctionnalité et les perspectives que cela ouvre; (ii) de l'effet des stratégies agricoles identifiées sur la multifonctionnalité des adventices aux différentes échelles spatiales et temporelles; et (iii) des perspectives de recherches que ces travaux permettent d'entrevoir, tant sur les développements méthodologiques que sur l'acquisition de nouvelles connaissances.

1. Le rôle des interfaces dans les compromis entre (dis)services

1.1 Une flore adventice particulière

Tout au long de notre étude, nous avons mis en évidence le rôle important qu'ont les interfaces dans la fourniture de services écosystémiques, aussi bien à l'échelle de la parcelle que du paysage. Tout d'abord, et comme détaillé dans des études précédentes, nous avons confirmé que les interfaces étaient plus riches et abondantes que les pleins champs des parcelles (José-María et al., 2013; Rotchés-Ribalta et al., 2015). Elles hébergent des espèces possédant des traits fonctionnels différents des espèces observées dans le plein champ. Ces résultats peuvent s'expliquer par leur proximité avec la bordure extérieure de la parcelle, qui par effet de débordement, apporte des espèces aux caractéristiques fonctionnelles particulières (Cordeau et al., 2012a; Marshall, 2009) et rend la flore d'interface dépendante du paysage avoisinant (Metcalf et al., 2019). Cependant, nos résultats confirment surtout une autre hypothèse souvent évoquée dans la littérature : la flore d'interface est plus riche, plus abondante et aux caractéristiques fonctionnelles particulières car elle est moins influencée par l'intensité des pratiques agricoles mises en œuvre dans la parcelle (Pinke et al., 2012), permettant à des espèces ayant disparu des pleins champs de s'y maintenir (Fried et al., 2009b). Nous avons également mis en évidence que les communautés d'interfaces sont plus stables au cours de la succession culturale (chapitre II).

Au-delà des différences de composition et de structure des communautés, un résultat important de notre étude est la mise en évidence d'une variabilité intraspécifique du développement phénologique entre le plein champ et l'interface. En effet, nous avons montré dans le chapitre III que les succès de floraison et de grenaison étaient généralement plus élevés au niveau des interfaces, notamment dans les cultures les plus compétitives (c'est-à-dire les céréales). De plus, les périodes de floraison et de grenaison y sont généralement plus précoces et la floraison plus étalée dans le temps. Même s'il est connu que la variabilité intraspécifique est forte (Kazakou et al., 2014) et qu'elle peut avoir des conséquences sur les fonctions écosystémiques (Bolnick et al., 2011), rares sont les études qui ont caractérisé cette variabilité (Perronne et al., 2014) et l'ont prise en compte pour évaluer la contribution aux (dis)services. Nos travaux apportent donc une plus-value en tenant compte de cette variabilité phénologique et intraspécifique dans l'évaluation de la contribution aux services.

1.2 Une contribution aux services plus importante et décalée dans le temps

Nos résultats indiquent que, malgré la faible surface que représentent les interfaces à l'échelle de la parcelle (0,6% en moyenne), leur contribution à la fourniture de (dis)services peut être très importante, allant jusqu'à 50% dans les cultures de céréales (chapitre IV). La contribution des interfaces à la nuisibilité primaire directe et indirecte est également généralement plus faible que la contribution aux autres proxys. Ceci peut s'expliquer par la présence, au niveau de l'interface, d'espèces provenant de la bordure herbacée proche (Cordeau et al., 2012a), généralement considérées comme compétitives (Cordeau et al., 2017a), mais qui dans un milieu plus ouvert comme l'est l'interface, produisent plus de fleurs, de graines et entraînent peu de compétition pour la culture. Elles peuvent ainsi contribuer à la mise en place de meilleurs compromis entre services et disservices. Les différences phénologiques interspécifiques et intraspécifiques entre les plantes du plein champ et celles d'interface conduisent à un décalage temporel de la provision de ressources trophiques au cours de la saison culturale. Ceci suggère une complémentarité entre les deux habitats, augmentant la période de fourniture de services, comme Mallinger et al. (2016) l'ont démontré pour des communautés associées aux prairies et aux forêts. Nos résultats montrent donc qu'il est pertinent de tenir compte de la flore d'interface en plus de la flore du plein champ lors de l'évaluation de la contribution des adventices à la fourniture de services écosystémiques, car la contribution aux services est plus importante, à la fois à l'échelle de l'espèce et de la communauté. De plus, nos résultats démontrent une variabilité temporelle intra-annuelle entre ces deux localisations, ce qui suggère l'importance de tenir compte des conditions de croissance pour l'évaluation des services écosystémiques.

Nos résultats suggèrent également que la flore des interfaces induit néanmoins une nuisibilité pour la culture qui peut parfois questionner l'intérêt des interfaces dans la recherche de compromis entre services et disservices. Ce résultat s'explique en partie par nos choix méthodologiques. En effet, faute d'éléments quantifiés dans la littérature nous offrant une alternative, nous avons fait l'hypothèse que la compétition des adventices était similaire en interface et en plein champ. Ceci amène à considérer que la compétition augmente lorsque l'abondance en adventices de l'interface augmente. Or, comme l'interface n'est pas semée en culture (seules les plantes de cultures du premier rang sont en contact avec l'interface), l'interaction entre la culture et les adventices devrait y être plus faible que dans le plein champ (Mclachlan et al., 1993b). Nous avons donc possiblement surestimé la perte de rendement

induite par les communautés de l'interface des parcelles présentant une abondance en adventices élevée. Les stratégies favorisant la présence d'adventices au niveau des interfaces pourraient alors être plus intéressantes dans l'optimisation des compromis entre services et disservices. Cette hypothèse est à tempérer par le fait que la biomasse des adventices, souvent considérée comme un bon indicateur de nuisibilité (Colbach et al., 2020b), n'était pas différente entre les individus atteignant le stade floraison dans le plein champ et dans l'interface (chapitre III). Afin de préciser les résultats de notre étude, il serait donc intéressant de développer des indicateurs permettant d'estimer plus précisément la perte de rendement au niveau de l'interface.

1.3 Affiner l'estimation des services en intégrant les pratiques de gestion spécifiques des interfaces

Dans notre étude, nous considérons qu'une interface est sujette aux mêmes pratiques que le plein champ de la même parcelle, donc au même régime de perturbations (même si nous avons observé que les effets de ces perturbations y étaient différents, chapitres II et III). Cependant, certaines pratiques additionnelles peuvent être appliquées sur le tour de la parcelle (par ex. des herbicides appliqués sur les premiers mètres) ou sur la bordure pérenne (par ex. broyage), pour limiter l'entrée d'espèces adventices dans les parcelles, craintes souvent évoquées par les agriculteurs (Cordeau et al., 2011; Vissoh et al., 2007). Beaucoup d'agriculteurs ont évoqué, lors de nos entretiens, le fait qu'ils broient les bordures de leurs parcelles quelques semaines avant la moisson et qu'il leur arrive de détruire l'interface, voire même le premier rang de la culture s'ils observent beaucoup d'adventices (densité) ou certaines adventices (par ex. le chardon). Or, ces pratiques influencent la capacité des adventices à produire des ressources (Chaudron et al., 2020), le broyage intervenant quand la majorité des espèces adventices sont à floraison. Certaines espèces peuvent cependant se redévelopper après une fauche (Meiss et al., 2008), de nouveau fleurir, pouvant être une des explications du décalage des périodes de floraison au niveau des interfaces (Reisch and Poschlod, 2009). L'effet de ces pratiques se reflète dans les résultats de nos suivis phénologiques, mais nous l'avons moyenné sur l'ensemble des parcelles (par culture). Cependant, ces interventions n'ont pas été appliquées sur toutes les parcelles, tous les ans, et n'ont pas été enregistrées comme pratiques agricoles lors des entretiens avec les agriculteurs menés sur la période 2004-2016. La prise en compte de ces pratiques de gestion spécifiques sur chaque parcelle, pourrait alors permettre de moduler les valeurs de (dis)services estimées. Pour étudier cette question spécifique, il faudrait également inclure d'autres questionnaires du paysage que les agriculteurs, comme le service

d'entretien des voiries, qui par leurs actions de fauchage des abords de routes/fossés, peuvent modifier la flore des interfaces.

1.4 Intérêts de la prise en compte des interfaces dans les politiques agricoles

Ces résultats mettent en avant le rôle important que pourraient jouer les interfaces pour augmenter la fourniture de services tout en limitant le niveau des disservices. Elles semblent complémentaires du plein champ ce qui permet d'allonger la période de fourniture de ressources et donc de favoriser le maintien des communautés de pollinisateurs et d'auxiliaires de cultures qui ont besoin d'une fourniture de ressources continue sur l'année (Bretagnolle and Gaba, 2015). Ainsi, nos résultats viennent apporter des informations intéressantes pour alimenter la réflexion sur les politiques agricoles pouvant favoriser la fourniture de services écosystémiques sur les bords de parcelles (Holland et al., 2016; Pywell et al., 2015). La mise en place d'interfaces plus larges et/ou avec une gestion différente du reste de la parcelle pourrait ainsi faire l'objet de paiements pour services environnementaux (PSE). En effet, lors des entretiens, plusieurs agriculteurs de la zone ont évoqué une réticence à la présence de communautés adventices plus diversifiées ou plus abondantes au sein de leurs parcelles (plein champ), mais n'étaient pas hostiles à l'idée de zones spécifiques à la fourniture de services écosystémiques sur le tour de la parcelle : « les adventices, oui, mais pas en plein champ ». Même si certains ont conscience que les interfaces de parcelles, parfois plus riches et plus abondantes en adventices, ne reflètent pas le contexte floristique du plein champ, ces observations peuvent soulever des craintes quant à leur rôle de réservoir (Cordeau et al., 2011), en tant que source de graines d'adventices pouvant se disperser dans la parcelle (Jacot et al., 2008). En effet, nous avons mis en évidence que les interfaces avaient une contribution importante à la régénération du stock semencier (nuisibilité secondaire) expliquée par une probabilité de grainer plus importante, pouvant générer une compétition avec la culture (nuisibilité directe) importante si cette abondance s'exprime en plein champ. Il faut nuancer ces craintes par le fait qu'elles concernent peu d'espèces adventices, et se limitent à celles ayant la capacité de se maintenir aux abords des parcelles et à se disperser dans le plein champ (Marshall, 1989). Par exemple, Cordeau et al. (2011) identifient que ces craintes de dispersion d'espèces sont en fait dues à quelques espèces (par ex. les chardons, chiendents et liserons), qui peuvent en effet disperser en plein champ. En effet, Cordeau et al. (2012a) démontrent que les interfaces contiennent de nombreuses espèces adventices associées à la bordure extérieure, ayant des stratégies écologiques ne leur permettant pas de se maintenir et de tolérer les perturbations en plein champ

sur le long-terme, quand bien même elles arriveraient à s'y disperser (Stefanic et al., 2020). Les auteurs démontrent que l'interface et les quatre premiers mètres à l'intérieur du champ ont une similarité floristique de 50% avec la bordure extérieure, cette similarité se réduisant au-delà. De plus, notre estimation de la nuisibilité secondaire des adventices tient compte de la quantité de graines qui alimentent le stock semencier en fin de cycle, mais pas du nombre de semences consommées par des organismes granivores (contrôle biologique) et donc ne rejoignant pas le stock semencier. Or, il est possible que les interfaces soient aussi le refuge de nombreux organismes consommant des graines d'aventices, par exemple les carabes granivores du genre *Amara* qui sont associés aux bordures de culture plutôt qu'aux pleins champs (Labruyere et al., 2018; Saska et al., 2008).

Ces résultats alimentent également la réflexion sur l'utilisation des zones de non-traitement (ZNT) localisées aux abords des habitations qui pourraient faire l'objet de compensations économiques pour la fourniture de services écosystémiques liée à la diversité hébergée. Nos résultats démontrent que les interfaces hébergent une flore diversifiée quand la stratégie agricole est moins intensive. Cela amène à imaginer que la gestion de ces zones non-traitées pourrait être adaptée, en maintenant un travail du sol annuel mais en réduisant la densité de la culture et/ou le niveau de fertilisation. Wietzke et al. (2020) ont mis en évidence que la mise en place de pratiques moins intensives sur le tour de la parcelle (réduction de la densité de semis de la culture) était un moyen efficace de maintenir la biodiversité. Cette gestion différenciée des bords de parcelles renvoie également aux « conservation headlands » mis en place en Angleterre dans le but de maintenir les populations d'oiseaux au sein des parcelles agricoles (Sotherton, 1992). Cette technique consiste à exclure l'utilisation d'herbicide et d'insecticide sur les premiers mètres de la parcelle, mais sans changer les autres interventions. La réduction de la densité de semis, et donc de la compétition de la culture, a également été identifiée comme étant un moyen d'augmenter la richesse en adventices et la présence d'espèces rares (Wagner et al., 2017), car créant un habitat plus ouvert qui favorise la croissance des espèces spontanées (Rotchés-Ribalta et al., 2020a). Enfin, Kleijn and van der Voort (1997) ont montré que la fertilisation des « conservation headlands » réduit la richesse spécifique et la croissance de la majeure partie des adventices, ce qui suggère qu'une absence ou une réduction de la fertilisation de ces zones favoriserait la fourniture de services. Cependant, la mise en place de zones de maintien de la biodiversité végétale sur le tour de la parcelle n'est pas forcément suffisante pour augmenter la fourniture de services au sein de la parcelle, surtout si ces parcelles sont de très grandes tailles. En effet, Zamorano et al. (2020) ont montré que la mise en place de bandes fleuries peut permettre la conservation des communautés de pollinisateurs mais ne

favorise pas forcément le service de pollinisation au sein de la parcelle. Il est donc nécessaire d'adapter la réflexion sur l'évolution des systèmes agricoles, à la structure et composition du paysage cible, en tenant compte de ses caractéristiques initiales.

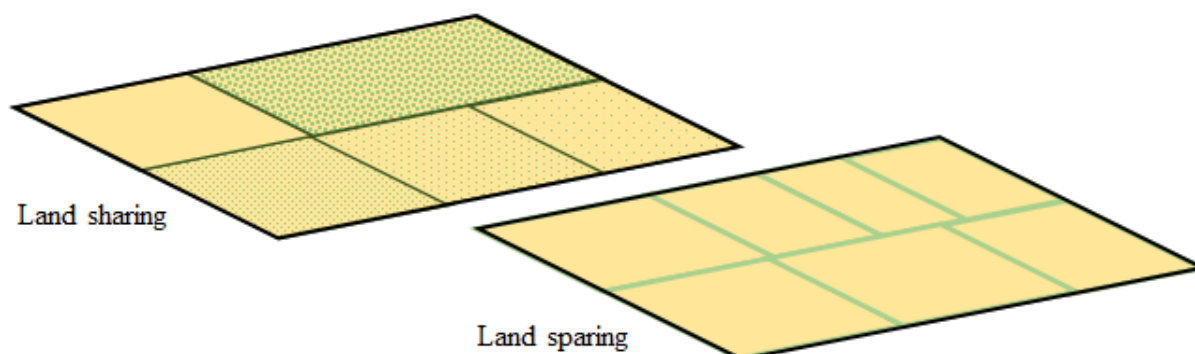


Figure 23 : Stratégie de "land sharing" et de "land sparing" entre la production agricole et la fourniture de services écosystémiques par les adventices. La couleur jaune représente la production agricole et la couleur verte la fourniture de services écosystémiques.

Ces résultats mettent en avant l'intérêt de la mise en place de surfaces dédiées à la fourniture de services différents des zones de production. Colbach et al. (2018) ont en effet mis en évidence, par simulation, que la conversion d'une partie de la surface agricole en zone de conservation de la biodiversité pouvait être aussi efficace que de développer des systèmes agricoles favorisant le maintien des adventices sur l'ensemble de la surface. La séparation spatiale des zones de fourniture de services et de production (« land sparing ») pourrait donc être mieux acceptée par les agriculteurs que leur fourniture commune au sein de la parcelle (« land sharing ») (Figure 23). Néanmoins, il faut considérer dans ce débat que la surface agricole n'est pas infinie, qu'elle se réduit d'année en année sur le territoire français, et que consacrer des zones agricoles uniquement à la fourniture de services écosystémiques sans tenir compte du service de production pose question.

2. Effet de la gestion agricole de la parcelle sur la multifonctionnalité des communautés adventices

2.1 L'effet de la culture

Les résultats de notre étude ont mis en évidence, à de nombreuses reprises, l'importance de l'effet de la culture sur la fourniture de (dis)services et la multifonctionnalité des agroécosystèmes. La culture est le facteur le plus structurant de la composition des communautés adventices (Fried et al., 2008). Nous avons mis en évidence dans cette thèse que la culture est aussi le facteur qui module le plus la fourniture de services et de disservices, aussi

bien à l'échelle de l'espèce que de l'assemblage des espèces. Le principal effet de la culture est lié à sa période de semis (Gunton et al., 2011) qui va déterminer la période de mise en œuvre de la majorité des pratiques agricoles, notamment le travail du sol pour la préparation des semis qui stimule les germinations des espèces en capacité de germer à cette période de l'année (Cordeau et al., 2017c). Notre étude montre également que la culture a un effet sur le développement phénologique des espèces, comme les succès de floraison et de grenaison, la quantité de fleurs et de graines produites par individu, ainsi que la période de floraison des espèces adventices (chapitre III). Ceci s'explique par les différences de capacité compétitive entre les cultures étudiées (Awan and Chauhan, 2016; Mclachlan et al., 1993b) et aux pratiques agricoles qui leur sont associées, notamment la densité et l'écartement de semis (Jha et al., 2017). Ainsi, dans le contexte de la zone de Fénay, les cultures très compétitives, comme les céréales, expriment généralement des communautés peu riches et abondantes et présentent des contributions par plante plus faibles, alors que les cultures de soja et de colza permettent une contribution plus importante des adventices à la fourniture de services. Le colza semble particulièrement intéressant : son fort écartement de semis laisse accès à la lumière, favorisant le développement des adventices, mais sa grande taille et sa capacité de compensation tardive en termes de croissance, le rend moins sensible à la compétition des espèces adventices (Torsten and Milberg, 1998), et son cycle cultural long laisse s'exprimer les espèces sur une grande période de l'année. C'est d'ailleurs dans le colza que nous avons identifié un groupe d'espèces adventices possédant une taille moyenne et un cycle de développement court, qui exprimait des fournitures de services intéressantes. Ces espèces lui sont donc moins compétitives (Awan and Chauhan, 2016), mais ont néanmoins le temps de fleurir et de grainer (Zhou et al., 2005).

2.2 L'effet de la stratégie agricole mise en place

Les stratégies que nous avons caractérisées diffèrent tout d'abord par la diversité des cultures dans la séquence culturale, puis par l'usage d'herbicide et l'intensité de travail du sol (chapitre I). Ainsi, à l'échelle annuelle, c'est-à-dire dans une culture donnée, c'est principalement l'intensité du travail du sol et l'usage d'herbicide qui influence la flore et donc la fourniture de services. Nous avons démontré qu'à l'échelle annuelle, les stratégies agricoles ne diffèrent pas sur la valeur des différents (dis)services. A l'échelle pluri-annuelle, on observe des différences entre stratégies. Elles semblent principalement liées à la présence de certaines cultures dans la séquence culturale, qui expriment des niveaux importants de contribution à l'échelle annuelle (comme le soja par exemple). Cependant, ces successions culturales

diversifiées incluant des cultures d'été, sont caractérisées par une variabilité inter-annuelle importante, car les cultures les plus intéressantes ne sont pas mises en place tous les ans.

Dans notre travail, nous n'avons pas détecté d'effet majeur des stratégies sur les compromis entre services et disservices ; dit autrement, on retrouve des combinaisons de services et disservices intéressantes dans la majorité des stratégies. Cela peut en partie s'expliquer par le fait que nous n'avons pas évalué l'impact des stratégies sur le développement phénologique des espèces adventices, mais seulement l'effet de la culture. Or, plusieurs études ont montré que les pratiques agricoles mises en place, comme l'application d'herbicide ou de fertilisation peuvent influencer la quantité de fleurs et de graines produites (Blackshaw et al., 2003; Mohler and Callaway, 1995; Tavaziva et al., 2019; Zhou et al., 2005). Le faible impact des stratégies agricoles peut aussi s'expliquer par le fait que les communautés adventices que l'on observe correspondent à la flore résiduelle après toutes les opérations de désherbage, et que les parcelles de la zone présentent majoritairement des communautés ayant des abondances très faibles (chapitre I ; Quinio et al., 2017). Ainsi, les agriculteurs mettent en place des stratégies diverses mais ont tous comme objectif de contrôler fortement la flore adventice (les enquêtes ont confirmé cet objectif). Les parcelles exprimant des contributions élevées correspondent donc majoritairement à des « échecs de désherbage » ponctuels ne reflétant pas la volonté de l'agriculteur. De plus, bien que nous ayons identifié huit stratégies au sein de la zone d'étude, celles-ci sont finalement peu différentes au regard des grands types de systèmes généralement étudiés (par ex. l'agriculture de conservation, conventionnelle ou biologique). En effet, nos huit stratégies se différencient par la fréquence de labour, de travail du sol superficiel, d'usage d'herbicide, sans qu'aucune de ces 3 pratiques ne soit totalement absente des pratiques. Notre gradient de diversité de pratiques est donc plutôt restreint. Il est probable que si nous avions sur la zone des systèmes plus contrastés entre eux, nos huit stratégies seraient probablement regroupées dans une unique stratégie. Il serait donc intéressant de mettre en place notre démarche dans un gradient de systèmes agricoles plus étendu, avec des agriculteurs dont la perception des adventices varie, afin de visualiser de manière plus marquée l'effet de la stratégie agricole sur les services.

2.3 Effet de l'assemblage des stratégies et de la taille des parcelles à l'échelle du territoire

Dans le chapitre VI, nous avons initié une analyse des synergies et antagonismes entre services à l'échelle du territoire. Les premiers résultats semblent indiquer que plusieurs solutions permettraient des compromis intéressants entre services et disservices. La solution la

plus intéressante que nous avons identifiée est celle d'une coexistence de toutes les stratégies, représentées équitablement. Elle offre un compromis intéressant (intensité modérée des services et des disservices) et une stabilité inter-annuelle de provision de services un peu plus importante. Ce résultat ne valide donc pas notre hypothèse initiale, qui indiquait que les meilleures associations de parcelles à l'échelle du territoire seraient majoritairement composées des meilleures stratégies identifiées à l'échelle de la parcelle. Ces résultats semblent donc mettre en avant une complémentarité entre stratégies dans la fourniture de services et de disservices. Cet effet bénéfique d'une « diversification » sur le territoire a déjà été démontré sur la biodiversité des paysages agricoles, mais mesuré comme une diversité de cultures (et pas de stratégies). En effet, plusieurs études ont déjà mis en évidence que l'effet de la diversification des cultures au sein d'un paysage agricole sur la biodiversité globale pouvait être aussi important que d'augmenter la proportion d'éléments semi-naturels (Alignier et al., 2020; Martin et al., 2020; Sirami et al., 2019; Tamburini et al., 2020). Cependant, nos stratégies étant premièrement distinguées par la composition de la succession, cette diversité de stratégies se traduit également en une diversité de cultures à l'échelle du territoire. Ainsi, les territoires les plus intéressants expriment une surface plus importante de soja et de colza, les deux cultures identifiées comme exprimant les meilleurs niveaux de services (et les meilleurs compromis pour le colza).

Enfin, nous n'avons pas observé de bénéfice de l'augmentation du nombre de parcelles au sein du territoire sur les compromis entre services, bien que la réduction de la taille des parcelles permette mathématiquement une association plus fine des différentes stratégies. En effet, la présence de parcelles de grande taille augmente la probabilité qu'une combinaison intéressante de valeurs de proxys recouvre une grande surface. Au vu de la distribution de nos valeurs de services, présentant quelques valeurs extrêmes à l'échelle de la parcelle, la mise en place de parcelles de grande taille augmente donc la probabilité qu'elles aient un impact important à l'échelle du territoire. Il faut néanmoins garder en tête que nos simulations se basent sur l'affectation d'une stratégie à une parcelle et donc d'une communauté adventice tirée aléatoirement parmi les parcelles de cette stratégie, et que nos simulations ne prenaient pas en compte les effets possibles d'un changement de composition et de structure du parcellaire agricole (effet du paysage des pratiques agricoles) sur la composition des communautés adventices locales, et donc sur les fonctions associées à cette flore (Alignier et al., 2013).

Dans la thèse, il nous a paru important de mener les évaluations jusqu'à l'échelle du territoire, une échelle spatiale souvent mise en avant dans les travaux évaluant les services écosystémiques, car c'est souvent à cette échelle qu'agissent les décisionnaires (Vialatte et al.,

2019). Les résultats de cette analyse sont intéressants et encouragent à mener de futures études à cette échelle sur la flore adventice, en intégrant de nouveaux aspects. Sur le cas d'étude mené ici, il serait par exemple possible d'intégrer des contraintes environnementales (par ex. telle culture ou stratégie ne peut pas être mise en œuvre sur tout le territoire) et/ou des contraintes d'exploitation (par ex. cette stratégie est mise en œuvre par telle ou telle exploitation agricole uniquement) dans la procédure d'allocation des stratégies (Petit et al., 2013). Sur la zone d'étude, nous avons par exemple observé qu'un agriculteur peut mettre en place jusqu'à trois stratégies agricoles différentes sur l'ensemble de ses parcelles, et les enquêtes menées dans le chapitre I en ont identifié les raisons (par ex. le type de sol, le potentiel de production, l'accessibilité à l'irrigation). Il serait également intéressant d'explorer l'étendue spatiale à laquelle les compromis entre services devraient être étudiés. Dans notre étude, nous avons choisi d'évaluer les services à l'échelle de la zone dans son entièreté, or il pourrait être cohérent de les analyser sur des étendues spatiales intermédiaires entre la parcelle et le territoire, correspondant soit à des unités de gestion (exploitation agricole) ou des unités cohérentes écologiquement pour des organismes mobiles utilisant les ressources produites par les adventices (Figure 24). En effet, bien que les organismes fournissant les services soient mobiles, leurs déplacements sont limités (Greenleaf et al., 2007) et peuvent être restreints par l'existence de routes, de bois ou de haies (Yamada et al., 2010). Ainsi, sur les services que nous avons étudiés, l'échelle du territoire n'est intéressante que si tous les services sont fournis de manière homogène. Un indice de dispersion spatiale des services, comme l'indice de Moran (Moran, 1950), pourrait être calculé et intégré dans l'analyse de front de Pareto.

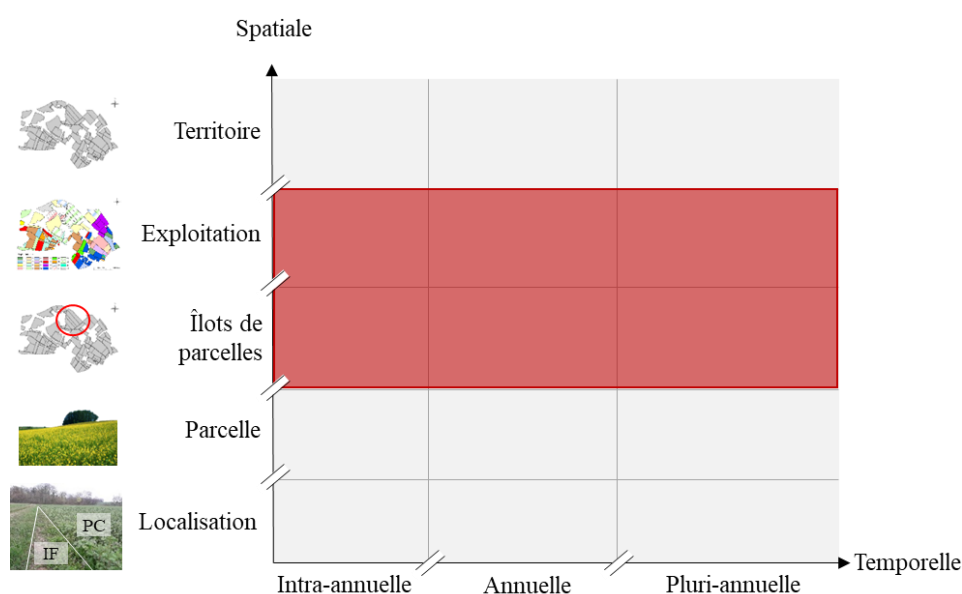


Figure 24 : Echelles spatiales et temporelles qui pourraient être intégrées dans l'étude de la multifonctionnalité des communautés adventices (en rouge).

2.4 Intérêt des résultats pour les agriculteurs, les conseillers agricoles et les gestionnaires du paysage

Nos résultats indiquent que faire coexister une diversité de stratégies et de cultures sur le territoire permet d'obtenir une complémentarité de fourniture de (dis)services. La diversité du territoire agricole peut être favorisée par la présence d'exploitations différentes, mais également par la mise en place de stratégies diverses au sein d'une même exploitation. Dans notre cas d'étude, certaines exploitations ont un parcellaire très groupé et représentent donc la majeure partie d'un territoire. Il faut donc également favoriser la diversité au sein de ces parcellaires groupés. Ces résultats pourraient donc servir de base à la mise en place de mesures incitatives afin que les agriculteurs diversifient leur assolement. Des compensations pourraient ainsi être attribuées à des agriculteurs mettant en place des stratégies diversifiées. Cela pourrait se traduire par un nombre minimum de cultures, ou une proportion de surface maximale par culture, comme c'était déjà le cas avec la mise en place de la mesure agri-environnementale (MAE) rotationnelle, mais ici avec un objectif de fourniture de services écosystémiques. Certaines cultures identifiées comme contribuant à une meilleure multifonctionnalité des territoires pourraient également être favorisées par la mise en place de paiements pour la fourniture de services écosystémiques ou le développement de programmes de recherche/développement afin d'augmenter leur intérêt pour les agriculteurs (Mortensen and Smith, 2020). La taille des parcelles est également un aspect important à considérer (Martin et al., 2020). En effet, au sein d'un petit territoire, plus il y a de parcelles (donc de petites tailles) plus on peut avoir des parcelles avec des bouquets de services complémentaires à proximité (Figure 25).

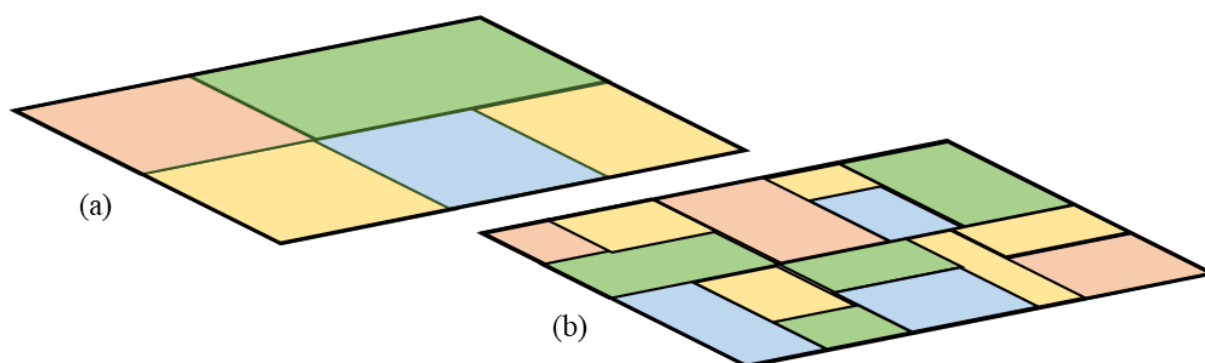


Figure 25 : Effet de la taille des parcelles agricoles sur la proximité entre bouquets de services complémentaires à l'échelle du territoire. Chaque couleur représente un bouquet de services écosystémiques particulier. (a) Territoire contenant des grandes parcelles ; (b) Territoire contenant des petites parcelles.

Cela suggère donc que, contrairement à la tendance générale observée depuis une cinquantaine d'années, il faudrait inciter les agriculteurs à conserver des parcelles qui ne soient pas trop grandes (Clough et al., 2020). Les décisions prises doivent également se baser sur les résultats d'autres études, afin de s'affranchir des effets du contexte local.

3. Perspectives de recherche

3.1 Acquisition de données/connaissances pour améliorer l'estimation de la contribution potentielle des adventices à la fourniture de services écosystémiques

Ce travail de thèse se base sur un jeu de données très complet contenant toutes les interventions agricoles mises en place sur un ensemble de parcelles contigües et sur une échelle de temps très longue (depuis 2004). Sur la majorité des parcelles, des relevés de flore annuels ont également été réalisés de 2008 à 2013, au niveau du plein champ et de l'interface. La nature de ces données nous a offert la possibilité unique d'évaluer les relations entre les pratiques agricoles et la flore adventice à différentes échelles spatiales et temporelles. Cependant, elles n'ont pas été récoltées dans l'objectif d'évaluer la contribution des adventices à la fourniture de services et de disservices. Cette thèse nous apporte donc quelques éléments de réponse sur la nature des données qui semblent incontournables pour évaluer les relations entre gestion agricole et contribution des adventices à de multiples services. Le premier point est qu'il ne semble pas forcément nécessaire de détailler précisément l'ensemble des pratiques agricoles mises en place, mais qu'il semble incontournable de connaître la culture (et donc la succession culturale) et la mise en œuvre de pratiques très influentes des communautés adventices (travail du sol et usage d'herbicide). Le second constat est que le relevé de flore devrait être réalisé plus tard dans la saison, à floraison de la culture (Gaba et al., 2020; Schumacher et al., 2020), afin d'identifier plus précisément les espèces qui contribuent réellement à la fourniture de services associés à la production de fleurs et de graines. Les stades phénologiques des espèces rencontrées devraient également être notés lors des relevés afin de savoir si l'espèce est en capacité de fournir des services ou de la nuisibilité. Pour aller plus loin, des individus de chaque espèce, prélevés lors du relevé, pourraient être pesés afin d'estimer un niveau de contribution par individu. Etant donné le caractère chronophage de cette étape, il est possible d'imaginer qu'une campagne restreinte d'échantillonnage sur les cultures typiques, les espèces adventices dominantes, et dans des stratégies contrastées, permettent d'étalonner des relations qui permettraient d'extrapoler les autres suivis phénologiques.

Notre travail met aussi en évidence que certaines questions d'écologie restent à creuser pour progresser dans l'évaluation de la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services. Par exemple, nous avons fait l'hypothèse que ceux-ci étaient additifs lorsqu'on changeait de niveaux d'organisation (organe, plante, communauté) ou d'échelles (spatiales et temporelles). Or, le bénéfice apporté par l'augmentation de la production de ressources n'est pas forcément linéaire, car une concentration de la ressource (par ex. forte densité de plantes en fleur localement) peut également faciliter l'attractivité et l'accessibilité pour les pollinisateurs (Cartar, 2009). En effet, à l'échelle de la communauté les espèces adventices interagissent, et donc l'attractivité d'une espèce dépendra en partie des espèces qui l'entourent (Steffan-Dewenter and Tscharntke, 1999). Il serait également intéressant de prendre en compte des interactions entre les différentes fonctions des adventices. Tout d'abord, plusieurs services se réfèrent aux mêmes ressources (les graines ou les fleurs). Or, la ressource ne pouvant être utilisée qu'une seule fois, il est inexact dans l'absolu d'additionner des indicateurs de pollinisation et de contrôle biologique. C'est pour cela que nous les avons synthétisés par la moyenne afin de ne pas surestimer ces services (Fu et al., 2011). De plus, les (dis)services étudiés ne sont pas indépendants (Lundin et al., 2013), mais interagissent car ils font partie d'un réseau de services (Dee et al., 2017). Dans notre cas, le bénéfice obtenu de l'augmentation de la pollinisation ou du contrôle biologique devrait notamment contrebalancer, au moins en partie, l'augmentation de la nuisibilité (Figure 26). C'est notamment le cas de la nuisibilité secondaire qui peut être diminuée si une grande partie des graines sont consommées par des auxiliaires de culture (Honek et al., 2003).

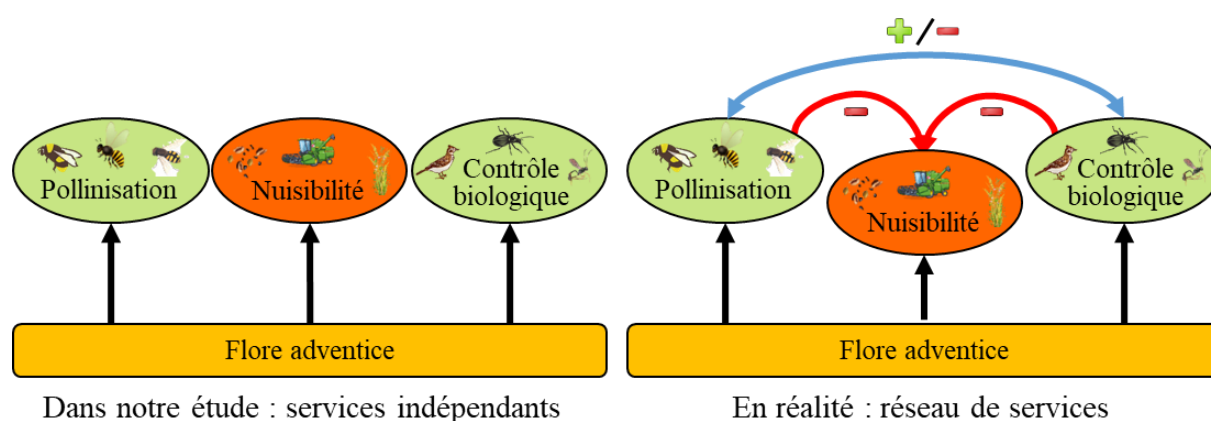


Figure 26 : Représentation des relations entre services (réseau de services) pouvant modifier les compromis observés entre services et disservices fournis par la flore adventice. Les flèches rouges représentent les effets compensateurs de la fourniture de services sur la nuisibilité des adventices. La flèche bleue représente les interactions (positives ou négatives) pouvant exister entre les différents services.

A ce jour, très peu d'études ont étudié les interactions entre services de manière explicite, permettant d'en comprendre les déterminants et les seuils au-delà desquels les services contrebalanceraient les disservices. A titre d'exemple, on peut citer l'étude de DiTommaso et al. (2016) qui démontre qu'une espèce adventice (*Asclepias syriaca*), généralement connue pour sa compétition avec le maïs, permet d'héberger trois types de pucerons (*Aphis asclepiadis*, *Aphis nerii*, *Myzocallis asclepiadis*), qui sont la ressource alimentaire d'une guêpe parasitoïde (*Trichogramma*) qui contribue à la régulation de la pyrale du maïs (*Ostrinia nubilalis*) (Figure 27). Les auteurs démontrent que le bénéfice de l'augmentation du contrôle biologique surpasse la nuisibilité de la compétition directe quand l'adventice est présente en faible densité (< 1 plante/m²) et que la densité de pyrales est élevée (> 1 œuf/feuille). On voit donc à travers cet exemple, que les interactions peuvent être complexes, difficiles à identifier et quantifier, mais qu'elles apportent une réelle plus-value à l'évaluation des services rendus par la flore adventice, trop souvent vue pour ses disservices, qui pourtant ne s'expriment qu'au-dessus d'un certain seuil (de densité ou de biomasse).

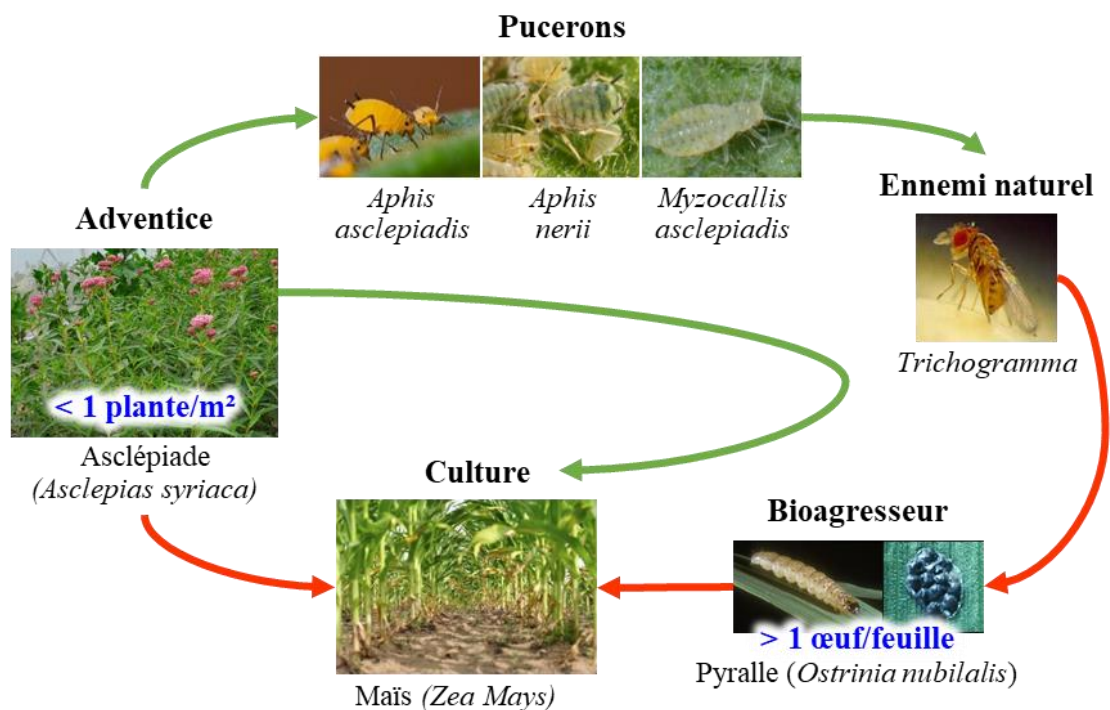


Figure 27 : Schéma représentant comment la contribution d'une adventice au service de contrôle biologique peut contrebalancer sa compétition pour la culture, d'après DiTommaso et al. (2016). Les flèches vertes représentent des interactions positives et les flèches rouges des interactions négatives. Lorsque la densité d'adventice est inférieure à 1 plante/m² et que le nombre d'œufs de pyrale est supérieur à 1/feuille, le bénéfice de la présence de l'asclépiade est supérieur à sa nuisibilité.

3.2 Contribution potentielle, service et bénéfice

Cette thèse a mobilisé les notions et concepts de services écosystémiques pour essayer de mieux comprendre les relations entre gestion agricole et les (dis)services rendus par la flore adventice. Dans les faits, peu de travaux étaient disponibles et notre étude a essentiellement contribué à mieux comprendre par quels mécanismes la gestion agricole impactait la contribution potentielle des adventices à la fourniture de services écosystémiques.

Les résultats que nous avons acquis ouvrent cependant la voie à de futures études dont l'objectif pourrait être de mettre en regard ces contributions potentielles avec des mesures de fonctions ou de services. Les indicateurs que nous avons développés traduisent par exemple une quantité de ressources disponibles pour des organismes fournissant des services, et il serait intéressant de mesurer si ces ressources sont effectivement consommées et dans quelles conditions (Gallé et al., 2020). Ici, la gestion agricole et les caractéristiques paysagères seront déterminantes pour expliquer la présence et l'abondance de ces organismes, et donc si les ressources produites par les adventices ont une utilité. Des études intégrant des estimations de taille de populations de pollinisateurs, d'auxiliaires et de ravageurs au sein des parcelles (Smith et al., 2020; Steffan-Dewenter and Tscharntke, 1999), mais aussi de gain de pollinisation pour les cultures, de gain de prédation et de parasitisme et d'augmentation ou diminution du rendement de la culture (Gaba et al., 2020; Schumacher et al., 2020) seraient particulièrement utiles.

La question des bénéficiaires des (dis)services associés à la flore adventice est également cruciale. Nous avons fait le choix de considérer ici des aspects qui relevaient de services potentiels à un bénéficiaire principal, l'agriculteur. En tant que gestionnaire des parcelles agricoles, les aspects traités dans ce travail sont ceux qui pourraient intéresser le plus les agriculteurs s'ils en perçoivent un bénéfice, et ainsi potentiellement modifier leur gestion agricole pour obtenir de meilleurs compromis. D'autres services au bénéfice de l'agriculteur pourraient être intégrés dans de futures études, comme la réduction de l'érosion ou de la lixiviation, ou d'autres aspects de la nuisibilité, comme la pollution de la récolte ou le support de pathogènes (Mézière et al., 2013). De telles études seront nécessaires, car la mise en évidence de ces bénéfices est une première étape qui est un préalable nécessaire pour échanger avec les agriculteurs sur de possibles modifications de leurs choix de gestion. Cependant, pour que les agriculteurs adoptent réellement les systèmes identifiés comme favorisant les compromis, la mise en place d'expérimentations avec eux et/ou chez eux pourrait être nécessaire. Enfin, bien sûr, les agriculteurs ne sont pas les seuls bénéficiaires des services associés à la flore adventice

et d'autres acteurs pourraient être considérés. Par exemple, les adventices peuvent produire des composés toxiques ou allergènes pouvant être un problème de santé publique (Thibaudon et al., 2004). Ainsi, laisser fleurir des adventices favorise le service de pollinisation, mais peut générer un problème de santé publique (Colbach et al., 2020a). D'autre part, elles peuvent également contribuer à la beauté du paysage, rendant ainsi un service culturel (van Berkel and Verburg, 2014). La réduction de l'érosion ou de la lixiviation (Moreau et al., 2020) contribuent également à la qualité de l'eau qui est aussi un bien commun. L'agriculteur, gestionnaire des parcelles, pourrait donc être rémunéré pour la fourniture de ces biens communs et ainsi devenir indirectement un bénéficiaire de ces services.

Bibliographie



- Ackerly, D., Knight, C., Weiss, S., Barton, K., Starmer, K., 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130, 449–457. <https://doi.org/10.1007/s004420100805>
- Adeux, G., Munier-Jolain, N., Meunier, D., Farcy, P., Carlesi, S., Barberi, P., Cordeau, S., 2019a. Diversified grain-based cropping systems provide long-term weed control while limiting herbicide use and yield losses. *Agron. Sustain. Dev.* 39, 42. <https://doi.org/10.1007/s13593-019-0587-x>
- Adeux, G., Vieren, E., Carlesi, S., Barberi, P., Munier-Jolain, N., Cordeau, S., 2019b. Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nat. Sustain.* 2, 1018–1026. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0415-y>
- Albert, C., Aronson, J., Fürst, C., Opdam, P., 2014. Integrating ecosystem services in landscape planning: requirements, approaches, and impacts. *Landsc. Ecol.* 29, 1277–1285. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0085-0>
- Alford, D.V., Nilsson, C., Ulber, B., 2003. Insect pests of oilseed rape crops. *Biocontrol Oilseed Rape Pests* 1. <https://doi.org/10.1002/9780470750988.ch2>
- Alignier, A., Bretagnolle, V., Petit, S., 2012. Spatial patterns of weeds along a gradient of landscape complexity. *Basic Appl. Ecol.* 13, 328–337. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.05.005>
- Alignier, A., Ricci, B., Bijou-Duval, L., Petit, S., 2013. Identifying the relevant spatial and temporal scales in plant species occurrence models: The case of arable weeds in landscape mosaic of crops. *Ecol. Complex.* 15, 17–25. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.01.007>
- Alignier, A., Raymond, L., Deconchat, M., Menozzi, P., Monteil, C., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., Ouin, A., 2014. The effect of semi-natural habitats on aphids and their natural enemies across spatial and temporal scales. *Biol. Control* 77, 76–82. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.06.006>
- Alignier, A., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Baraibar, B., Fahrig, L., Giralt, D., Gross, N., Martin, J., Recasens, J., Sirami, C., Siriwardena, G., Bøsem Baillod, A., Bertrand, C., Carrié, R., Hass, A., Henckel, L., Miguët, P., Badenhauer, I., Baudry, J., Bota, G., Bretagnolle, V., Brotons, L., Burel, F., Calatayud, F., Clough, Y., Georges, R., Gibon, A., Girard, J., Lindsay, K., Minano, J., Mitchell, S., Patry, N., Poulin, B., Tschamtké, T., Vialatte, A., Violle, C., Yaverscovski, N., Batáry, P., 2020. Configurational crop heterogeneity increases within-field plant diversity. *J. Appl. Ecol.* 57, 654–663. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13585>
- Allan, E., Manning, P., Alt, F., Binkenstein, J., Blaser, S., Blüthgen, N., Böhm, S., Grassein, F., Hölzel, N., Klaus, V.H., Kleinebecker, T., Morris, E.K., Oelmann, Y., Prati, D., Renner, S.C., Rillig, M.C., Schaefer, M., Schlöter, M., Schmitt, B., Schöning, I., Schrupf, M., Solly, E., Sorkau, E., Steckel, J., Steffen-Dewenter, I., Stempfhuber, B., Tschapka, M., Weiner, C.N., Weisser, W.W., Werner, M., Westphal, C., Wilcke, W., Fischer, M., 2015. Land use intensification alters ecosystem multifunctionality via loss of biodiversity and changes to functional composition. *Ecol. Lett.* 18, 834–843. <https://doi.org/10.1111/ele.12469>
- Andert, S., Bürger, J., Stein, S., Gerowitt, B., 2016. The influence of crop sequence on fungicide and herbicide use intensities in North German arable farming. *Eur. J. Agron.* 77, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.04.003>
- Andreasen, C., Stryhn, H., Streibig, J.C., 1996. Decline of the Flora in Danish Arable Fields. *J. Appl. Ecol.* 33, 619. <https://doi.org/10.2307/2404990>
- Andreasen, C., Stryhn, H., 2008. Increasing weed flora in Danish arable fields and its importance for biodiversity: Increasing flora in Danish fields. *Weed Res.* 48, 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00603.x>
- Aouadi, N., Aubertot, J.N., Caneill, J., Munier-Jolain, N., 2015. Analyzing the impact of the farming context and environmental factors on cropping systems: A regional case study in Burgundy. *Eur. J. Agron.* 66, 21–29. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.02.006>
- Arai, M., Minamiya, Y., Tsuzura, H., Watanabe, Y., Yagioka, A., Kaneko, N., 2014. Changes in water stable aggregate and soil carbon accumulation in a no-tillage with weed mulch management site after conversion from conventional management practices. *Geoderma* 221, 50–60. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.01.022>
- Araj, S.-E., Wratten, S.D., 2015. Comparing existing weeds and commonly used insectary plants as floral resources for a parasitoid. *Biol. Control* 81, 15–20. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.11.003>
- Armengot, L., José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Romero-Puente, A., Sans, F.X., 2011. Landscape and land-use effects on weed flora in Mediterranean cereal fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 142, 311–317. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2011.06.001>

- Aubertot, J.-N., Robin, M.-H., 2013. Injury Profile SIMulator, a qualitative aggregative modelling framework to predict crop injury profile as a function of cropping practices, and the abiotic and biotic environment. I. Conceptual bases. *PLoS ONE* 8, e73202. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073202>
- Awan, T.H., Chauhan, B.S., 2016. Effect of emergence time, inter- and intra-specific competition on growth and fecundity of *Echinochloa crus-galli* in dry-seeded rice. *Crop Prot.* 87, 98–107. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.05.004>
- Azaizeh, H.A., Marschner, H., Römheld, V., Wittenmayer, L., 1995. Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and other soil microorganisms on growth, mineral nutrient acquisition and root exudation of soil-grown maize plants. *Mycorrhiza* 5, 321–327. <https://doi.org/10.1007/BF00207404>
- Backhaus, W., 1992. Color vision in honeybees. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 16, 1–12. [https://doi.org/10.1016/S0149-7634\(05\)80045-4](https://doi.org/10.1016/S0149-7634(05)80045-4)
- Baessler, C., Klotz, S., 2006. Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agric. Ecosyst. Environ.* 115, 43–50. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.12.007>
- Baker, H.G., Baker, I., 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. *Biol. Nectaries* 126–152.
- Ball, D.A., 1992. Weed seedbank response to tillage, herbicides, and crop rotation sequence. *Weed Sci.* 40, 654–659. <https://doi.org/10.1017/S0043174500058264>
- Barberi, P., Silvestri, N., Bonari, E., 1997. Weed communities of winter wheat as influenced by input level and rotation. *Weed Res.* 37, 301–313. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.1997.d01-53.x>
- Barberi, P., Lo Cascio, B., 2001. Long-term tillage and crop rotation effects on weed seedbank size and composition. *Weed Res.* 41, 325–340. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2001.00241.x>
- Barberi, P., Bocci, G., Carlesi, S., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., 2018. Linking species traits to agroecosystem services: a functional analysis of weed communities. *Weed Res.* 58, 76–88. <https://doi.org/10.1111/wre.12283>
- Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles. In: 5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises herbes. INRA, Dijon, 59–68.
- Barré, K., Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., 2018. Weed control method drives conservation tillage efficiency on farmland breeding birds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 256, 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.01.004>
- Begg, G.S., Cook, S.M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., Lövei, G.L., Mansion-Vaquie, A., Pell, J.K., Petit, S., Quesada, N., Ricci, B., Wratten, S.D., Birch, A.N.E., 2017. A functional overview of conservation biological control. *Crop Prot.* 97, 145–158. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008>
- Beillouin, D., Ben-Ari, T., Malézieux, E., Seufert, V., Makowski, D., 2020. Benefits of crop diversification for biodiversity and ecosystem services (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2020.09.30.320309>
- Benton, T.G., Vickery, J.A., Wilson, J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.* 18, 182–188. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00011-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00011-9)
- Benvenuti, S., Macchia, M., Stefani, A., 1994. Effects of shade on reproduction and some morphological characteristics of *Abutilon theophrasti* Medicos, *Datura stramonium* L. and *Sorghum halepense* L. *Pers. Weed Res.* 34, 283–288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1994.tb01996.x>
- Birkhofer, K., Rusch, A., Andersson, G.K.S., Bommarco, R., Dänhardt, J., Ekbom, B., Jönsson, A., Lindborg, R., Olsson, O., Rader, R., Stjernman, M., Williams, A., Hedlund, K., Smith, H.G., 2018. A framework to identify indicator species for ecosystem services in agricultural landscapes. *Ecol. Indic.* 91, 278–286. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.04.018>
- Bischoff, A., Mahn, E.-G., 2000. The effects of nitrogen and diaspore availability on the regeneration of weed communities following extensification. *Agric. Ecosyst. Environ.* 77, 237–246. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00104-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00104-8)
- Blackshaw, R.E., Larney, F.O., Lindwall, C.W., Kozub, G.C., 1994. Crop Rotation and Tillage Effects on Weed Populations on the Semi-Arid Canadian Prairies. *Weed Technol.* 8, 231–237. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00038707>
- Blackshaw, R.E., Brandt, R.N., Janzen, H.H., Entz, T., Grant, C.A., Derksen, D.A., 2003. Differential response of weed species to added nitrogen. *Weed Sci.* 51, 532–539. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2003\)051\[0532:DROWST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2003)051[0532:DROWST]2.0.CO;2)
- Blackshaw, R.E., Molnar, L.J., Janzen, H.H., 2004. Nitrogen fertilizer timing and application method affect weed growth and competition with spring wheat. *Weed Sci.* 52, 614–622. <https://doi.org/10.1614/WS-03-104R>

- 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 Res.* 58, 151–164. <https://doi.org/10.1111/wre.12303>
- Bockstaller, C., Girardin, P., 2003. How to validate environmental indicators. *Agric. Syst.* 76, 639–653. [https://doi.org/10.1016/S0308-521X\(02\)00053-7](https://doi.org/10.1016/S0308-521X(02)00053-7)
- Boeraeve, F., Dendoncker, N., Cornélis, J.-T., Degruene, F., Dufrêne, M., 2020. Contribution of agroecological farming systems to the delivery of ecosystem services. *J. Environ. Manage.* 260, 109576. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109576>
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D.A., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 26, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.01.009>
- Bommarco, R., Marini, L., Vaissière, B.E., 2012. Insect pollination enhances seed yield, quality, and market value in oilseed rape. *Oecologia* 169, 1025–1032. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2271-6>
- Booth, B.D., Swanton, C.J., 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Sci.* 50, 2–13. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0002:AIATAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0002:AIATAT]2.0.CO;2)
- Borger, C.P.D., Michael, P.J., Mandel, R., Hashem, A., Bowran, D., Renton, M., 2012. Linking field and farmer surveys to determine the most important changes to weed incidence: Changes in weed occurrence. *Weed Res.* 52, 564–574. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00950.x>
- Borgy, B., Perronne, R., Kohler, C., Grison, A.-L., Amiaud, B., Gaba, S., 2016. Changes in functional diversity and intraspecific trait variability of weeds in response to crop sequences and climate. *Weed Res.* 56, 102–113. <https://doi.org/10.1111/wre.12190>
- Boström, U., Fogelfors, H., 2002. Long-term effects of herbicide-application strategies on weeds and yield in spring-sown cereals. *Weed Sci.* 50, 196–203. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0196:LTEOHA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0196:LTEOHA]2.0.CO;2)
- 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. *Am. J. Bot.* 106, 90–100. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1213>
- Boutin, C., Jobin, B., 1998. Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecol. Appl.* 8, 544–557. <https://doi.org/10.2307/2641092>
- Bretagnolle, F., Matejcek, A., Gregoire, S., Reboud, X., Gaba, S., 2016. Determination of fatty acids content, global antioxidant activity and energy value of weed seeds from agricultural fields in France. *Weed Res.* 56, 78–95. <https://doi.org/10.1111/wre.12188>
- Bretagnolle, V., Gaba, S., 2015. Weeds for bees? A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 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: Functional links between plants and beetles. *J. Anim. Ecol.* 81, 4–13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01897.x>
- Burd, M., 1999. Flower number and floral components in ten angiosperm species: an examination of assumptions about trade-offs in reproductive evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 68, 579–592. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01189.x>
- Bürger, J., Günther, A., de Mol, F., Gerowitt, B., 2012. Analysing the influence of crop management on pesticide use intensity while controlling for external sources of variability with Linear Mixed Effects Models. *Agric. Syst.* 111, 13–22. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2012.05.002>
- Bürger, J., Darmency, H., Granger, S., Guyot, S.H.M., Messéan, A., Colbach, N., 2015. Simulation study of the impact of changed cropping practices in conventional and GM maize on weeds and associated biodiversity. *Agric. Syst.* 137, 51–63. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2015.03.009>
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P., 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65, 23–35. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-1029-6>
- Byrnes, J.E.K., Gamfeldt, L., Isbell, F., Lefcheck, J.S., Griffin, J.N., Hector, A., Cardinale, B.J., Hooper, D.U., Dee, L.E., Emmett Duffy, J., 2014. Investigating the relationship between biodiversity and ecosystem

- multifunctionality: challenges and solutions. *Methods Ecol. Evol.* 5, 111–124. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12143>
- Cadotte, M.W., Arnillas, C.A., Livingstone, S.W., Yasui, S.-L.E., 2015. Predicting communities from functional traits. *Trends Ecol. Evol.* 30, 510–511. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.07.001>
- Campagne, C.S., Roche, P.K., Salles, J.-M., 2018. Looking into Pandora’s Box: Ecosystem disservices assessment and correlations with ecosystem services. *Ecosyst. Serv.* 30, 126–136. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2018.02.005>
- Cane, J.H., 2016. Adult pollen diet essential for egg maturation by a solitary *Osmia* bee. *J. Insect Physiol.* 95, 105–109. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.09.011>
- Cartar, R.V., 2009. Resource-tracking by bumble bees: What explains local responses to density of bergamot (*Monarda fistulosa*) flowers? *Écoscience* 16, 470–475. <https://doi.org/10.2980/16-4-3209>
- Carvalho, L.G., Seymour, C.L., Veldtman, R., Nicolson, S.W., 2010. Pollination services decline with distance from natural habitat even in biodiversity-rich areas: Sub-tropics crop pollination limitation. *J. Appl. Ecol.* 47, 810–820. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01829.x>
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S., Nicolson, S.W., 2011. Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity: Weeds maximize nature benefits to crops. *Ecol. Lett.* 14, 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01579.x>
- Castro, A.J., Verburg, P.H., Martín-López, B., García-Llorente, M., Cabello, J., Vaughn, C.C., López, E., 2014. Ecosystem service trade-offs from supply to social demand: A landscape-scale spatial analysis. *Landsc. Urban Plan.* 132, 102–110. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.08.009>
- Cerdán, P.D., Chory, J., 2003. Regulation of flowering time by light quality. *Nature* 423, 881–885. <https://doi.org/10.1038/nature01636>
- Chabert, A., Sarthou, J.-P., 2020. Conservation agriculture as a promising trade-off between conventional and organic agriculture in bundling ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 292, 106815. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106815>
- Chantre, E., Cardona, A., 2014. Trajectories of French Field Crop Farmers Moving Toward Sustainable Farming Practices: Change, Learning, and Links with the Advisory Services. *Agroecol. Sustain. Food Syst.* 38, 573–602. <https://doi.org/10.1080/21683565.2013.876483>
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonnin, P., Rattier, T., 2020. An agro-environmental mowing regime favors the number of inflorescences and flower-visiting insects but not ground beetles of herbaceous boundaries of arable fields. *Basic Appl. Ecol.* 48, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2020.06.002>
- Chauhan, B.S., Singh, R.G., Mahajan, G., 2012. Ecology and management of weeds under conservation agriculture: A review. *Crop Prot.* 38, 57–65. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.03.010>
- Clough, Y., Kirchweyer, S., Kantelhardt, J., 2020. Field sizes and the future of farmland biodiversity in European landscapes. *Conserv. Lett.* <https://doi.org/10.1111/conl.12752>
- Colbach, N., Biju-Duval, L., Gardarin, A., Granger, S., Guyot, S.H.M., Mézière, D., Munier-Jolain, N., Petit, S., 2014. The role of models for multicriteria evaluation and multiobjective design of cropping systems for managing weeds. *Weed Res.* 54, 541–555. <https://doi.org/10.1111/wre.12112>
- Colbach, N., Cordeau, S., 2018. Reduced herbicide use does not increase crop yield loss if it is compensated by alternative preventive and curative measures. *Eur. J. Agron.* 94, 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.12.008>
- Colbach, N., Cordeau, S., Garrido, A., Granger, S., Laughlin, D., Ricci, B., Thomson, F., Messéan, A., 2018. Landsharing vs landsparing: How to reconcile crop production and biodiversity? A simulation study focusing on weed impacts. *Agric. Ecosyst. Environ.* 251, 203–217. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.005>
- Colbach, N., Gardarin, A., Moreau, D., 2019. The response of weed and crop species to shading: Which parameters explain weed impacts on crop production? *Field Crops Res.* 238, 45–55. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2019.04.008>
- Colbach, N., Chauvel, B., Messéan, A., Villerd, J., Bockstaller, C., 2020a. Feeding pollinators from weeds could promote pollen allergy. A simulation study. *Ecol. Indic.* 117, 106635. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106635>
- Colbach, N., Petit, S., Chauvel, B., Deytieux, V., Lechenet, M., Munier-Jolain, N., Cordeau, S., 2020b. The pitfalls of relating weeds, herbicide use and crop yield: don’t fall into the trap! A critical review. *Front. Agron.* <https://doi.org/doi:10.3389/fagro.2020.615470>

- Cordeau, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2010. Relative importance of farming practices and landscape context on the weed flora of sown grass strips. *Agric. Ecosyst. Environ.* 139, 595–602. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.10.002>
- Cordeau, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2011. Farmers' fears and agro-economic evaluation of sown grass strips in France. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 463–473. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0004-6>
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2012a. The impact of sown grass strips on the spatial distribution of weed species in adjacent boundaries and arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 155, 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.03.022>
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2012b. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Res.* 52, 88–97. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00892.x>
- Cordeau, S., Ryan, M.R., Bohan, D.A., Reboud, X., Chauvel, B., 2017a. Which traits allow weed species to persist in grass margin strips? *Weed Sci.* 65, 381–394. <https://doi.org/10.1017/wsc.2016.39>
- Cordeau, S., Smith, R., Gallandt, E., Brown, B., Salon, P., DiTommaso, A., Ryan, M., 2017b. Disentangling the Effects of Tillage Timing and Weather on Weed Community Assembly. *Agriculture* 7, 66. <https://doi.org/10.3390/agriculture7080066>
- Cordeau, S., Smith, R.G., Gallandt, E.R., Brown, B., Salon, P., DiTommaso, A., Ryan, M.R., 2017c. Timing of Tillage as a Driver of Weed Communities. *Weed Sci.* 65, 504–514. <https://doi.org/10.1017/wsc.2017.26>
- Cordeau, S., Schwartz, M., 2019. Perception of weeds by farmers, crop advisors and researchers in France., in: 24e Conférence Du COLUMA: Journées Internationales Sur La Lutte Contre Les Mauvaises Herbes, Orleans, France, 3, 4 et 5 Décembre 2019. Végéphyll–Association pour la santé des végétaux.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G.A. van der, Pausas, J.G., Poorter, H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Corselius, K.L., Simmons, S.R., Flora, C.B., 2003. Farmer perspectives on cropping systems diversification in northwestern Minnesota. *Agric. Hum. Values* 20, 371–383. <https://doi.org/10.1023/B:AHUM.0000005148.00229.70>
- Cousens, R., 1985. A simple model relating yield loss to weed density. *Ann. Appl. Biol.* 107, 239–252. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1985.tb01567.x>
- Crowder, D.W., Jabbour, R., 2014. Relationships between biodiversity and biological control in agroecosystems: Current status and future challenges. *Biol. Control* 75, 8–17. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2013.10.010>
- Daily, G., 1997. Nature's services: societal dependence on natural ecosystems. Island Press.
- Das, A., Lal, R., Patel, D.P., Idapuganti, R.G., Layek, J., Ngachan, S.V., Ghosh, P.K., Bordoloi, J., Kumar, M., 2014. Effects of tillage and biomass on soil quality and productivity of lowland rice cultivation by small scale farmers in North Eastern India. *Soil Tillage Res.* 143, 50–58. <https://doi.org/10.1016/j.still.2014.05.012>
- Davis, A.S., Hill, J.D., Chase, C.A., Johanns, A.M., Liebman, M., 2012. Increasing cropping system diversity balances productivity, profitability and environmental health. *PLoS ONE* 7, e47149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0047149>
- De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I., Milbau, A., 2006. Effect of margin strips on soil mineral nitrogen and plant biodiversity. *Agron. Sustain. Dev.* 26, 117–126. <https://doi.org/10.1051/agro:2006004>
- De Snoo, G.R., 1997. Arable flora in sprayed and unsprayed crop edges. *Agric. Ecosyst. Environ.* 66, 223–230. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(97\)00104-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(97)00104-7)
- De Snoo, G.R., Van der Poll, R.J., 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 73, 1–6. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00008-0](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00008-0)
- Dee, L.E., Allesina, S., Bonn, A., Eklöf, A., Gaines, S.D., Hines, J., Jacob, U., McDonald-Madden, E., Possingham, H., Schröter, M., Thompson, R.M., 2017. Operationalizing network theory for ecosystem service assessments. *Trends Ecol. Evol.* 32, 118–130. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.10.011>
- Derksen, D.A., Thomas, A.G., Lafond, G.P., Loepky, H.A., Swanton, C.J., 1995. Impact of post-emergence herbicides on weed community diversity within conservation-tillage systems. *Weed Res.* 35, 311–320. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1995.tb01794.x>
- Deytieux, V., Nemecek, T., Freiermuth Knuchel, R., Gaillard, G., Munier-Jolain, N., 2012. Is Integrated Weed Management efficient for reducing environmental impacts of cropping systems? A case study based on life cycle assessment. *Eur. J. Agron.* 36, 55–65. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2011.08.004>

- Diehl, E., Wolters, V., Birkhofer, K., 2012. Arable weeds in organically managed wheat fields foster carabid beetles by resource- and structure-mediated effects. *Arthropod-Plant Interact.* 6, 75–82. <https://doi.org/10.1007/s11829-011-9153-4>
- DiTommaso, A., Averill, K.M., Hoffmann, M.P., Fuchsberg, J.R., Losey, J.E., 2016. Integrating insect, resistance, and floral resource management in weed control decision-making. *Weed Sci.* 64, 743–756. <https://doi.org/10.1614/WS-D-16-00052.1>
- Doohan, D., Wilson, R., Canales, E., Parker, J., 2010. Investigating the human dimension of weed management: New tools of the trade. *Weed Sci.* 58, 503–510. <https://doi.org/10.1614/WS-D-09-00086.1>
- Doucet, C., Weaver, S.E., Hamill, A.S., Zhang, J., 1999. Separating the effects of crop rotation from weed management on weed density and diversity. *Weed Sci.* 729–735. <https://doi.org/10.1017/S0043174500091402>
- Duru, M., Therond, O., Martin, G., Martin-Clouaire, R., Magne, M.A., Justes, E., Journet, E.P., Aubertot, J.N., Savary, S., Bergez, J.E., Sarthou, J.P., 2015. How to implement biodiversity-based agriculture to enhance ecosystem services: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 1259–1281. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0306-1>
- Dutoit, T., Gerbaud, É., Ourcival, J.-M., 1999. Field boundary effects on soil seed banks and weed vegetation distribution in an arable field without weed control (Vaucluse, France). *Agronomie* 19, 579–590. <https://doi.org/10.1051/agro:19990702>
- Edwards-Jones, G., 2006. Modelling farmer decision-making: concepts, progress and challenges. *Anim. Sci.* 82, 783. <https://doi.org/10.1017/ASC2006112>
- Ehrlich, P.R., Mooney, H.A., 1983. Extinction, substitution, and ecosystem services. *BioScience* 33, 248–254. <https://doi.org/10.2307/1309037>
- Eilers, E.J., Kremen, C., Smith Greenleaf, S., Garber, A.K., Klein, A.-M., 2011. Contribution of pollinator-mediated crops to nutrients in the human food supply. *PLoS ONE* 6, e21363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021363>
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Indicator values of central European plants. *Scr. Geobot.* 18, 1–258.
- Eraud, C., Cadet, E., Powolny, T., Gaba, S., Bretagnolle, F., Bretagnolle, V., 2015. Weed seeds, not grain, contribute to the diet of wintering skylarks in arable farmlands of Western France. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 151–161. <https://doi.org/10.1007/s10344-014-0888-y>
- Evans, D.M., Pocock, M.J.O., Brooks, J., Memmott, J., 2011. Seeds in farmland food-webs: Resource importance, distribution and the impacts of farm management. *Biol. Conserv.* 144, 2941–2950. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.08.013>
- Falster, D.S., Westoby, M., 2003. Plant height and evolutionary games. *Trends Ecol. Evol.* 18, 337–343. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00061-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00061-2)
- Foley, J.A., Ramankutty, N., Brauman, K.A., Cassidy, E.S., Gerber, J.S., Johnston, M., Mueller, N.D., O’Connell, C., Ray, D.K., West, P.C., Balzer, C., Bennett, E.M., Carpenter, S.R., Hill, J., Monfreda, C., Polasky, S., Rockström, J., Sheehan, J., Siebert, S., Tilman, D., Zaks, D.P.M., 2011. Solutions for a cultivated planet. *Nature* 478, 337–342. <https://doi.org/10.1038/nature10452>
- Fowler, D., 2003. Crop nitrogen demand and grain protein concentration of spring and winter wheat. *Agron. J.* 95, 260–265. <https://doi.org/10.2134/agronj2003.2600>
- Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., 2012. Package ‘car.’ Vienna R Found. Stat. Comput.
- Franklin, K.A., Whitelam, G.C., 2005. Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. *Ann. Bot.* 96, 169–175. <https://doi.org/10.1093/aob/mci165>
- Frei, B., Guenay, Y., Bohan, D.A., Traugott, M., Wallinger, C., 2019. Molecular analysis indicates high levels of carabid weed seed consumption in cereal fields across Central Europe. *J. Pest Sci.* 92, 935–942. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01109-5>
- Frias, B.E.D., Barbosa, C.D., Lourenço, A.P., 2016. Pollen nutrition in honey bees (*Apis mellifera*): impact on adult health. *Apidologie* 47, 15–25. <https://doi.org/10.1007/s13592-015-0373-y>
- Fried, G., Norton, L.R., Reboud, X., 2008. Environmental and management factors determining weed species composition and diversity in France. *Agric. Ecosyst. Environ.* 128, 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.05.003>

- Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., 2009a. A functional analysis of large-scale temporal shifts from 1970 to 2000 in weed assemblages of sunflower crops in France. *J. Veg. Sci.* 20, 49–58. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.05284.x>
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X., 2009b. Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Conserv.* 142, 238–243. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.029>
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agric. Ecosyst. Environ.* 158, 147–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.06.005>
- Fried, G., Chauvel, B., Reboud, X., 2015. Weed flora shifts and specialisation in winter oilseed rape in France. *Weed Res.* 55, 514–524. <https://doi.org/10.1111/wre.12164>
- Fried, G., Villers, A., Porcher, E., 2018. Assessing non-intended effects of farming practices on field margin vegetation with a functional approach. *Agric. Ecosyst. Environ.* 261, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2018.03.021>
- Fried, G., Chauvel, B., Munoz, F., Reboud, X., 2019. Which traits make weeds more successful in maize crops? Insights from a three-decade monitoring in France. *Plants* 9, 40. <https://doi.org/10.3390/plants9010040>
- Fu, B.-J., Su, C.-H., Wei, Y.-P., Willett, I.R., Lu, Y.-H., Liu, G.-H., 2011. Double counting in ecosystem services valuation: causes and countermeasures. *Ecol. Res.* 26, 1–14.
- Fuglie, K.O., 1999. Conservation tillage and pesticide use in the cornbelt. *J. Agric. Appl. Econ.* 31, 133–147. <https://doi.org/10.1017/S0081305200028831>
- Fumanal, B., Chauvel, B., Bretagnolle, F., 2007. Estimation of pollen and seed production of common ragweed in France. *Ann. Agric. Environ. Med.* 14, 233–236.
- Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V., Petit, S., 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 318–323. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.06.005>
- Gaba, S., Collas, C., Powolny, T., Bretagnolle, F., Bretagnolle, V., 2014. Skylarks trade size and energy content in weed seeds to maximize total ingested lipid biomass. *Behav. Processes* 108, 142–150. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.10.004>
- 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 Res.* 57, 123–147. <https://doi.org/10.1111/wre.12245>
- Gaba, S., Deroulers, P., Bretagnolle, F., Bretagnolle, V., 2019. Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (Coleoptera, Carabidae) within the smallest seeds. *Weed Res.* 59, 170–179. <https://doi.org/10.1111/wre.12354>
- Gaba, S., Cheviron, N., Perrot, T., Piutti, S., Gautier, J.-L., Bretagnolle, V., 2020. Weeds enhance multifunctionality in arable lands in South-West of France. *Front. Sustain. Food Syst.* 4, 71. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.00071>
- Gabriel, D., Sait, S.M., Hodgson, J.A., Schmutz, U., Kunin, W.E., Benton, T.G., 2010. Scale matters: the impact of organic farming on biodiversity at different spatial scales: Scale matters in organic farming. *Ecol. Lett.* 13, 858–869. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01481.x>
- Gallé, R., Geppert, C., Földesi, R., Tschardtke, T., Batáry, P., 2020. Arthropod functional traits shaped by landscape-scale field size, local agri-environment schemes and edge effects. *Basic Appl. Ecol.* 48, 102–111. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2020.09.006>
- Gardarin, A., Dürr, C., Mannino, M.R., Busset, H., Colbach, N., 2010. Seed mortality in the soil is related to seed coat thickness. *Seed Sci. Res.* 20, 243–256. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000255>
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.-P., Thebault, A., Vile, D., Zarovali, M.P., 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 european sites. *Ann. Bot.* 99, 967–985. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl215>

- Gaudet, C.L., Keddy, P.A., 1988. A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature* 334, 242–243. <https://doi.org/10.1038/334242A0>
- Gerowitt, B., Bertke, E., Hespelt, S.-K., Tute, C., 2003. Towards multifunctional agriculture - weeds as ecological goods? *Weed Res.* 43, 227–235. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00340.x>
- Ghadim, A.K.A., Pannell, D.J., Burton, M.P., 2005. Risk, uncertainty, and learning in adoption of a crop innovation. *Agric. Econ.* 33, 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1574-0862.2005.00433.x>
- Gibbons, D.W., Bohan, D.A., Rothery, P., Stuart, R.C., Haughton, A.J., Scott, R.J., Wilson, J.D., Perry, J.N., Clark, S.J., Dawson, R.J.G., Firbank, L.G., 2006. Weed seed resources for birds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 273, 1921–1928. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3522>
- Girardin, P., Bockstaller, C., Van der Werf, H., 1999. Indicators: Tools to evaluate the environmental impacts of farming systems. *J. Sustain. Agric.* 13, 5–21. https://doi.org/10.1300/J064v13n04_03
- Godinho, I., 1984. Les définitions d' "adventice" et de "mauvaise herbe." *Weed Res.* 24, 121–125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1984.tb00579.x>
- Gravesen, L., 2003. The Treatment Frequency Index: an indicator for pesticide use and dependency as well as overall load on the environment, in: *Reducing Pesticide Dependency in Europe to Protect Health, Environment and Biodiversity*, Copenhagen, Pesticides Action Network Europe (PAN), Pure Conference.
- Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R., Kremen, C., 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153, 589–596. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0752-9>
- Greig-Smith, P.W., Wilson, M.F., 1985. Influences of seed size, nutrient composition and phenolic content on the preferences of bullfinches feeding in ash trees. *Oikos* 47–54. <https://doi.org/10.2307/3544042>
- Grundy, A.C., Mead, A., Burston, S., Overs, T., 2004. Seed production of *Chenopodium album* in competition with field vegetables. *Weed Res.* 44, 271–281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2004.00399.x>
- Guerci, M., Bava, L., Zucali, M., Sandrucci, A., Penati, C., Tamburini, A., 2013. Effect of farming strategies on environmental impact of intensive dairy farms in Italy. *J. Dairy Res.* 80, 300–308. <https://doi.org/10.1017/S0022029913000277>
- Guillem, E.E., Barnes, A.P., Rounsevell, M.D.A., Renwick, A., 2012. Refining perception-based farmer typologies with the analysis of past census data. *J. Environ. Manage.* 110, 226–235. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.06.020>
- Guinet, M., Nicolardot, B., Revellin, C., Durey, V., Carlsson, G., Voisin, A.-S., 2018. Comparative effect of inorganic N on plant growth and N₂ fixation of ten legume crops: towards a better understanding of the differential response among species. *Plant Soil* 432, 207–227. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3788-1>
- Gunton, R.M., Petit, S., Gaba, S., 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics: Traits relating weed communities to crops. *J. Veg. Sci.* 22, 541–550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01273.x>
- Gutteridge, R.J., Zhang, J.-P., Jenkyn, J.F., Bateman, G.L., 2005. Survival and multiplication of *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici* (the wheat take-all fungus) and related fungi on different wild and cultivated grasses. *Appl. Soil Ecol.* 29, 143–154.
- Haas, H., 1982. Changing patterns of weed distribution as a result of herbicide use and other agronomic factors. *Herbic. Resist. Plants* 57–79.
- Haines-Young, R., Potschin, M., 2010. Proposal for a common international classification of ecosystem goods and services (CICES) for integrated environmental and economic accounting. *Eur. Environ. Agency* 30.
- Haines-Young, R., Potschin, M., 2012. Common international classification of ecosystem services (CICES, Version 4.1). *Eur. Environ. Agency* 33.
- Hanzlik, K., Gerowitt, B., 2016. Methods to conduct and analyse weed surveys in arable farming: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 36, 11. <https://doi.org/10.1007/s13593-015-0345-7>
- Hass, A.L., Brachmann, L., Batáry, P., Clough, Y., Behling, H., Tschardt, T., 2019. Maize-dominated landscapes reduce bumblebee colony growth through pollen diversity loss. *J. Appl. Ecol.* 56, 294–304. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13296>
- Hausmann, C., Wäckers, F.L., Dorn, S., 2005. Sugar convertibility in the parasitoid *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae). *Arch. Insect Biochem. Physiol. Publ. Collab. Entomol. Soc. Am.* 60, 223–229. <https://doi.org/10.1002/arch.20093>

- Hawes, C., Squire, G.R., Hallett, P.D., Watson, C.A., Young, M., 2010. Arable plant communities as indicators of farming practice. *Agric. Ecosyst. Environ.* 138, 17–26. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.03.010>
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A., Kattari, D., 1997. Adult feeding and lifetime reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. *Entomol. Exp. Appl.* 83, 305–315. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1997.00185.x>
- Heimpel, G.E., Jervis, M.A., 2005. Does floral nectar improve biological control by parasitoids. *Plant-Provid. Food Carniv. Insects Prot. Mutual. Its Appl. Camb. Univ. Press Camb.* 267–304. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542220.010>
- Herzog, C., Honegger, A., Hegglin, D., Wittwer, R., de Ferron, A., Verbruggen, E., Jeanneret, P., Schlöter, M., Banerjee, S., van der Heijden, M.G.A., 2019. Crop yield, weed cover and ecosystem multifunctionality are not affected by the duration of organic management. *Agric. Ecosyst. Environ.* 284, 106596. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106596>
- Hess, M., Barralis, G., Bleiholder, H., Buhr, L., Eggers, Th., Hack, H., Stauss, R., 1997. Use of the extended BBCH scale - general for the descriptions of the growth stages of mono- and dicotyledonous weed species. *Weed Res.* 37, 433–441. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.1997.d01-70.x>
- Hewson, R.T., Roberts, H.A., 1971. The effect of weed removal at different times on the yield of bulb onions. *J. Hortic. Sci.* 46, 471–483. <https://doi.org/10.1080/00221589.1971.11514426>
- Hock, S.M., Knezevic, S.Z., Martin, A.R., Lindquist, J.L., 2006. Soybean row spacing and weed emergence time influence weed competitiveness and competitive indices. *Weed Sci.* 54, 38–46. <https://doi.org/10.1614/WS-05-011R.1>
- Hogg, B.N., Nelson, E.H., Mills, N.J., Daane, K.M., 2011. Floral resources enhance aphid suppression by a hoverfly: Flowers enhance aphid suppression by a hoverfly. *Entomol. Exp. Appl.* 141, 138–144. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01174.x>
- Holland, J.M., Hutchison, M.A.S., Smith, B., Aebischer, N.J., 2006. A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. *Ann. Appl. Biol.* 148, 49–71. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2006.00039.x>
- Holland, J.M., Smith, B.M., Southway, S.E., Birkett, T.C., Aebischer, N.J., 2008. The effect of crop, cultivation and seed addition for birds on surface weed seed densities in arable crops during winter. *Weed Res.* 48, 503–511. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00663.x>
- Holland, J.M., Bianchi, F.J.J.A., Entling, M.H., Moonen, A.-C., Smith, B.M., Jeanneret, P., 2016. Structure, function and management of semi-natural habitats for conservation biological control: a review of European studies. *Pest Manag. Sci.* 72, 1638–1651. <https://doi.org/10.1002/ps.4318>
- Holmes, R.J., Froud-Williams, R.J., 2005. Post-dispersal weed seed predation by avian and non-avian predators. *Agric. Ecosyst. Environ.* 105, 23–27. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.06.005>
- Hölting, L., Beckmann, M., Volk, M., Cord, A.F., 2019. Multifunctionality assessments – More than assessing multiple ecosystem functions and services? A quantitative literature review. *Ecol. Indic.* 103, 226–235. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.04.009>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Kleijn, D., Tscharntke, T., 2006. Diversity of flower-visiting bees in cereal fields: effects of farming system, landscape composition and regional context: Pollinator diversity in organic farming. *J. Appl. Ecol.* 44, 41–49. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01259.x>
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I., Tscharntke, T., 2008. Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* 117, 354–361. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16303.x>
- Honek, A., Martinkova, Z., Jarosik, V., 2003. Ground beetles (Carabidae) as seed predators. *Eur. J. Entomol.* 100, 531–544. <https://doi.org/10.14411/eje.2003.081>
- Honek, A., Martinkova, Z., Saska, P., Pekar, S., 2007. Size and taxonomic constraints determine the seed preferences of Carabidae (Coleoptera). *Basic Appl. Ecol.* 8, 343–353. <https://doi.org/10.1016/j.baee.2006.07.002>
- Horth, L., Campbell, L., Bray, R., 2014. Wild bees preferentially visit *Rudbeckia* flower heads with exaggerated ultraviolet absorbing floral guides. *Biol. Open* 3, 221–230. <https://doi.org/10.1242/bio.20146445>
- Hyvönen, T., 2007. Can conversion to organic farming restore the species composition of arable weed communities? *Biol. Conserv.* 137, 382–390. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.02.021>

- Jabbour, R., Gallandt, E.R., Zwickle, S., Wilson, R.S., Doohan, D., 2014a. Organic farmer knowledge and perceptions are associated with on-farm weed seedbank densities in northern New England. *Weed Sci.* 62, 338–349. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00098.1>
- Jabbour, R., Zwickle, S., Gallandt, E.R., McPhee, K.E., Wilson, R.S., Doohan, D., 2014b. Mental models of organic weed management. *Renew. Agric. Food Syst.* 29, 319–333. <https://doi.org/10.2307/26334146>
- Jacot, K., Eggenschwiler, L., Richner, N., Schaffner, D., 2008. Botanical and social aspects of conservation headlands in Switzerland. *IOBC/wprs* 34, 41–44.
- Jamont, M., Dubois-Pot, C., Jaloux, B., 2014. Nectar provisioning close to host patches increases parasitoid recruitment, retention and host parasitism. *Basic Appl. Ecol.* 15, 151–160. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2014.01.001>
- Jauzein, P., 2001. Biodiversité des champs cultivés : l'enrichissement floristique. Doss. L'environnement L'INRA 21, 43–64.
- Jayanthi, R., Nalini, T., Selvamuthukumaran, T., 2019. Diversity of extra-floral nectaries (EFN) bearing plants and its ant assemblage. *Plant Arch.* 19, 1684–1691.
- Jervis, M., 1998. Functional and evolutionary aspects of mouthpart structure in parasitoid wasps. *Biol. J. Linn. Soc.* 63, 461–493. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00326.x>
- Jha, P., Kumar, V., Godara, R.K., Chauhan, B.S., 2017. Weed management using crop competition in the United States: A review. *Crop Prot.* 95, 31–37. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.06.021>
- Joenje, W., Kropff, M.J., 1987. Relative time of emergence, leaf area development and plant height as major factors in crop-weed competition, in: *British Crop Protection Conference Weeds*. pp. 971–978.
- José-María, L., Armengot, L., Blanco-Moreno, J.M., Bassa, M., Sans, F.X., 2010. Effects of agricultural intensification on plant diversity in Mediterranean dryland cereal fields: Agriculture intensity & plant diversity. *J. Appl. Ecol.* 47, 832–840. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01822.x>
- José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Armengot, L., Sans, F.X., 2011. How does agricultural intensification modulate changes in plant community composition? *Agric. Ecosyst. Environ.* 145, 77–84. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.12.020>
- José-María, L., Armengot, L., Chamorro, L., Xavier Sans, F., 2013. The conservation of arable weeds at crop edges of barley fields in northeast Spain: Arable plants at crop edges. *Ann. Appl. Biol.* 163, 47–55. <https://doi.org/10.1111/aab.12032>
- Julve, P.H., 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France [WWW Document]. Inst. Cathol. Lille Lille. URL <http://philippe.julve.pagesperso-orange.fr/catminat.htm> (accessed 4.16.20).
- Kattge, J., 2012. TRY - Categorical Traits Dataset. <https://doi.org/10.17871/TRY.3>
- Kaur, S., Kaur, R., Chauhan, B.S., 2018. Understanding crop-weed-fertilizer-water interactions and their implications for weed management in agricultural systems. *Crop Prot.* 103, 65–72. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2017.09.011>
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., Garnier, E., 2014. Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *J. Veg. Sci.* 25, 235–247. <https://doi.org/10.1111/jvs.12066>
- Keeler, K.H., 1979. Species with extrafloral nectaries in a temperate flora (Nebraska). *Prairie Nat.* 11, 33–38.
- Kew, R.B.G., 2020. Seed information database (SID). Version 7.1 [WWW Document]. URL <http://data.kew.org/sid/> (accessed 4.16.20).
- Kleijn, D., van der Voort, L.A.C., 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: The effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biol. Conserv.* 81, 57–67. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00153-X](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00153-X)
- Kleijn, D., Kohler, F., Báldi, A., Batáry, P., Concepción, E.D., Clough, Y., Díaz, M., Gabriel, D., Holzschuh, A., Knop, E., 2009. On the relationship between farmland biodiversity and land-use intensity in Europe. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 276, 903–909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1509>
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendaal, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *J. Ecol.* 96, 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
- Klotz, S., Kühn, I., Durka, W., 2002. BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. - Schriftenreihe für Vegetationskunde 38. Bonn: Bundesamt für Naturschutz.

- Knezevic, S.Z., Evans, S.P., Blankenship, E.E., Van Acker, R.C., Lindquist, J.L., 2002. Critical period for weed control: the concept and data analysis. *Weed Sci.* 50, 773–786. [https://doi.org/10.1614/0043-1745\(2002\)050\[0773:CPFWCT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1614/0043-1745(2002)050[0773:CPFWCT]2.0.CO;2)
- Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., Báldi, A., Harnos, A., 2011. Interaction of local and landscape features in the conservation of Hungarian arable weed diversity: Weed richness in Hungarian cereal fields. *Appl. Veg. Sci.* 14, 40–48. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2010.01098.x>
- Kremen, C., Ostfeld, R.S., 2005. A call to ecologists: measuring, analyzing, and managing ecosystem services. *Front. Ecol. Environ.* 3, 540–548. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0540:ACTEMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0540:ACTEMA]2.0.CO;2)
- Kremen, C., Williams, N.M., Aizen, M.A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S.G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vázquez, D.P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E.E., Greenleaf, S.S., Keitt, T.H., Klein, A.-M., Regetz, J., Ricketts, T.H., 2007. Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecol. Lett.* 10, 299–314. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01018.x>
- Kremen, C., Miles, A., 2012. Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: Benefits, externalities, and trade-offs. *Ecol. Soc.* 17. <https://doi.org/10.5751/ES-05035-170440>
- Labruyere, S., Petit, S., Ricci, B., 2018. Annual variation of oilseed rape habitat quality and role of grassy field margins for seed eating carabids in arable mosaics: Dynamics of seed eating carabids in arable mosaics. *Agric. For. Entomol.* 20, 234–245. <https://doi.org/10.1111/afe.12250>
- Lafond, V., Cordonnier, T., Mao, Z., Courbaud, B., 2017. Trade-offs and synergies between ecosystem services in uneven-aged mountain forests: evidences using Pareto fronts. *Eur. J. For. Res.* 136, 997–1012. <https://doi.org/10.1007/s10342-016-1022-3>
- Larsen, A.E., Noack, F., 2020. Impact of local and landscape complexity on the stability of field-level pest control. *Nat. Sustain.* <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00637-8>
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.* 12, 474–478. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6)
- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., Douzet, R., 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services: Plant functional traits and provision of multiple ecosystem services. *J. Ecol.* 99, 135–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01753.x>
- Lavorel, S., 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *J. Ecol.* 101, 4–8. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12031>
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., others, 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *J. Stat. Softw.* 25, 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Leatemia, J.A., Laing, J.E., Corrigan, J.E., 1995. Effects of adult nutrition on longevity, fecundity, and offspring sex ratio of *Trichogramma minutum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Can. Entomol.* 127, 245–254. <https://doi.org/10.4039/Ent127245-2>
- Lechenet, M., Dessaint, F., Py, G., Makowski, D., Munier-Jolain, N., 2017. Reducing pesticide use while preserving crop productivity and profitability on arable farms. *Nat. Plants* 3, 17008. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.8>
- Lehrer, M., 2005. Generalization of convex shapes by bees: what are shapes made of? *J. Exp. Biol.* 208, 3233–3247. <https://doi.org/10.1242/jeb.01790>
- Leius, K., 1961. Influence of food on fecundity and longevity of adults of *Itoplectis conquisitor* (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Can. Entomol.* 93, 771–780. <https://doi.org/10.4039/Ent93771-9>
- Liebman, M., Mohler, C.L., Staver, C.P., 2001. Ecological management of agricultural weeds. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.; New York.
- Lin, S., Wu, R., Yang, F., Wang, J., Wu, W., 2018. Spatial trade-offs and synergies among ecosystem services within a global biodiversity hotspot. *Ecol. Indic.* 84, 371–381. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.09.007>

- Lindborg, R., Gordon, L.J., Malinga, R., Bengtsson, J., Peterson, G., Bommarco, R., Deutsch, L., Gren, Å., Rundlöf, M., Smith, H.G., 2017. How spatial scale shapes the generation and management of multiple ecosystem services. *Ecosphere* 8, 15. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1741>
- Liu, J.G., Mahoney, K.J., Sikkema, P.H., Swanton, C.J., 2009. The importance of light quality in crop-weed competition: Light quality and crop competition. *Weed Res.* 49, 217–224. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00687.x>
- Lövei, G.L., Ferrante, M., 2017. A review of the sentinel prey method as a way of quantifying invertebrate predation under field conditions: Measuring predation pressure by sentinel prey. *Insect Sci.* 24, 528–542. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12405>
- Lundgren, J.G., Rosentrater, K.A., 2007. The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interact.* 1, 93–99. <https://doi.org/10.1007/s11829-007-9008-1>
- Lundin, O., Smith, H.G., Rundlöf, M., Bommarco, R., 2013. When ecosystem services interact: crop pollination benefits depend on the level of pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 280, 6. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2243>
- Lutman, P.J.W., 2002. Estimation of seed production by *Stellaria media*, *Sinapis arvensis* and *Tripleurospermum inodorum* in arable crops. *Weed Res.* 42, 359–369. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2002.00296.x>
- Lutman, P.J.W., Berry, K.J., Freeman, S.E., 2008. Seed production and subsequent seed germination of *Senecio vulgaris* (groundsel) grown alone or in autumn-sown crops. *Weed Res.* 48, 237–247. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00625.x>
- Lutman, P.J.W., Wright, K.J., Berry, K., Freeman, S.E., Tatnell, L., 2011. Estimation of seed production by *Myosotis arvensis*, *Veronica hederifolia*, *Veronica persica* and *Viola arvensis* under different competitive conditions: Seed production by four broad-leaved weeds. *Weed Res.* 51, 499–507. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00863.x>
- Lyytimäki, J., Sipilä, M., 2009. Hopping on one leg – The challenge of ecosystem disservices for urban green management. *Urban For. Urban Green.* 8, 309–315. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2009.09.003>
- Lyytimäki, J., 2014. Bad nature: Newspaper representations of ecosystem disservices. *Urban For. Urban Green.* 13, 418–424. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2014.04.005>
- Macé, K., Morlon, P., Munier-Jolain, N., Quéré, L., 2007. Time scales as a factor in decision-making by French farmers on weed management in annual crops. *Agric. Syst.* 93, 115–142. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2006.04.007>
- 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. *Agron. Sustain. Dev.* 40, 24. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00631-6>
- Magrini, M.-B., Anton, M., Cholez, C., Corre-Hellou, G., Duc, G., Jeuffroy, M.-H., Meynard, J.-M., Pelzer, E., Voisin, A.-S., Walrand, S., 2016. Why are grain-legumes rarely present in cropping systems despite their environmental and nutritional benefits? Analyzing lock-in in the French agrifood system. *Ecol. Econ.* 126, 152–162. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2016.03.024>
- Mahé, I., Cordeau, S., Bohan, D.A., Derrouch, D., Dessaint, F., Millot, D., Chauvel, B., 2020. Soil seedbank: old methods for new challenges in agroecology? *Ann. Appl. Biol.* 1–16. <https://doi.org/10.1111/aab.12619>
- Mahoney, K.J., Swanton, C.J., 2008. Nitrogen and light affect the adaptive traits of Common Lambsquarters (*Chenopodium album*). *Weed Sci.* 56, 81–90. <https://doi.org/10.1614/WS-07-086.1>
- Mallinger, R.E., Gibbs, J., Gratton, C., 2016. Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees’ foraging periods. *Landsc. Ecol.* 31, 1523–1535. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0332-z>
- Mamarot, J., Rodriguez, A., 2014. Mauvaises herbes des cultures. Acta, le réseau des Instituts des Filières Animales et Végétales.
- Markéta, M., Jan, M., Josef, S., 2018. Effects of selective herbicide treatment on weed community in cereal crop rotation. *Plant Soil Environ.* 64, 413–420. <https://doi.org/10.17221/289/2018-PSE>
- Marsboom, C., Vrebo, D., Staes, J., Meire, P., 2018. Using dimension reduction PCA to identify ecosystem service bundles. *Ecol. Indic.* 87, 209–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.10.049>
- Marshall, E.J.P., 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *J. Appl. Ecol.* 247–257. <https://doi.org/10.2307/2403665>

- Marshall, E.J.P., Moonen, A.C., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 5–21. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00315-2](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00315-2)
- 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 Res.* 43, 77–89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2003.00326.x>
- Marshall, E.J.P., 2009. The impact of landscape structure and sown grass margin strips on weed assemblages in arable crops and their boundaries. *Weed Res.* 49, 107–115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00670.x>
- Marshall, G.R., Jones, R.E., Wall, L.M., 1997. Tactical opportunities, risk attitude and choice of farming strategy: an application of the distribution method. *Aust. J. Agric. Resour. Econ.* 41, 499–519. <https://doi.org/10.1111/1467-8489.t01-1-00026>
- 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 288, 106698. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106698>
- Mclachlan, S.M., Swanton, C.J., Weise, S.F., Tollenaar, M., 1993a. Effect of corn-induced shading and temperature on rate of leaf appearance in Redroot Pigweed (*Amaranthus retroflexus* L.). *Weed Sci.* 41, 590–593. <https://doi.org/10.1017/S0043174500076360>
- Mclachlan, S.M., Tollenaar, M., Swanton, C.J., Weise, S.F., 1993b. Effect of corn-induced shading on dry matter accumulation, distribution, and architecture of Redroot Pigweed (*Amaranthus retroflexus*). *Weed Sci.* 41, 568–573. <https://doi.org/10.1017/S0043174500076335>
- McLachlan, S.M., Murphy, S.D., Tollenaar, M., Weise, S.F., Swanton, C.J., 1995. Light limitation of reproduction and variation in the allometric relationship between reproductive and vegetative biomass in *Amaranthus retroflexus* (Redroot Pigweed). *J. Appl. Ecol.* 32, 157. <https://doi.org/10.2307/2404425>
- McNair, J.N., Sunkara, A., Frobish, D., 2012. How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. *Seed Sci. Res.* 22, 77–95. <https://doi.org/10.1017/S0960258511000547>
- MEA, 2005. *Ecosystems and human well-being*, Island press. ed. Washington, DC.
- Meiss, H., Munier-Jolain, N., Henriot, F., Caneill, J., 2008. Effects of biomass, age and functional traits on regrowth of arable weeds after cutting Special Issue XXI, 493–500.
- Metcalf, H., Hassall, K.L., Boinot, S., Storkey, J., 2019. The contribution of spatial mass effects to plant diversity in arable fields. *J. Appl. Ecol.* 56, 1560–1574. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13414>
- Meynard, J.-M., Charrier, F., Fares, M., Le Bail, M., Magrini, M.-B., Charlier, A., Messéan, A., 2018. Socio-technical lock-in hinders crop diversification in France. *Agron. Sustain. Dev.* 38, 54. <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0535-1>
- Mézière, D., Lucas, P., Granger, S., Colbach, N., 2013. Does Integrated Weed Management affect the risk of crop diseases? A simulation case study with blackgrass weed and take-all disease. *Eur. J. Agron.* 47, 33–43. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2013.01.007>
- Mézière, D., Colbach, N., Dessaint, F., Granger, S., 2015a. Which cropping systems to reconcile weed-related biodiversity and crop production in arable crops? An approach with simulation-based indicators. *Eur. J. Agron.* 68, 22–37. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.04.004>
- Mézière, D., Petit, S., Granger, S., Biju-Duval, L., Colbach, N., 2015b. Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecol. Indic.* 48, 157–170. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.07.028>
- Milberg, P., Hallgren, E., 2004. Yield loss due to weeds in cereals and its large-scale variability in Sweden. *Field Crops Res.* 86, 199–209. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2003.08.006>
- Mohler, C.L., Callaway, M.B., 1995. Effects of Tillage and Mulch on Weed Seed Production and Seed Banks in Sweet Corn. *J. Appl. Ecol.* 32, 627. <https://doi.org/10.2307/2404658>
- Moles, A.T., Westoby, M., 2006. Seed size and plant strategy across the whole life cycle. *Oikos* 113, 91–105. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14194.x>
- Moran, P.A.P., 1950. Notes on continuous stochastic phenomena. *Biometrika* 37, 17–23. <https://doi.org/10.2307/2332142>

- Moreau, D., Milard, G., Munier-Jolain, N., 2013. A plant nitrophily index based on plant leaf area response to soil nitrogen availability. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 809–815. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0145-x>
- Moreau, D., Busset, H., Matejcek, A., Munier-Jolain, N., 2014. The ecophysiological determinants of nitrophily in annual weed species. *Weed Res.* 54, 335–346. <https://doi.org/10.1111/wre.12090>
- Moreau, D., Pointurier, O., Nicolardot, B., Villerd, J., Colbach, N., 2020. In which cropping systems can residual weeds reduce nitrate leaching and soil erosion? *Eur. J. Agron.* 119, 126015. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126015>
- Morelli, F., Jiguet, F., Sabatier, R., Dross, C., Princé, K., Tryjanowski, P., Tichit, M., 2017. Spatial covariance between ecosystem services and biodiversity pattern at a national scale (France). *Ecol. Indic.* 82, 574–586. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.04.036>
- Mortensen, D.A., Smith, R.G., 2020. Confronting barriers to cropping system diversification. *Front. Sustain. Food Syst.* 4, 10. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2020.564197>
- Müller, F., Willemsen, L., de Groot, R., 2011. Ecosystem services at the landscape scale: the need for integrative approaches. *Landsc. Online.* <https://doi.org/10.3097/LO.201023>
- Muneret, L., Mitchell, M., Seufert, V., Aviron, S., Djoudi, E., Pétilon, J., Plantegenest, M., Thiéry, D., Rusch, A., 2018. Evidence that organic farming promotes pest control. *Nat. Sustain.* 1, 361–368. <https://doi.org/10.1038/s41893-018-0102-4>
- Murphy, S.D., Clements, D.R., Belaoussoff, S., Kevan, P.G., Swanton, C.J., 2006. Promotion of weed species diversity and reduction of weed seedbanks with conservation tillage and crop rotation. *Weed Sci.* 54, 69–77. <https://doi.org/10.1614/WS-04-125R1.1>
- Nagendra, H., Reyers, B., Lavorel, S., 2013. Impacts of land change on biodiversity: making the link to ecosystem services. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 503–508. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.05.010>
- Navas, M.-L., 2012. Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning: Functional structure of weeds. *Weed Res.* 52, 479–488. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2012.00941.x>
- Nelson, E.J., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, D.R., Chan, K.M., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., Shaw, M.R., 2009. Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Front. Ecol. Environ.* 7, 4–11. <https://doi.org/10.1890/080023>
- Nelson, E.J., Daily, G.C., 2010. Modelling ecosystem services in terrestrial systems. *F1000 Biol. Rep.* 2. <https://doi.org/10.3410/B2-53>
- Nicholls, C.I., Altieri, M.A., 2013. Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 257–274. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0092-y>
- Norris, R.F., Kogan, M., 2005. Ecology of interactions between weeds and arthropods. *Annu. Rev. Entomol.* 50, 479–503. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.49.061802.123218>
- OECD (Ed.), 2001. Environmental indicators for agriculture. Methods and results. Organisation for Economic Co-operation and Development, Paris, France.
- Oerke, E.-C., 2006. Crop losses to pests. *J. Agric. Sci.* 144, 31. <https://doi.org/10.1017/S0021859605005708>
- O’Farrell, P.J., Anderson, P.M.L., 2010. Sustainable multifunctional landscapes: a review to implementation. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 2, 59–65. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2010.02.005>
- Ojeniyi, S.O., Odedina, S.A., Agbede, T.M., 2012. Soil productivity improving attributes of mexican sunflower (*Tithoniadiversifolia*) and siam weed (*Chromolaena odorata*). *Emir. J. Food Agric.* 243–247.
- Orr, D.B., Pleasants, J.M., 1996. The potential of native prairie plant species to enhance the effectiveness of the *Ostrinia nubilalis* parasitoid *Macrocentrus grandii*. *J. Kans. Entomol. Soc.* 133–143.
- Otto, S., Masin, R., Casari, G., Zanin, G., 2009. Weed–corn competition parameters in late-winter sowing in Northern Italy. *Weed Sci.* 57, 194–201. <https://doi.org/10.1614/WS-08-133.1>
- Page, E.R., Tollenaar, M., Lee, E.A., Lukens, L., Swanton, C.J., 2010. Shade avoidance: an integral component of crop-weed competition. *Weed Res.* 50, 281–288. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2010.00781.x>
- Pamminger, T., Becker, R., Himmelreich, S., Schneider, C.W., Bergtold, M., 2019a. The nectar report: quantitative review of nectar sugar concentrations offered by bee visited flowers in agricultural and non-agricultural landscapes. *PeerJ* 7, e6329. <https://doi.org/10.7717/peerj.6329>

- Pamminger, T., Becker, R., Himmelreich, S., Schneider, C.W., Bergtold, M., 2019b. Pollen report: quantitative review of pollen crude protein concentrations offered by bee pollinated flowers in agricultural and non-agricultural landscapes. *PeerJ* 7, e7394. <https://doi.org/10.7717/peerj.7394>
- Pannkuk, C.D., Papendick, R.I., Saxton, K.E., 1997. Fallow management effects on soil water storage and wheat yields in the Pacific Northwest. *Agron. J.* 89, 386–391. <https://doi.org/10.2134/agronj1997.00021962008900030004x>
- Percival, M.S., 1961. Types of nectar in angiosperms. *New Phytol.* 60, 235–281.
- Pernal, S., Currie, R., 2001. The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51, 53–68. <https://doi.org/10.1007/s002650100412>
- Perron, F., Legere, A., 2000. Effects of crop management practices on *Echinochloa crus-galli* and *Chenopodium album* seed production in a maize/soyabean rotation. *Weed Res.* 40, 535–547. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2000.00210.x>
- Perronne, R., Gaba, S., Cadet, E., Le Corre, V., 2014. The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Bot. Gallica* 161, 243–252. <https://doi.org/10.1080/12538078.2013.868320>
- Peterson, G., Allen, C.R., Holling, C.S., 1998. Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems* 1, 6–18. <https://doi.org/10.1007/s100219900002>
- Petit, S., Boursault, A., Le Guilloux, M., Munier-Jolain, N., Reboud, X., 2011. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 309–317. <https://doi.org/10.1051/agro/2010020>
- Petit, S., Alignier, A., Colbach, N., Joannon, A., Le Cœur, D., Thenail, C., 2013. Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 33, 205–217. <https://doi.org/10.1007/s13593-012-0095-8>
- Petit, S., Boursault, A., Bohan, D.A., 2014. Weed seed choice by carabid beetles (Coleoptera: Carabidae): Linking field measurements with laboratory diet assessments. *Eur. J. Entomol.* 111, 615–620. <https://doi.org/10.14411/eje.2014.086>
- Petit, S., Munier-Jolain, N., Bretagnolle, V., Bockstaller, C., Gaba, S., Cordeau, S., Lechenet, M., Mézière, D., Colbach, N., 2015. Ecological intensification through pesticide reduction: weed control, weed biodiversity and sustainability in arable farming. *Environ. Manage.* 56, 1078–1090. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0554-5>
- Petit, S., Gaba, S., Grison, A.-L., Meiss, H., Simmoneau, B., Munier-Jolain, N., Bretagnolle, V., 2016. Landscape scale management affects weed richness but not weed abundance in winter wheat fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 223, 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.02.031>
- Petit, S., Yvoz, S., Ploteau, A., Zuccolo, C., Cordeau, S., submitted. Advances in understanding the contribution of weeds to the functioning of agroecosystems., in: Kudsk, P. (Ed.), *Advances in Integrated Weed Management (IWM)*.
- Pierce, S., Brusa, G., Vagge, I., Cerabolini, B.E.L., 2013. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Funct. Ecol.* 27, 1002–1010. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12095>
- Pinke, G., Karácsony, P., Czúcz, B., Botta-Dukát, Z., Lengyel, A., 2012. The influence of environment, management and site context on species composition of summer arable weed vegetation in Hungary. *Appl. Veg. Sci.* 15, 136–144. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01158.x>
- Pinke, G., Gunton, R.M., 2014. Refining rare weed trait syndromes along arable intensification gradients. *J. Veg. Sci.* 25, 978–989. <https://doi.org/10.1111/jvs.12151>
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M., Memmott, J., 2012. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science* 335, 973–977. <https://doi.org/10.1126/science.1214915>
- Poggio, S.L., Chaneton, E.J., Ghersa, C.M., 2013. The arable plant diversity of intensively managed farmland: Effects of field position and crop type at local and landscape scales. *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 55–64. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.01.013>
- Prost, L., Reau, R., Paravano, L., Cerf, M., Jeuffroy, M.-H., 2018. Designing agricultural systems from invention to implementation: the contribution of agronomy. Lessons from a case study. *Agric. Syst.* 164, 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2018.04.009>
- Puech, C., Poggi, S., Baudry, J., Aviron, S., 2015. Do farming practices affect natural enemies at the landscape scale? *Landsc. Ecol.* 30, 125–140. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-0103-2>

- Pywell, R.F., Heard, M.S., Woodcock, B.A., Hinsley, S., Ridding, L., Nowakowski, M., Bullock, J.M., 2015. Wildlife-friendly farming increases crop yield: evidence for ecological intensification. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 282, 20151740. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1740>
- Quinio, M., De Waele, M., Dessaint, F., Biju-Duval, L., Buthiot, M., Cadet, E., Bybee-Finley, A.K., Guillemain, J.-P., Cordeau, S., 2017. Separating the confounding effects of farming practices on weeds and winter wheat production using path modelling. *Eur. J. Agron.* 82, 134–143. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2016.10.011>
- R Core Team, 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramsden, M.W., Menéndez, R., Leather, S.R., 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. *Agric. Ecosyst. Environ.* 199, 94–104. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.08.024>
- Rathke, G.-W., Behrens, T., Diepenbrock, W., 2006. Integrated nitrogen management strategies to improve seed yield, oil content and nitrogen efficiency of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): a review. *Agric. Ecosyst. Environ.* 117, 80–108. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.04.006>
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J., Habib, R., 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agron. Sustain. Dev.* 32, 273–303. <https://doi.org/10.1007/s13593-011-0022-4>
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., Bennett, E.M., 2010. Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 5242–5247. <https://doi.org/10.1073/pnas.0907284107>
- Raudsepp-Hearne, C., Peterson, G.D., 2016. Scale and ecosystem services: how do observation, management, and analysis shift with scale—lessons from Quebec. *Ecol. Soc.* 21, 16. <https://doi.org/10.5751/ES-08605-210316>
- Rees, M., 1996. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 351, 1299–1308. <https://doi.org/10.1098/rstb.1996.0113>
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 94, 13730–13734. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.25.13730>
- Reisch, C., Poschlod, P., 2009. Land use affects flowering time: seasonal and genetic differentiation in the grassland plant *Scabiosa columbaria*. *Evol. Ecol.* 23, 753–764. <https://doi.org/10.1007/s10682-008-9270-4>
- Requier, F., Odoux, J.-F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A., Bretagnolle, V., 2015. Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecol. Appl.* 25, 881–890. <https://doi.org/10.1890/14-1011.1>
- Reyers, B., Biggs, R., Cumming, G.S., Elmquist, T., Hejnowicz, A.P., Polasky, S., 2013. Getting the measure of ecosystem services: a social–ecological approach. *Front. Ecol. Environ.* 11, 268–273. <https://doi.org/10.1890/120144>
- Ricci, B., Petit, S., Allanic, C., Langot, M., Parisey, N., Poggi, S., 2018. How effective is large landscape-scale planning for reducing local weed infestations? A landscape-scale modelling approach. *Ecol. Model.* 384, 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.06.029>
- Ricci, B., Lavigne, C., Alignier, A., Aviron, S., Biju-Duval, L., Bouvier, J.C., Choisis, J.-P., Franck, P., Joannon, A., Ladet, S., Mezerette, F., Plantegenest, M., Savary, G., Thomas, C., Vialatte, A., Petit, S., 2019. Local pesticide use intensity conditions landscape effects on biological pest control. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 286, 20182898. <https://doi.org/10.1098/rspb.2018.2898>
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C., 2014. A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Indic.* 45, 320–331. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.022>
- Ríos, J.M., Mangione, A., Marone, L., 2012. Effects of nutritional and anti-nutritional properties of seeds on the feeding ecology of seed-eating birds of the Monte Desert, Argentina. *The Condor* 114, 44–55. <https://doi.org/10.1525/cond.2012.110043>
- Rodríguez, J.P., Beard, Jr., T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J., Dobson, A.P., Peterson, G.D., 2006. Trade-offs across Space, Time, and Ecosystem Services. *Ecol. Soc.* 11, art28. <https://doi.org/10.5751/ES-01667-110128>
- Rogers, C.E., 1985. Extrafloral nectar: entomological implications. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 31, 15–20. <https://doi.org/10.1093/besa/31.3.15>

- Romero, A., Chamorro, L., Sans, F.X., 2008. Weed diversity in crop edges and inner fields of organic and conventional dryland winter cereal crops in NE Spain. *Agric. Ecosyst. Environ.* 124, 97–104. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2007.08.002>
- Rosas-Guerrero, V., Aguilar, R., Martén-Rodríguez, S., Ashworth, L., Lopezaraiza-Mikel, M., Bastida, J.M., Quesada, M., 2014. A quantitative review of pollination syndromes: do floral traits predict effective pollinators? *Ecol. Lett.* 17, 388–400. <https://doi.org/10.1111/ele.12224>
- Roschewitz, I., Gabriel, D., Tschardtke, T., Thies, C., 2005. The effects of landscape complexity on arable weed species diversity in organic and conventional farming: Landscape complexity and weed species diversity. *J. Appl. Ecol.* 42, 873–882. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01072.x>
- Rotchés-Ribalta, R., Blanco-Moreno, J.M., Armengot, L., José-María, L., Sans, F.X., 2015. Which conditions determine the presence of rare weeds in arable fields? *Agric. Ecosyst. Environ.* 203, 55–61. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.01.022>
- Rotchés-Ribalta, R., Blanco-Moreno, J.M., Sans, F.X., 2020a. Reduced crop sowing density improves performance of rare arable weed species more effectively than reduced fertilisation. *Weed Res.* 60, 269–277. <https://doi.org/10.1111/wre.12423>
- Rotchés-Ribalta, R., Sans, F.X., Mayer, J., Mäder, P., 2020b. Long-term farming systems and last crop sown shape the species and functional composition of the arable weed seedbank. *Appl. Veg. Sci.* 23, 428–440. <https://doi.org/10.1111/avsc.12496>
- Rusch, A., Chaplin-Kramer, R., Gardiner, M.M., Hawro, V., Holland, J., Landis, D., Thies, C., Tschardtke, T., Weisser, W.W., Winqvist, C., Woltz, M., Bommarco, R., 2016. Agricultural landscape simplification reduces natural pest control: A quantitative synthesis. *Agric. Ecosyst. Environ.* 221, 198–204. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.039>
- Russell, M., 2015. A meta-analysis of physiological and behavioral responses of parasitoid wasps to flowers of individual plant species. *Biol. Control* 82, 96–103. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.11.014>
- Ryan, M.R., Smith, R.G., Mirsky, S.B., Mortensen, D.A., Seidel, R., 2010. Management filters and species traits: weed community assembly in long-term organic and conventional systems. *Weed Sci.* 58, 265–277. <https://doi.org/10.1614/WS-D-09-00054.1>
- Salisbury, E.J., 1909. The extra-floral nectaries of the genus *Polygonum*. *Ann. Bot.* 23, 229–242. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a089212>
- Sandhu, H.S., Wratten, S.D., Cullen, R., 2010. Organic agriculture and ecosystem services. *Environ. Sci. Policy* 13, 1–7. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2009.11.002>
- Saska, P., van der Werf, W., de Vries, E., Westerman, P.R., 2008. Spatial and temporal patterns of carabid activity-density in cereals do not explain levels of predation on weed seeds. *Bull. Entomol. Res.* 98, 169–181. <https://doi.org/10.1017/S0007485307005512>
- Schulze, E.D., Mooney, H.A., 1993. Ecosystem function of biodiversity - a summary. Presented at the Symposium on Biodiversity and Ecosystem Function, Bayreuth, Germany, pp. 497–510.
- Schumacher, M., Dieterich, M., Gerhards, R., 2020. Effects of weed biodiversity on the ecosystem service of weed seed predation along a farming intensity gradient. *Glob. Ecol. Conserv.* 24, 38. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01316>
- Seavers, G.P., Wright, K.J., 1999. Crop canopy development and structure influence weed suppression. *Weed Res.* 39, 319–328. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.1999.00148.x>
- Sebillotte, M., 1978. Itinéraires techniques et évolution de la pensée agronomique. *CR Acad Agric Fr* 64, 906–914.
- Sebillotte, M., 1990. Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. *Systèmes Cult.* INRA Éditions 165–196.
- Seifert, C., Leuschner, C., Meyer, S., Culmsee, H., 2014. Inter-relationships between crop type, management intensity and light transmissivity in annual crop systems and their effect on farmland plant diversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 195, 173–182. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.05.022>
- Senseman, S.A., Oliver, L.R., 1993. Flowering patterns, seed production, and somatic polymorphism of three weed species. *Weed Sci.* 41, 418–425. <https://doi.org/10.1017/S0043174500052139>
- Seppelt, R., Lautenbach, S., Volk, M., 2013. Identifying trade-offs between ecosystem services, land use, and biodiversity: a plea for combining scenario analysis and optimization on different spatial scales. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 5, 458–463. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2013.05.002>

- Seufert, V., Ramankutty, N., Foley, J.A., 2012. Comparing the yields of organic and conventional agriculture. *Nature* 485, 229–232. <https://doi.org/10.1038/nature11069>
- Simard, M.-J., Benoit, D.L., 2012. Potential pollen and seed production from early- and late-emerging common ragweed in corn and soybean. *Weed Technol.* 26, 510–516. <https://doi.org/10.1614/WT-D-11-00178.1>
- 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., Badenhassner, I., Lefebvre, G., Gauffre, B., Vialatte, A., Calatayud, F., Gil-Tena, A., Tischendorf, L., Mitchell, S., Lindsay, K., Georges, R., Hilaire, S., Recasens, J., Solé-Senan, X.O., Robleño, I., Bosch, J., Barrientos, J.A., Ricarte, A., Marcos-García, M.Á., Miñano, J., Mathevet, R., Gibon, A., Baudry, J., Balent, G., Poulin, B., Burel, F., Tscharnkte, T., Bretagnolle, V., Siriwardena, G., Ouin, A., Brotons, L., Martin, J.-L., Fahrig, L., 2019. Increasing crop heterogeneity enhances multitrophic diversity across agricultural regions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 116, 16442–16447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1906419116>
- Smith, B.M., Aebischer, N.J., Ewald, J., Moreby, S., Potter, C., Holland, J.M., 2020. The potential of arable weeds to reverse invertebrate declines and associated ecosystem services in cereal crops. *Front. Sustain. Food Syst.* 3, 118. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2019.00118>
- Smith, R.G., Gross, K.L., 2007. Assembly of weed communities along a crop diversity gradient. *J. Appl. Ecol.* 44, 1046–1056. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01335.x>
- Solé-Senan, X.O., Juárez-Escario, A., Conesa, J.A., Torra, J., Royo-Esnal, A., Recasens, J., 2014. Plant diversity in Mediterranean cereal fields: Unraveling the effect of landscape complexity on rare arable plants. *Agric. Ecosyst. Environ.* 185, 221–230. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.01.003>
- Sosnoskie, L.M., Herms, C.P., Cardina, J., 2006. Weed seedbank community composition in a 35-yr-old tillage and rotation experiment. *Weed Sci.* 54, 263–273. [https://doi.org/10.1043/0043-1745\(2006\)54\[263:WSCCIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1043/0043-1745(2006)54[263:WSCCIA]2.0.CO;2)
- Sotherton, N., 1992. The environmental benefits of conservation headlands in cereal fields. *Outlook Agric.* 21, 219–224. <https://doi.org/10.1177/003072709202100311>
- Spaethe, J., Tautz, J., Chittka, L., 2001. Visual constraints in foraging bumblebees: Flower size and color affect search time and flight behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 98, 3898–3903. <https://doi.org/10.1073/pnas.071053098>
- Spake, R., Lasseur, R., Crouzat, E., Bullock, J.M., Lavorel, S., Parks, K.E., Schaafsma, M., Bennett, E.M., Maes, J., Mulligan, M., Mouchet, M., Peterson, G.D., Schulp, C.J.E., Thuiller, W., Turner, M.G., Verburg, P.H., Eigenbrod, F., 2017. Unpacking ecosystem service bundles: Towards predictive mapping of synergies and trade-offs between ecosystem services. *Glob. Environ. Change* 47, 37–50. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.08.004>
- Stefanic, E., Antunovic, S., Kovacevic, V., Turalija, A., Zima, D., 2020. Impact of weeds from field margins on adjacent agriculture land. *Arch. Biol. Sci.* 72, 403–411. <https://doi.org/10.2298/ABS200605034S>
- Steffan-Dewenter, I., Tscharnkte, T., 1999. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. *Oecologia* 121, 432–440. <https://doi.org/10.1007/s004420050949>
- Stephens, P.A., Pettorelli, N., Barlow, J., Whittingham, M.J., Cadotte, M.W., 2015. Management by proxy? The use of indices in applied ecology. *J. Appl. Ecol.* 52, 1–6. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12383>
- Stoate, C., Boatman, N.D., Borralho, R.J., Carvalho, C.R., De Snoo, G.R., Eden, P.D., 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *J. Environ. Manage.* 63, 337–365. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0473>
- Storkey, J., 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Res.* 46, 513–522. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2006.00528.x>
- Storkey, J., Cussans, J.W., 2007. Reconciling the conservation of in-field biodiversity with crop production using a simulation model of weed growth and competition. *Agric. Ecosyst. Environ.* 122, 173–182. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.12.031>
- Storkey, J., Moss, S.R., Cussans, J.W., 2010. Using assembly theory to explain changes in a weed flora in response to agricultural intensification. *Weed Sci.* 58, 39–46. <https://doi.org/10.1614/WS-09-096.1>
- Storkey, J., Brooks, D., Haughton, A., Hawes, C., Smith, B.M., Holland, J.M., 2013. Using functional traits to quantify the value of plant communities to invertebrate ecosystem service providers in arable landscapes. *J. Ecol.* 101, 38–46. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12020>

- Storkey, J., Neve, P., 2018. What good is weed diversity? *Weed Res.* 58, 239–243. <https://doi.org/10.1111/wre.12310>
- Swanton, C.J., Weaver, S., Cowan, P., Acker, R.V., Deen, W., Shreshta, A., 1999. Weed thresholds: theory and applicability. *J. Crop Prod.* 2, 9–29. <https://doi.org/10.1201/9781003075202-2>
- Swanton, C.J., Nkoa, R., Blackshaw, R.E., 2015. Experimental methods for crop–weed competition studies. *Weed Sci.* 63, 2–11. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00062.1>
- Swinton, S., Buhler, D., Forcella, F., Gunsolus, J., King, R., 1994. Estimation of crop yield loss due to interference by multiple weed species. *Weed Sci.* 103–109. <https://doi.org/doi:10.1017/S0043174500084241>
- Syswerda, S.P., Robertson, G.P., 2014. Ecosystem services along a management gradient in Michigan (USA) cropping systems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 189, 28–35. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2014.03.006>
- Tamburini, G., Bommarco, R., Wanger, T.C., Kremen, C., van der Heijden, M.G.A., Liebman, M., Hallin, S., 2020. Agricultural diversification promotes multiple ecosystem services without compromising yield. *Sci. Adv.* 9.
- Tavaziva, V.J., Verwijst, T., Lundkvist, A., 2019. Growth and development of *Cirsium arvense* in relation to herbicide dose, timing of herbicide application and crop presence. *Acta Agric. Scand. Sect. B — Soil Plant Sci.* 69, 189–198. <https://doi.org/10.1080/09064710.2018.1526964>
- Teixeira, H., van den Berg, L., Cardoso, I., Vermue, A., Bianchi, F., Peña-Claros, M., Tittone, P., 2018. Understanding farm diversity to promote agroecological transitions. *Sustainability* 10, 4337. <https://doi.org/10.3390/su10124337>
- TelaBotanica, 2020. Données d'observations publiques produites par le réseau Tela Botanica, dans le cadre du programme Flora Data [WWW Document]. Tela-Bot. URL <https://www.tela-botanica.org/thematiques/flora-data/> (accessed 4.16.20).
- Therond, O., Duru, M., Roger-Estrade, J., Richard, G., 2017. A new analytical framework of farming system and agriculture model diversities. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 37. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0429-7>
- Thibaudon, M., Elias, K., Besancenot, J.-P., 2004. Ragweed and allergy in France. *Environ. Risques Santé* 3, 353–367.
- Thompson, K., Band, S.R., Hodgson, J.G., 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.* 7, 236–241. <https://doi.org/10.2307/2389893>
- Thompson, K., Bakker, J.P., Bekker, R.M., Hodgson, J.G., 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the North-West European flora. *J. Ecol.* 86, 163–169.
- Tibi, A., Théron, O., 2018. Services écosystémiques fournis par les espaces agricoles : caractériser et évaluer, Quae. ed.
- Tilman, D., 1999. Global environmental impacts of agricultural expansion: The need for sustainable and efficient practices. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 5995–6000. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.11.5995>
- Tilman, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292, 281–284. <https://doi.org/10.1126/science.1057544>
- Tørresen, K.S., Skuterud, R., Tandsæther, H.J., Hagemo, M.B., 2003. Long-term experiments with reduced tillage in spring cereals. I. Effects on weed flora, weed seedbank and grain yield. *Crop Prot.* 22, 185–200. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(02\)00145-X](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(02)00145-X)
- Torsten, N.A., Milberg, P., 1998. Weed flora and the relative importance of site, crop, crop rotation, and nitrogen. *Weed Sci.* 46, 30–38. <https://doi.org/10.1017/S0043174500090135>
- Trichard, A., Alignier, A., Chauvel, B., Petit, S., 2013. Identification of weed community traits response to conservation agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 179, 179–186. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.08.012>
- Tuesca, D., Puricelli, E., 2007. Effect of tillage systems and herbicide treatments on weed abundance and diversity in a glyphosate resistant crop rotation. *Crop Prot.* 26, 1765–1770. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2007.03.008>
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Wratten, S.D., 2004. Improved fitness of aphid parasitoids receiving resource subsidies. *Ecology* 85, 658–666. <https://doi.org/10.1890/03-0222>
- Ulber, L., Steinmann, H.-H., Klimek, S., Isselstein, J., 2009. An on-farm approach to investigate the impact of diversified crop rotations on weed species richness and composition in winter wheat. *Weed Res.* 49, 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2009.00722.x>

- Valera, F., Wagner, R.H., Romero-Pujante, M., Gutiérrez, J.E., Rey, P.J., 2005. Dietary specialization on high protein seeds by adult and nestling serins. *The Condor* 107, 29–40. <https://doi.org/10.1650/7599>
- van Berkel, D.B., Verburg, P.H., 2014. Spatial quantification and valuation of cultural ecosystem services in an agricultural landscape. *Ecol. Indic.* 37, 163–174. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.06.025>
- van Oudenhoven, A.P.E., Petz, K., Alkemade, R., Hein, L., de Groot, R.S., 2012. Framework for systematic indicator selection to assess effects of land management on ecosystem services. *Ecol. Indic.* 21, 110–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.01.012>
- Vattala, H.D., Wratten, S.D., Phillips, C.B., Wäckers, F.L., 2006. The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biol. Control* 39, 179–185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.06.003>
- Vaudo, A.D., Tooker, J.F., Grozinger, C.M., Patch, H.M., 2015. Bee nutrition and floral resource restoration. *Curr. Opin. Insect Sci.* 10, 133–141. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.05.008>
- Verhagen, W., van der Zanden, E.H., Strauch, M., van Teeffelen, A.J.A., Verburg, P.H., 2018. Optimizing the allocation of agri-environment measures to navigate the trade-offs between ecosystem services, biodiversity and agricultural production. *Environ. Sci. Policy* 84, 186–196. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.03.013>
- Veromann, E., Toome, M., Kännaste, A., Kaasik, R., Copolovici, L., Flink, J., Kovács, G., Narits, L., Luik, A., Niinemets, U., 2013. Effects of nitrogen fertilization on insect pests, their parasitoids, plant diseases and volatile organic compounds in *Brassica napus*. *Crop Prot.* 43, 79–88. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2012.09.001>
- Vialatte, A., Tsafack, N., Hassan, D.A., Duflot, R., Plantegenest, M., Ouin, A., Villenave-Chasset, J., Ernoult, A., 2017. Landscape potential for pollen provisioning for beneficial insects favours biological control in crop fields. *Landsc. Ecol.* 32, 465–480. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0481-8>
- Vialatte, A., Barnaud, C., Blanco, J., Ouin, A., Choisis, J.-P., Andrieu, E., Sheeren, D., Ladet, S., Deconchat, M., Clément, F., Esquerré, D., Sirami, C., 2019. A conceptual framework for the governance of multiple ecosystem services in agricultural landscapes. *Landsc. Ecol.* 34, 1653–1673. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00829-4>
- Vickery, J., Carter, N., Fuller, R.J., 2002. The potential value of managed cereal field margins as foraging habitats for farmland birds in the UK. *Agric. Ecosyst. Environ.* 89, 41–52. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(01\)00317-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(01)00317-6)
- Villa, F., Bagstad, K.J., Voigt, B., Johnson, G.W., Athanasiadis, I.N., Balbi, S., 2014. The misconception of ecosystem disservices: How a catchy term may yield the wrong messages for science and society. *Ecosyst. Serv.* 10, 52–53. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.09.003>
- Villamagna, A.M., Angermeier, P.L., Bennett, E.M., 2013. Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecol. Complex.* 15, 114–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.07.004>
- Violle, C., Garnier, E., Lecoq, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., Navas, M.-L., 2009. Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia* 160, 747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
- Vissoh, P.V., Mongbo, R., Gbèhounou, G., Hounkonnou, D., Ahanchédé, A., Röling, N., Kuyper, T.W., 2007. The social construction of weeds: different reactions to an emergent problem by farmers, officials and researchers. *Int. J. Agric. Sustain.* 5, 161–175. <https://doi.org/10.1080/14735903.2007.9684820>
- Vitousek, P.M., 1997. Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277, 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- Wäckers, F.L., 2004. Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biol. Control* 29, 307–314. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.005>
- Wäckers, F.L., Van Rijn, P.C.J., Bruin, J., 2005. Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications. Cambridge University Press.
- Wäckers, F.L., Van Rijn, P.C.J., Heimpel, G.E., 2008. Honeydew as a food source for natural enemies: making the best of a bad meal? *Biol. Control* 45, 176–184. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.01.007>
- Wagner, M., Bullock, J.M., Hulmes, L., Hulmes, S., Pywell, R.F., 2017. Cereal density and N-fertiliser effects on the flora and biodiversity value of arable headlands. *Biodivers. Conserv.* 26, 85–102. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1225-4>

- Walsh, M., Newman, P., Powles, S., 2013. Targeting weed seeds in-crop: A new weed control paradigm for global agriculture. *Weed Technol.* 27, 431–436. <https://doi.org/10.1614/WT-D-12-00181.1>
- Weaver, S.E., 1986. Factors affecting threshold levels and seed production of jimsonweed (*Datura stramonium* L.) in soyabeans (*Glycine max* (L.) Merr.). *Weed Res.* 26, 215–224. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1986.tb00699.x>
- Weber, M.G., Porturas, L.D., Keeler, K.H., 2015. World list of plants with extrafloral nectaries. [WWW Document]. World List Plants Extrafloral Nectaries. URL www.extrafloralnectaries.org. (accessed 6.4.20).
- Weigelt, A., Schumacher, J., Walther, T., Bartelheimer, M., Steinlein, T., Beyschlag, W., 2007. Identifying mechanisms of competition in multi-species communities. *J. Ecol.* 95, 53–64. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01198.x>
- Westerman, P.R., Dixon, P.M., Liebman, M., 2009. Burial rates of surrogate seeds in arable fields: Seed predation risk. *Weed Res.* 49, 142–152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2008.00684.x>
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant Soil* 199, 213–227. <https://doi.org/10.1023/A:1004327224729>
- Wietzke, A., Albert, K., Bergmeier, E., Sutcliffe, L.M.E., van Waveren, C.-S., Leuschner, C., 2020. Flower strips, conservation field margins and fallows promote the arable flora in intensively farmed landscapes: Results of a 4-year study. *Agric. Ecosyst. Environ.* 304, 107142. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107142>
- Wignall, A.E., Heiling, A.M., Cheng, K., Herberstein, M.E., 2006. Flower symmetry preferences in honeybees and their crab spider predators. *Ethology* 112, 510–518. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01199.x>
- Wilson, B.J., Wright, K.J., Brain, P., Clements, M., Stephens, E., 1995. Predicting the competitive effects of weed and crop density on weed biomass, weed seed production and crop yield in wheat. *Weed Res.* 35, 265–278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1995.tb01789.x>
- Wilson, C.M., Matthews, W.H., 1970. Man's impact on the global environment. report of the Study of Critical Environmental Problems (SCEP). MIT Press Camb. Mass. 16, 19. <https://doi.org/10.1080/00963402.1970.11457855>
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 75, 13–30. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00064-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X)
- Wilson, P.J., Aebischer, N.J., 1995. The distribution of dicotyledonous arable weeds in relation to distance from the field edge. *J. Appl. Ecol.* 32, 295–310. <https://doi.org/10.2307/2405097>
- Wilson, R.S., Tucker, M.A., Hooker, N.H., LeJeune, J.T., Doohan, D., 2008. Perceptions and beliefs about weed management: perspectives of ohio grain and produce farmers. *Weed Technol.* 22, 339–350. <https://doi.org/10.1614/WT-07-143.1>
- Wilson, R.S., Hooker, N., Tucker, M., LeJeune, J., Doohan, D., 2009. Targeting the farmer decision making process: A pathway to increased adoption of integrated weed management. *Crop Prot.* 28, 756–764. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2009.05.013>
- Winkler, K., Wäckers, F.L., Buitriago, L., van Lenteren, J.C., 2005. Herbivores and their parasitoids show differences in abundance on eight different nectar producing plants, in: *Proceedings of the Netherlands Entomological Society Meeting*. Wageningen University The Netherlands, pp. 125–130.
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A., 2015. Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol. Evol.* 30, 531–539. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.013>
- Wortman, S.E., Lindquist, J.L., Haar, M.J., Francis, C.A., 2010. Increased weed diversity, density and above-ground biomass in long-term organic crop rotations. *Renew. Agric. Food Syst.* 25, 281–295. <https://doi.org/10.1017/S174217051000030X>
- Wright, I.J., Groom, P.K., Lamont, B.B., Poot, P., Prior, L.D., Reich, P.B., Schulze, E.-D., Veneklaas, E.J., Westoby, M., 2004. Short Communication: Leaf trait relationships in Australian plant species. *Funct. Plant Biol.* 31, 551–558. <https://doi.org/10.1071/FP03212>
- Yamada, Y., Sasaki, H., Harauchi, Y., 2010. Effects of narrow roads on the movement of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in Nopporo Forest Park, Hokkaido. *J. Insect Conserv.* 14, 151–157. <https://doi.org/10.1007/s10841-009-9236-z>
- Yasin, M., Rosenqvist, E., Jensen, S.M., Andreassen, C., 2019. The importance of reduced light intensity on the growth and development of six weed species. *Weed Res.* 59, 130–144. <https://doi.org/10.1111/wre.12352>

- Yvoz, S., Cordeau, S., Zuccolo, C., Petit, S., 2020a. Crop type and within-field location as sources of intraspecific variations in the phenology and the production of floral and fruit resources by weeds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 302, 10. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107082>
- Yvoz, S., Petit, S., Biju-Duval, L., Cordeau, S., 2020b. A framework to type crop management strategies within a production situation to improve the comprehension of weed communities. *Eur. J. Agron.* 115, 10. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2020.126009>
- Yvoz, S., Petit, S., Cadet, E., Dessaint, F., Cordeau, S., submitted. Taxonomic and functional characteristics of field edge weed communities along a gradient of crop management intensity. *Basic Appl. Ecol.*
- Yvoz, S., Cordeau, S., Ploteau, A., Petit, S., in prep. A framework to estimate potential weed contribution to ecosystem services within agricultural landscapes. *Ecol. Indic.*
- 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 Conserv. Divers.* icad.12454. <https://doi.org/10.1111/icad.12454>
- Zhang, W., Ricketts, T.H., Kremen, C., Carney, K., Swinton, S.M., 2007. Ecosystem services and dis-services to agriculture. *Ecol. Econ., Special Section - Ecosystem Services and Agriculture* 64, 253–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.02.024>
- Zhao, M., Peng, J., Liu, Y., Li, T., Wang, Y., 2018. Mapping watershed-level ecosystem service bundles in the Pearl River Delta, China. *Ecol. Econ.* 152, 106–117. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2018.04.023>
- Zhou, D., Wang, T., Valentine, I., 2005. Phenotypic plasticity of life-history characters in response to different germination timing in two annual weeds. *Can. J. Bot.* 83, 28–36. <https://doi.org/10.1139/b04-148>
- Zhu, P., Zheng, X., Xie, G., Chen, G., Lu, Z., Gurr, G., 2020. Relevance of the ecological traits of parasitoid wasps and nectariferous plants for conservation biological control: a hybrid meta-analysis. *Pest Manag. Sci.* ps.5719. <https://doi.org/10.1002/ps.5719>

Annexes



Annexe 1 : Effet de la stratégie agricole sur la relation entre les pratiques agricoles et la communauté adventice. 24^{ème} Conférence du COLUMA, Orléans, France, Décembre 2019.

Effet de la stratégie agricole sur la relation entre les pratiques agricoles et la communauté adventice

Séverin YVOZ, Sandrine PETIT, Luc BIJU-DUVAL, Stéphane CORDEAU

Agroécologie, AgroSup Dijon, INRA, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France - severin.yvoz@inra.fr

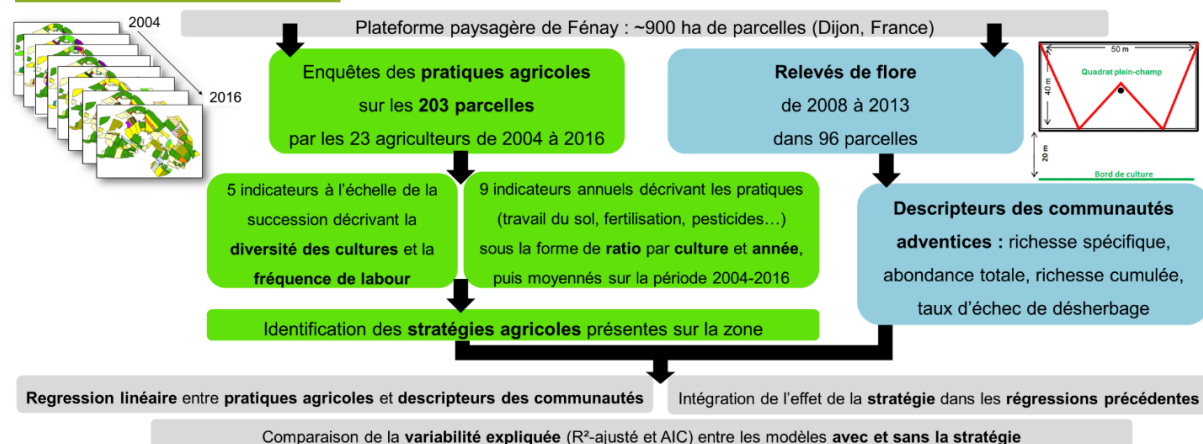
Introduction

Une même situation de production = différentes stratégies d'agriculteurs = différentes combinaisons de pratiques agricoles

Expliquer la flore adventice des parcelles par une variable (ex. IFT) sans tenir compte des autres ➔ **ECHEC**

➔ **BESOIN** d'identifier les stratégies agricoles d'un territoire et de tester leur pouvoir explicatif de la flore adventice des parcelles

Matériels et méthodes



Résultats

- Identification de **8 stratégies** contrastées (Tableau 1)
- **Validation par les agriculteurs** des indicateurs et de la répartition des stratégies entre parcelles
- Mise en évidence de points de divergence entre notre classification et leur vision
- Limites : ne prend pas bien en compte **les évolutions temporelles** des stratégies
- **Stratégie seule plus explicative** que chaque pratique individuelle et proche de l'effet de l'IFT herbicide pour les richesses moyennes et cumulées (Tableau 2)
- La prise en compte de la **stratégie améliore** (R^2 supérieur et AIC plus faible) l'ensemble des modèles statistiques basés sur les pratiques (Tableau 2)

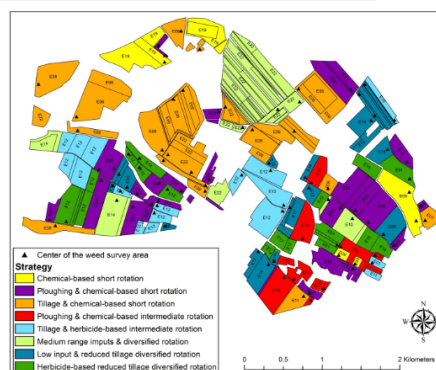


Tableau 2 : Comparaison de la qualité des modèles linéaires

	Richesse moyenne			Richesse cumulée			Abondance moyenne			Fréquence d'échec de désherbage		
	p-value	R ² -ajusté	AIC	p-value	R ² -ajusté	AIC	p-value	R ² -ajusté	AIC	p-value	R ² -ajusté	AIC
~Stratégie	0.013	0.13	466.85	0.028	0.11	608.35	0.001	0.19	755.37	0.003	0.17	-11.96
~IFT Herbi	0.002	0.13	461.49	0.008	0.1	603.71	0.024	0.08	763	0.141	0.03	-2.48
~IFT Herbi x Stratégie	0.008	0.19	466.66	0.019	0.16	609.11	<0.001	0.28	750.63	0.004	0.21	-9.9
~Labour	0.075	0.05	470.14	0.033	0.03	610.75	0.136	0.03	767.45	0.465	0	0.99
~Labour x Stratégie	0.026	0.15	471.37	0.042	0.13	612.5	0.002	0.24	756.8	0.001	0.25	-14.77
~Azote	0.076	0.05	470.19	0.135	0.03	610.73	0.201	0.02	768.51	0.658	-0.02	2.2
~Azote x Stratégie	0.003	0.22	463.08	0.024	0.15	610.2	0.027	0.22	758.28	<0.001	0.29	-20.82
~Travail sol	0.034	0.07	468.17	0.066	0.05	608.88	0.178	0.03	768.18	0.635	-0.02	2.07
~Travail sol x Stratégie	0.006	0.2	465.81	0.011	0.18	606.99	0.001	0.25	754.48	0.001	0.26	-16.3
~Nb cultures	0.045	0.06	468.86	0.124	0.03	610.52	0.031	0.03	767.62	0.421	0	0.68
~Nb cultures x Stratégie	0.006	0.2	465.4	0.02	0.16	609.4	<0.001	0.28	750.92	<0.001	0.3	-21.29

Tableau 1 : Synthèse des 8 stratégies identifiées

Stratégie	Diversité de la rotation	Utilisation d'herbicides	Intensité du travail du sol	Fréquence de labour	Utilisation d'autres pesticides	Fertilisation
S1	Rotation courte basée sur la chimie	+	+	+	+	+
S2	Rotation courte basée sur la chimie et le labour	+	+	+	+	+
S3	Rotation courte basée sur la chimie et le travail du sol	+	+	+	+	+
S4	Rotation intermédiaire basée sur la chimie et le labour	+	+	+	+	+
S5	Rotation intermédiaire basée sur la chimie et le travail du sol	+	+	+	+	+
S6	Rotation diversifiée basée sur une utilisation moyenne d'intrants	+	+	+	+	+
S7	Rotation diversifiée avec peu d'intrants et de travail du sol	+	+	+	+	+
S8	Rotation diversifiée basée sur la réduction du travail du sol et l'utilisation d'herbicides	+	+	+	+	+

Le terme « chimie » correspond à la protection des cultures et non à la fertilisation. + intensité de la pratique supérieure à la moyenne; +/- intensité proche de la moyenne; - intensité inférieure à la moyenne.

Conclusion

- Intérêt de l'utilisation d'indicateurs sous forme de **ratio** : positionner le niveau des pratiques par rapport au **contexte local**
- L'intégration de la stratégie agricole appliquée à la parcelle permet de **mieux expliquer l'effet d'une pratique** sur la communauté adventice
- L'effet d'une pratique est dépendante de l'ensemble des pratiques mises en place ➔ **Complémentarité entre les pratiques**

Annexe 2 : Compte-rendu d'étude à destination des agriculteurs de la zone de Fénay : Etude des stratégies agricoles mises en place sur la plateforme paysagère de Fénay et confrontation à la perception et les objectifs des agriculteurs.



Etude des stratégies agricoles mises en place sur la plateforme paysagère de Fénay et confrontation avec la perception et les objectifs des agriculteurs

Séverin YVOZ

Docteurant à l'INRA de Dijon (2018-2020)

Encadrement : Stéphane Cordeau et Sandrine Petit (INRA Dijon)



Plan :

- | | | |
|-----|---|--------|
| I) | Identification de stratégies agricoles sur la zone de Fénay | p. 2-4 |
| II) | Confrontation avec la perception et les objectifs des agriculteurs de la zone | p. 4-5 |
| | Annexes | p. 6 |

1

Les pratiques agricoles mises en place sur les parcelles de la zone de Fénay sur la période 2004 – 2016 ont été analysées, données les plus complètes que nous ayons. La démarche mise en place se décompose en deux parties :

- la mise en évidence de différentes stratégies de gestion des parcelles
- la confrontation de ces résultats avec la perception et les objectifs des principaux agriculteurs de la zone

I) Identification de stratégies agricoles de la zone de Fénay

L'objectif est d'étudier sur une zone agricole relativement homogène en termes de conditions pédoclimatiques et d'accès aux débouchés, si les agriculteurs mettent en place des stratégies agricoles variées. Le but est ainsi de situer les pratiques mises en place sur chaque parcelle par rapport à ce qui se fait en moyenne sur la zone. Pour cela j'ai donc divisé les parcelles pour tenir compte des découpages annuels réalisés la période 2004-2016 (Figure 1).



Figure 1 : Répartition des 203 micro-parcelles distinctes conservées pour l'analyse.



a) Démarche mise en place

A partir des données de pratiques réalisées sur environ 200 micro-parcelles de la zone de Fénay de 2004 à 2016, j'ai mis en place 14 indicateurs décrivant les principales caractéristiques des pratiques agricoles. Afin de s'extraire de l'effet de la culture et de, 9 de ces indicateurs ont été calculés sous la forme de ratio comparant la valeur de la parcelle à la valeur moyenne des parcelles ayant la même culture, la même année. Les 14 variables utilisées sont détaillées dans le Tableau 1. A partir de ces 14 indicateurs j'ai réalisé une classification permettant de regrouper des parcelles ayant des valeurs proches pour l'ensemble des variables.

Tableau 1 : Liste des 14 variables utilisées pour l'identification de stratégies agricoles sur la zone de Fénay

Variable	Description
Ratio_IFT_Herbicide	Indice de Fréquence de Traitement (IFT) basé sur l'ensemble des herbicides utilisés pendant l'année culturale (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_Herbicide	Nombre de passages de traitements herbicides pendant l'année culturale (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_IFT_Insecticide	IFT de l'ensemble des insecticides utilisés pendant l'année culturale (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_IFT_Fongicide	IFT de l'ensemble des fongicides utilisés pendant l'année culturale (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_IFT_Molluscicide	IFT de l'ensemble des molluscicides utilisés pendant l'année culturale (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_Azote	Quantité d'azote apportée pendant la saison culturale (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_Date_de_semis	Positionnement de la date de semis (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_Travail_sol_interculture	Nombre de passages de travail du sol pendant l'interculture (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Ratio_Travail_prep_semis	Nombre de passages de travail du sol moins de 7 jours avant le semis (<i>Moyenne des ratios annuels</i>)
Nb_Cultures	Nombre d'espèces cultivées entre 2004 et 2016
Nb_Familles	Nombre de familles d'espèces cultivées entre 2004 et 2016 (Poacea, Brassicecea, Fabacea...)
Prop_Cultures_Automne	Part de cultures semées entre le 1 ^{er} août et le 31 janvier de 2004 à 2016
Prop_Cultures_Eté	Part de cultures semées entre le 1 ^{er} avril et le 31 juillet de 2004 à 2016
Fréquence_Labour	Fréquence de labour entre 2004 et 2016 (Nombre de labour/13)

b) Stratégies identifiées

J'ai ainsi pu identifier 8 stratégies explicables d'un point de vue agronomique. Le tableau 2 présente un résumé des stratégies. Les stratégies sont décrites en comparaison aux pratiques moyennes mises en place sur la zone de Fénay : quand l'utilisation d'herbicides est élevée, cela veut dire qu'elle est supérieure à l'utilisation moyenne d'herbicides sur la zone. Un tableau plus détaillé est présenté en Annexe 1.

Tableau 2 : Description des 8 stratégies mises en évidence par rapport aux pratiques moyennes de la zone.

Le terme travail du sol correspond aux interventions, autres que le labour, réalisées pendant l'interculture. Le terme « chimie » correspond à la protection des cultures et non à la fertilisation.

+ intensité de la pratique supérieure à la moyenne ; +/- intensité proche de la moyenne ; - intensité inférieure à la moyenne.

La couleur rouge représente un aspect négatif de la succession et la couleur verte un aspect positif. Ainsi, pour la diversité de la rotation, les cases « - » sont en rouge et les « + » en vert, tandis que pour les autres pratiques c'est l'inverse. Le parti pris est ainsi que les rotations les plus bénéfiques sont très diversifiées et avec peu de perturbations (chimiques ou mécaniques).

Nom	Stratégie	Diversité de la rotation	Utilisation d'herbicides	Intensité du travail du sol	Fréquence de labour	Utilisation d'autres pesticides	Fertilisation
S1	Rotation courte basée sur la chimie	-	+	+/-	+/-	+	+/-
S2	Rotation courte basée sur la chimie et le labour	-	-	+	+	+	+/-
S3	Rotation courte basée sur la chimie et le travail du sol	-	+/-	+	+/-	+	+
S4	Rotation intermédiaire basée sur la chimie et le labour	+/-	+/-	+/-	+	+	+
S5	Rotation intermédiaire basée sur la chimie et le travail du sol	+/-	+	+	-	-	-
S6	Rotation diversifiée basée sur une utilisation moyenne d'intrants	+	+/-	-	+/-	-	+
S7	Rotation diversifiée avec peu d'intrants et de travail du sol	+	-	+/-	-	-	+/-
S8	Rotation diversifiée basée sur la réduction du travail du sol et l'utilisation d'herbicides	+	+	-	-	-	-



II) Confrontation avec la perception et les objectifs des agriculteurs de la zone

a) Démarche mise en place

Dans le but d'évaluer la capacité de notre démarche de caractérisation des stratégies agricoles à bien retranscrire les objectifs des agriculteurs, j'ai ensuite confronté les résultats de mon analyse avec la perception des agriculteurs, lors d'entretiens semi-directifs avec 11 agriculteurs cultivant une part non négligeable de la zone (66% de la surface de mes 203 micro-parcelles). La discussion portait sur :

- les raisons de ces choix en termes de cultures et de pratiques mises en place,
- les leviers de gestion des adventices qui sont selon lui les plus importants
- les évolutions de pratiques et de stratégies qui auraient pu intervenir au cours de la période étudiée, ainsi que les raisons de ces changements.
- les résultats de ma classification des stratégies agricoles étaient présentés à l'agriculteur et il lui était demandé de valider ou non ces résultats, et d'en discuter les raisons.

b) Résultats de la confrontation

Tous les agriculteurs ont globalement validé la capacité de nos indicateurs à traduire les pratiques qu'ils ont mis en place au cours de la période 2004-2016. Cependant tous les agriculteurs ont mentionné le fait que leur stratégie avait évolué au cours de la période, principalement dû à la réduction, voire l'arrêt des cultures de betteraves, pommes de terre et oignons et à l'augmentation des surfaces de moutarde.

Quatre agriculteurs ont également affirmé que la classification ne représentait pas leur stratégie actuelle, notamment dû à un changement radical de leur système de culture (conversion au semis-direct ou à l'agriculture biologique). Ma classification fait tout de même bien ressortir les préférences des agriculteurs en termes de niveau de diversité des rotations et de leviers de gestion des adventices mis en place (herbicides, labour, faux-semis). Cependant la diversification des rotations est généralement surestimée. En effet les agriculteurs ayant un grand nombre de cultures, sont généralement des agriculteurs qui ont essayé de nombreuses cultures de remplacement de la betterave, mais qui ne les ont généralement mis en place qu'une seule fois. De plus, il était assez difficile pour les agriculteurs d'évaluer leur niveau d'utilisation d'intrants chimiques. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'ils ne connaissent pas les quantités exactes appliquées par leurs voisins. Enfin certains agriculteurs ont mentionné des pratiques qui n'étaient pas directement prises en compte dans ma classification. On peut notamment citer le fait que certains agriculteurs préparent la parcelle plusieurs semaines avant les semis de printemps/été et ne touchent plus au sol jusqu'au semis afin de ne pas stimuler de germinations.

Les différences de stratégie au sein des exploitations ont toujours été validées par les agriculteurs. La raison principale correspond au fait que les parcelles ont des types de sols différents, ce qui peut impacter les cultures mises en place ou les pratiques. Le fait que les parcelles ont changé de propriétaire a également été mis en avant. Certains agriculteurs ont également cité la présence d'irrigation ou non et le niveau d'adventices présentes.

Annexes :

Annexe 1 : Comparaison des pratiques de chaque stratégie par rapport aux pratiques moyennes sur la zone.

Lorsque la case est en rouge cela signifie que la variable est significativement inférieure à la moyenne globale et lorsqu'elle est verte c'est que la variable est significativement supérieure à la valeur moyenne globale. S'il n'y a pas de couleur, c'est qu'il n'y a pas de différences significatives. Par exemple, la stratégie 1 est caractérisée par un nombre de cultures inférieur à la moyenne et une part de cultures d'automne supérieure à la moyenne. Le ratio de l'IFT herbicide est quant à lui dans la moyenne.

Les variables en orange correspondent à des variables illustratives, n'ayant pas servi à construire les stratégies.

Variable	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	Moyenne générale
Nb Cultures	4.000	4.452	4.714	4.846	5.550	6.611	5.966	5.913	5.384
Nb Familles	2.556	2.806	2.690	3.615	3.350	4.861	3.724	4.043	3.512
Diversité des périodes de semis	3.222	3.032	3.310	4.077	4.000	4.222	3.655	4.478	3.724
Part Cultures Automne	0.913	0.832	0.841	0.504	0.817	0.696	0.612	0.624	0.736
Part Cultures Printemps	0.038	0.124	0.141	0.305	0.102	0.187	0.261	0.135	0.165
Part Cultures Eté	0.046	0.045	0.019	0.189	0.085	0.118	0.127	0.241	0.1
Ratio IFT Herbicide	1.068	0.894	1.051	0.955	1.170	1.016	0.856	1.143	1.01
Ratio Herbicide	1.046	0.877	1.146	0.901	1.217	1.027	0.898	1.154	1.036
Ratio IFT Non Herbi	1.209	1.159	1.037	1.256	0.874	0.891	0.762	1.029	0.995
Ratio IFT Fongicide	1.125	1.090	1.106	1.132	0.917	0.796	0.944	0.952	0.992
Ratio IFT Insecticide	0.868	1.666	0.793	1.495	0.548	0.722	0.612	0.752	0.907
Ratio IFT Molluscicide	3.206	0.686	1.287	0.910	0.903	0.844	0.592	0.815	0.987
Fréquence Labour	0.601	0.693	0.540	0.872	0.273	0.539	0.388	0.394	0.523
Ratio Travail_sol_interculture	0.969	1.115	1.114	0.854	1.148	0.921	0.907	0.737	0.988
Ratio Travail_sol_prep semis	0.513	0.618	1.004	1.136	1.297	0.864	1.573	1.035	1.021
Ratio Date de semis	0.104	-0.037	-0.034	-0.097	0.102	0.062	0.083	0.176	0.038
Ratio Ecart semis	1.077	0.951	1.031	0.899	0.980	1.061	1.072	0.992	1.014
Ratio Densité semis	0.985	1.002	0.985	0.988	1.019	0.993	0.986	1.014	0.996
Ratio Azote	1.045	1.026	1.072	1.071	0.858	1.104	0.969	0.921	1.017

Annexe 3 : Compte-rendu d'étude à destination des agriculteurs de la zone de Fénay : Etude du développement phénologique des adventices de plein champ et d'interface des parcelles de la zone de Fénay.



Etude du développement phénologique des adventices de plein champ et d'interface des parcelles de la zone de Fénay

UMR Agroécologie – INRAE Bourgogne Franche Comté

Séverin YVOZ¹, Camille ZUCCOLO², Stéphane CORDEAU et Sandrine PETIT

¹ doctorant à INRAE de Dijon (2018-2020)

² stagiaire de Master 2 à INRAE de Dijon (2019)



Introduction	p. 3
I) Protocole de suivi des adventices	p. 3
II) Effet des conditions de croissance sur la période de floraison et de grenaison des adventices	p. 5
III) Effet des conditions de croissance sur la biomasse adventice à floraison	p. 7
Conclusion	p. 7

Introduction

On peut généralement observer que le développement des adventices au cours du temps (que l'on appellera par la suite développement phénologique) est impacté par les conditions du milieu dans lequel elles sont présentes (ressources nutritives, quantité de lumière, etc...), que ces différences soient inhérentes au milieu ou induit par les pratiques agricoles. Au sein des parcelles agricoles, une même espèce adventice peut avoir une croissance et un développement différent en fonction de la culture dans laquelle elle est observée : on appelle cela la plasticité phénotypique en réponse aux conditions environnementales. Et vous le savez bien, ces espèces sauvages que sont les adventices sont souvent connues pour être très « plastiques ».

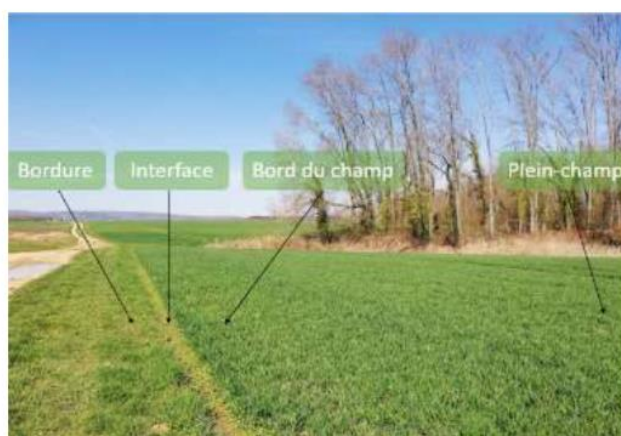


Figure 1 : Représentation des 4 zones composant les parcelles agricoles.

bordure (interface et premiers mètres) n'ont pas le même développement et croissance que celles du plein-champ. On peut observer des différences de taille et de date de floraison en comparant des individus d'une espèce qui pousse à l'intérieur de la parcelle (plein-champ) et à l'interface des parcelles (Figure 1). Ceci peut être lié à la compétition de la culture et aux pratiques agricoles qui sont généralement moins intenses dans le bord de la parcelle.

Nos relevés floristiques sont souvent placés après les derniers désherbages des cultures de la zone (sauf rattrapage certaines années). Ce positionnement nous permet d'avoir une flore représentative de la culture et de l'itinéraire technique mis en œuvre associée aux conditions de l'année. Néanmoins, il ne nous permet pas de comprendre le **devenir de cette flore** qui a échappé aux pratiques de gestion : *meurent-elles sous la compétition du couvert ? fleurissent-elles ? grainent-elle ? si oui quand ? quelles espèces ? ont-elles un comportement différent en interface et en plein-champ ? ce comportement varie-t-il entre cultures pour une même espèce adventice ?* **L'objectif des suivis menés en 2019 sur la zone sur 685 points est d'apporter des réponses à ces questionnements multiples pour 30 espèces adventices.**

I) Protocole de suivi des adventices

Au cours de l'année 2019, nous avons suivi le développement phénologique ainsi que la biomasse à floraison de 30 espèces adventices au sein de l'intérieur de la parcelle (plein-champ) et de l'interface des parcelles de 6 cultures (Colza, Moutarde, Blé tendre d'hiver, Orge d'hiver, Orge de printemps et Soja). Pour cela, nous avons identifiés 685 zones d'un mètre carré



Figure 2 : Exemple d'une zone de 1m² (patch) sur laquelle étaient suivies les adventices.

(appelé patch, Figure 2) au sein de 64 parcelles de la zone de Fénay (Figure 3) que nous avons suivi toutes les deux semaines à partir de la date du relevé de flore que l'on fait traditionnellement sur la zone, et ce jusqu'à la récolte. Cette première date de suivi correspond à la fin du mois de mars pour les cultures d'hiver, au mois d'avril pour les cultures de printemps et à la mi-juin pour le soja. Au total, 6 à 7 sessions de suivi ont ainsi été réalisées suivant les cultures.

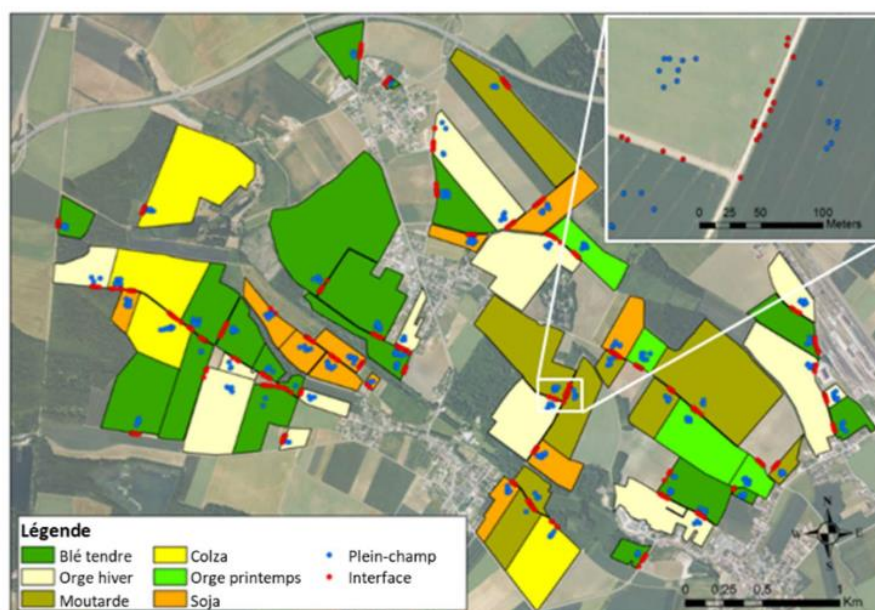


Figure 3 : Localisation des 685 patches d'adventices suivis au cours de l'année 2019 au sein de la zone de Fénay.

A chaque session de suivi, et pour chaque espèce adventice présente, nous avons noté le stade phénologique dominant (10 stades possible, Tableau 1) allant de la germination à la mort de la plante, en passant par la floraison et la grenaison. Lorsque le stade floraison (stades D2 ou D3) était atteint, certains individus étaient prélevés, séchés et pesés individuellement. Au total 1674 échantillons ont été prélevés au cours de l'étude et un comptage du nombre de fleurs/plante a été fait sur 1174 d'entre eux.

Tableau 1 : Détails de l'échelle de développement des adventices utilisée au cours de l'étude.

Notation	Stade	Dicotylédones	Graminées
A	Cotylédon	Cotylédons / 1 ^{ère} feuille si vivace	1 ^{ère} feuille
B	Plantule	Au moins une feuille	Plus de 2 feuilles
C1	Plante adulte	Plus de 8 feuilles	
C2	Epiaison	Présence d'inflorescences et de boutons floraux mais fleurs non épanouies	Présence de l'épi dans la gaine mais fleurs non épanouies
D1	Début floraison	Les premières fleurs sont apparues mais le nombre de bouton floraux non épanouis y est encore important	
D2	Pleine floraison	La majorité des fleurs sont ouvertes. Certaines peuvent déjà avoir perdues leurs pétales et il reste quelques boutons floraux (30 à 70% des fleurs se sont déjà ouvertes)	
D3	Fin floraison	La majorité des fleurs ont perdu leurs pétales. Il reste quelques fleurs épanouies mais il n'y a plus de boutons floraux non épanouis (plus de 70% des fleurs se sont déjà épanouies)	
E1	Maturation des fruits	Toutes les fleurs ont disparu mais la plante est encore verte et les fruits / graines se développent encore	
E2	Sénescence	La plante est desséchée et morte. Presque tous les fruits / graines se dispersent ou se sont dispersés	
MORT	Mort	Individu mort sans avoir fleuri	

II) Effet des conditions de croissance sur la période de floraison et de grenaison

Le succès de floraison (proportion de plantes qui réussissent à fleurir) est généralement plus important au niveau de l'interface que du plein-champ (Figure 4, détails en Annexe 1).

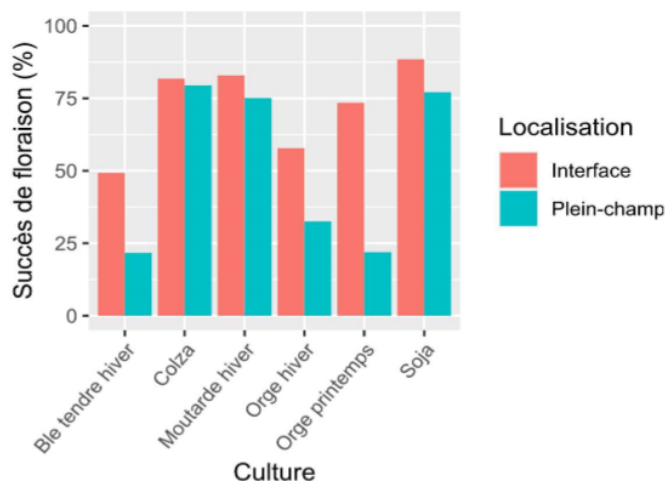


Figure 4 : Succès de floraison moyen des espèces en fonction de la culture et de la localisation.

(Mouron des champs, Chénopode blanc, Euphorbe exiguë, Fumeterre officinale, Laiteron rude, Liseron des champs, Mercuriale annuelle, Pensée des champs).

Toutes espèces adventices et cultures confondues, trois-quarts des individus fleurissent en interface quand la moitié y arrive en plein-champ. Il est à noter cependant que cette différence de succès de floraison n'est validée que pour 50% des espèces, les autres se comportant de la même manière quel que soit leur localisation. Au-delà de la localisation, des différences existent entre culture, et ce pour une même espèce. Huit d'entre elles fleurissent moins en céréales que dans les autres cultures

Les espèces adventices fleurissent généralement plus tôt au niveau de l'interface (environ 6 jours) (Figure 5, détails en Annexe 1). Pour une même espèce, cette date de floraison varie aussi entre les cultures. Le décalage entre cultures suit globalement la succession des dates de semis des cultures. La durée de floraison est quant à elle principalement influencée par la culture, avec une durée de floraison plus courte d'environ deux semaines dans les cultures de céréales que dans les autres cultures (Figure 6, détails en Annexe 1).

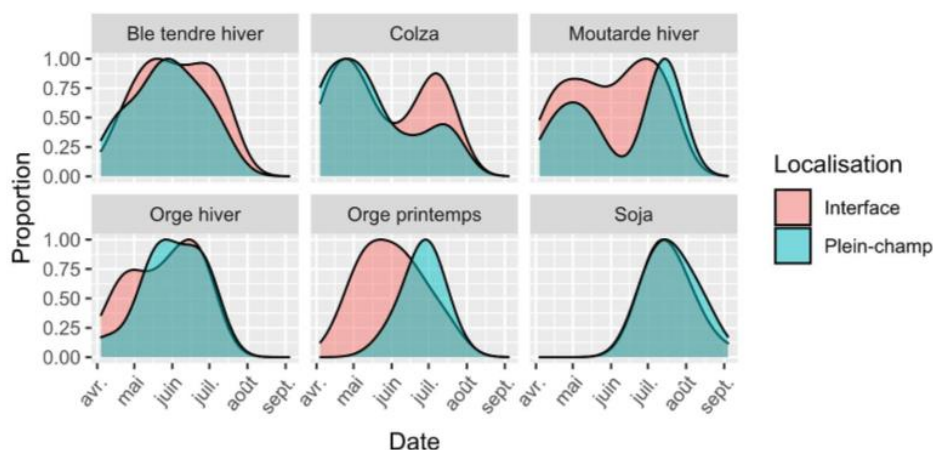


Figure 5 : Distribution de la date de début de floraison des espèces en fonction de la culture et de la localisation.

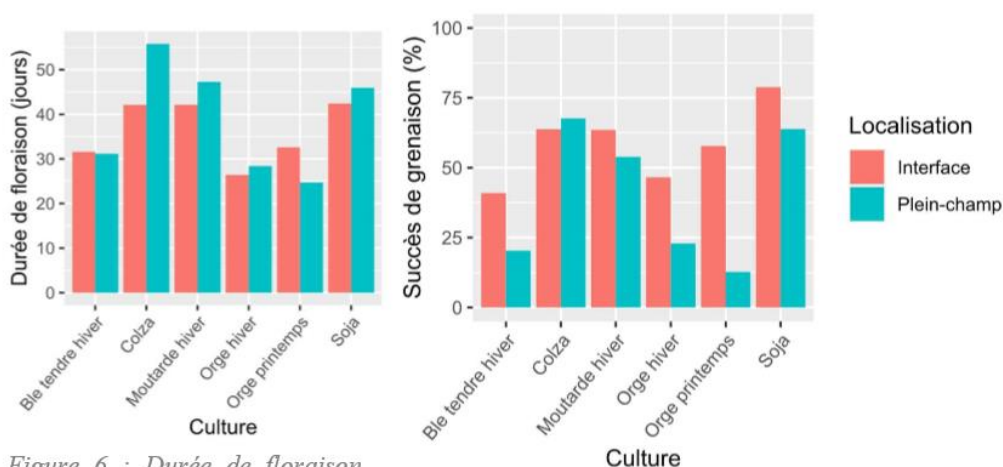


Figure 6 : Durée de floraison moyenne des espèces en fonction de la culture et de la localisation.

Figure 7 : Succès de grenaison moyen des espèces en fonction de la culture et de la localisation.

On retrouve globalement les mêmes tendances concernant la grenaison des adventices (Figure 7, détails en Annexe 2). Le succès de grenaison (proportion de plantes réussissant à grainer) est en moyenne plus important dans l'interface (59%) que dans le plein-champ (36%). De même il est plus faible au sein des céréales (36%) que dans les autres cultures (74%). Le début de grenaison est également généralement plus précoce au niveau de l'interface que du plein-champ (environ 9 jours plus tôt, Figure 8, détails en Annexe 2). La grenaison a également tendance à être plus précoce dans les parcelles de céréales, et ce pour une même espèce observée.

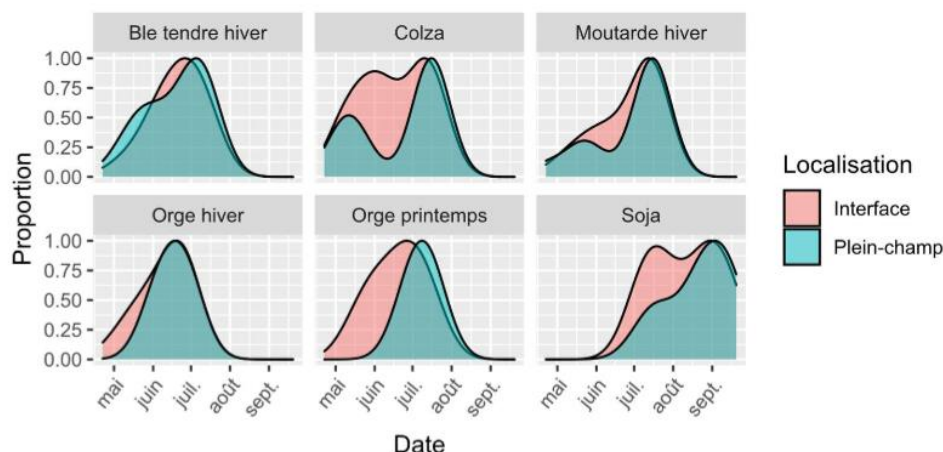


Figure 8 : Distribution de la date de début de grenaison des espèces en fonction de la culture et de la localisation.

Plusieurs raisons peuvent expliquer ces différences. Tout d'abord, au niveau de l'interface, l'impact des pratiques agricoles et la compétition de la culture sont généralement moins intenses, permettant à davantage d'individus de survivre et de se développer dans de meilleures conditions. Les céréales, qui sont généralement des cultures très compétitives dû à leur densité de semis importante et leur capacité de tallage, entraînent une mortalité plus importante des adventices et une accélération du cycle de développement des plantes ayant survécu. Enfin, la floraison et la grenaison plus précoces observées dans les habitats les plus compétitifs (plein-champ et cultures de céréales) peut s'expliquer par le fait qu'en conditions de stress, les plantes raccourcissent leur cycle de développement afin d'assurer une production de graines minimale.

III) Effet des conditions de croissance sur la biomasse à floraison

A notre grande surprise, nous n'avons pas observé d'effet générique de la localisation sur la biomasse à floraison (Figure 8, détails en Annexe 2), alors que l'hypothèse émise misait sur une plus forte biomasse en interface.

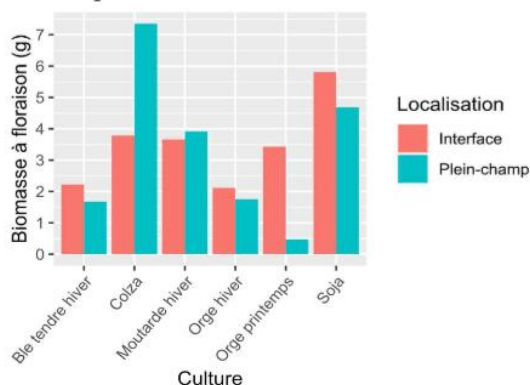


Figure 8 : Effet de la localisation et de la culture sur la biomasse moyenne des espèces observées

Suivant l'espèce considérée, la biomasse peut être plus importante dans le plein-champ ou dans l'interface. Ceci peut sembler surprenant, mais on peut toutefois évoquer plusieurs raisons pour discuter ce résultat. Tout d'abord, la mesure de la biomasse n'a été réalisée que sur les individus ayant atteint la floraison. Au sein du plein-champ, cela correspond donc aux individus les plus grands qui ont réussi à résister à la compétition de la culture (en germant très tôt, en étant plus grand que la culture ou en étant présent dans une zone où la densité de semis

est plus faible). Ces individus, ayant moins subi l'effet de la culture, sont donc peu différents des plantes présentes dans l'interface. De plus, les individus présents dans l'interface ont accès à moins de ressources que dans le plein-champ, où la fertilisation est généralement mieux appliquée. Comme précédemment, les cultures de céréales semblent avoir un effet négatif sur la biomasse à floraison. Ici aussi, cet effet des céréales peut s'expliquer par leur niveau de compétition plus important que les autres cultures.

Conclusion

Ces résultats quantifient l'énorme plasticité des adventices : selon qu'elles poussent en interface ou en plein-champ, dans une céréale ou un colza, elles peuvent adapter largement leur phénologie. Cette étude indique aussi qu'il est nécessaire de tenir compte des conditions dans lesquelles les adventices se développent si l'on veut quantifier les impacts négatifs (nuisibilité, compétition, grenaison et remplissage du stock semencier) et/ou positifs (fourniture de pollen, nectar) des adventices. De plus, ce travail a été mené sur des suivis de flore après toutes opérations de désherbage pour la presque totalité des situations, permettant de quantifier ce qu'apporte dans un territoire agricole une flore résiduelle. Ainsi, on peut remarquer que la floraison des adventices qui fournit des ressources aux pollinisateurs couvrent une plus grande période quand le paysage est diversifié (nombre de culture dans l'espace, et présence d'interface).

Annexe 1 : Résultats du succès, date et durée de floraison moyenne des 30 espèces adventices en fonction de leur localisation (IF : Interface, PC : Plein-champ) et de la culture (BTH : Blé tendre d'hiver, CH : Colza, MH : Moutarde, OH : Orge d'hiver, OP : Orge de printemps, S : Soja).

Espèce	Succès de floraison (%)								Début de floraison (date moyenne)								Durée de floraison (jours)							
	IF	PC	BTH	CH	MH	OH	OP	S	IF	PC	BTH	CH	MH	OH	OP	S	IF	PC	BTH	CH	MH	OH	OP	S
Amarante sp.	75	84						82	05-août	24-août							36	29						31
Anthriscus commun	39	42	13		89				23-mai	19-mai	31-mai	05-mai		24-mai	05-mai		31	22	35	61		14	42	
Bleuet	67	56	67				0		10-juin	08-juin	09-juin						36	32	34					
Brome stérile	96	92	93	100	100	97	100		16-mai	31-mai	21-mai	05-mai	20-mai	18-mai	05-mai		40	30	40	61	45	35	42	
Chardon des champs	33	24	11	29	8	13	10	84	19-juil	01-août	09-juil	16-juil		19-juin		31-juil	54	39						47
Chénopode blanc	62	65	17		69	8	0	96	30-juil	10-août	28-juin		16-juil			09-août	40	33	19					37
Coquelicot	86	13	69	100	100	47	92	100	21-juin	25-juin	18-juin	24-juin	20-juin	16-juin	14-juin	07-juil	29	24	29	38	40	19	33	24
Ethuse ciguë	30	2	0	50	39	0	0	71	30-juil				16-juil			15-août	34							34
Euphorbe exigüe	56	69	0		90	50	50	80	26-juin	07-juil			09-juil	28-juin	28-juin	26-juin	38	27			38		19	43
Euphorbe réveil-matin	89	74	46	100	92	92		82	15-mai	02-juin	01-mai		17-avr	01-mai		19-juil	30	50	25	34	34	32		47
Fumeterre officinale	73	41	47	100	100	27	40		30-avr	10-mai	03-mai	13-avr	10-mai	20-avr	23-mai		40	60	37	48	53	38	31	
Gaillet gratteron	78	53	50	75	94	75	100	81	13-juin	25-juin	17-juin	07-juin	26-juin	06-juin	04-juin	30-juin	27	27	25	46	37	18	21	24
Géranium disséqué	90	40	68	94	100	77	80	79	03-juin	26-juin	05-juin	02-juin	02-juin	03-juin	14-juin	04-juil	33	31	28	43	49	24	22	41
Laiteron rude	40	58	9	86	82	6	0	71	09-juil	18-juil	03-juil	22-juin	07-juil			04-août	32	34	19	49	45			28
Liseron des champs	74	37	74	85	86	29	79	84	07-juil	17-juil	07-juil	05-juil	10-juil	24-juin	03-juil	15-juil	37	39	21	38	38	19	19	49
Matricaire sp.	79	0	53		83	100			08-juin		16-juin		14-juin	25-mai			34		33		41	30		
Mercuriale annuelle	87	79	0	100	100		27	88	06-juil	11-juil		24-avr	20-mai		07-juin	17-juil	59	65		66	53		32	64
Morelle noire	20	70	0			0		100	04-sept	01-août						03-août	13	47						45
Mouron des champs	60	52	13	87	87	16	55	100	30-juin	10-juil	16-juil	07-juil	02-juil	22-juin	27-juin	12-juil	46	26		50	38		22	63
Pensée des champs	87	60	35	100	100	62	42	91	28-mai	03-juin	19-mai	07-mai	09-mai	10-juin	14-juin	11-juil	55	57	48	62	60	28	41	60
Pissenlit	54	33	25	82	39	43	67	60	03-mai	14-avr	20-avr	18-avr	12-avr	20-avr	17-mai	04-juil	14	21	19	15	18	12		
Renouée des oiseaux	56	11	25	50	36	31	59	100	26-juin	05-juil	06-juil	03-juil	13-juin	28-juin	25-juin	09-juil	44	76			38		33	72
Renouée liseron	42	28	11	55	93	11	14	97	08-juil	13-juil	11-juil	16-juil	14-juil	23-juin	16-juil	11-juil	57	70			38	19	69	
Renouée persicaire	100	42	0				8	100	15-juil	24-juil						22-juil	46	52						51
Scandix peigne-de-Vénus	76	44	44	100	100	92	75		15-mai	14-mai	23-mai	05-mai	05-mai	05-mai	01-juin		28	50	37	36	49	27	37	
Séneçon vulgaire	75	75	57	100	95	33	50	79	26-mai	01-juin	13-mai	07-avr	19-avr	28-avr	17-mai	23-juil	34	34	26	37	41	29		30
Stellaire intermédiaire	92	75	83		88	83			12-avr	11-avr	10-avr		17-avr	04-avr	18-avr		55	55	48		58	58	52	
Véronique à feuilles de lierre	92	79	76	100	100	97	100		11-avr	08-avr	15-avr	13-avr	08-avr	06-avr	18-avr		31	36	28	35	30	37	26	
Véronique de perse	93	57	86	93	98	93	96	63	01-mai	16-mai	30-avr	09-avr	15-avr	22-avr	19-mai	11-juil	44	53	45	49	51	36	39	45
Vulpin des champs	94	88	87	86	100	98	100	100	18-mai	22-mai	13-mai	11-mai	12-mai	09-mai	20-mai	03-juil	46	41	47	58	55	39	34	32

Annexe 2 : Résultats du succès et date de début de grenaison, ainsi que de la biomasse moyenne des 30 espèces adventices en fonction de la localisation (IF : Interface, PC : Plein-champ) et de la culture (BTH : Blé tendre d'hiver, CH : Colza, MH : Moutarde, OH : Orge d'hiver, OP : Orge de printemps, S : Soja).

Espèce	Succès de grenaison (%)								Début de grenaison (date moyenne)								Biomasse à floraison (g)							
	IF	PC	BTH	CH	MH	OH	OP	S	IF	PC	BTH	CH	MH	OH	OP	S	IF	PC	BTH	CH	MH	OH	OP	S
Amarante sp.	63	52						55	27-août	05-sept	07-juin	16-juin				02-sept	23.99	10.88	0.91					14.63
Anthriscus commun	38	42	13					89	07-juin	16-juin						07-juin	07-juin	3.62	5.31					10.27
Bleuet	67	50	64					0	04-juil	05-juil	05-juil						8.76	2.54	5.78					
Brome stérile	91	88	87	100	80	93	100		23-juin	26-juin	23-juin	28-juin	03-juil	22-juin	28-juin		4.09	3.85	3.54		1.24	3.19		11.21
Chardon des champs	33	24	7	0	8	6	10	81	19-août	24-août	16-juil					28-août								
Chénopode blanc	48	54	0					89	12-sept	12-sept	07-juil	12-juil	16-juil	26-juin	10-juil	15-juil	10.24	6.33	8.15	13.17	7.41	4.33	4.67	21.49
Coquelicot	81	10	69	100	100	32	92	100	08-juil	11-juil						20-sept	3.13	0.49		1.48	4.56			2.83
Ethuse ciguë	14	0	0	0	8	0	0	57	20-sept				16-juil				0.37	0.3		0.13	0.48	0.01	0.03	0.27
Euphorbe exigüë	50	53	0					80	15-juil	16-juil	30-mai	17-mai	17-mai	04-juin		14-juil	0.75	1.25	0.43	1.9	1.4	0.23		0.67
Euphorbe réveil-matin	84	65	45	100	92	85		65	31-mai	27-juin	12-juin	22-juin	01-juil	09-juin	07-juin	26-juil	4.84	17.19	1.54	43.93	13.46	4.47	0.46	
Fumeterre officinale	73	41	47	100	100	27	40		13-juin	13-juil	04-juil	09-juil	07-juil	23-juin	26-juin	04-juil	2.08	1.57	1.01	1.58	3.36	3.21	0.68	2.17
Gaillet gratteron	78	53	50	75	94	75	100	81	30-juin	09-juil	26-juin	11-juin	22-juin	24-juin	29-juin	05-juil	3.62	2.05	1.75	8.75	8.4	1.53	0.72	2.13
Géranium disséqué	89	36	67	94	100	74	80	79	23-juin	09-juil	16-juil	16-juil	16-juil			17-août	5.06	3.02	0.79	4.86	3.49	1.63		4.46
Laiteron rude	29	52	6	71	61	0	0	68	25-juil	01-août						18-août	1.51	3.63	1.17	1.11	0.91	0.91	1.93	3.46
Liseron des champs	19	22	0	0	0	2	0	81	17-août	23-août	28-juin						2.47		1.35	0.56	6.47	1.55	2.55	1.47
Matricaire sp.	63	0	47						01-juil			14-mai	07-juil				2.13	3.04		37.18	0.51			1.56
Mercuriale annuelle	79	69	0	100	100		9	79	27-août	27-août						06-sept	0.65	6.69						6.24
Morelle noire	0	43	0					59		14-sept						14-sept								
Mouron des champs	31	14	3	7	43	0	10	100	08-août	30-juil			16-juil			05-sept	0.45	0.21	0.09	0.22	0.46	0.12	0.21	0.71
Pensée des champs	71	53	26	100	100	12	25	85	19-juil	23-juil	08-juil	16-juil	15-juil	22-juin	16-juil	21-août	0.82	0.97	0.37	1.65	1.26	0.26	0.28	0.56
Pissenlit	54	33	25	81	39	43	67	60	17-mai	02-mai	05-mai	06-mai	28-avr	02-mai	24-mai	04-juil	9.18	10.62	5.81	10.75	9.36	10.27		
Renouée des oiseaux	8	6	0	0	0	0	0	86	03-sept	20-sept						06-sept	6.92	1.86	1.71	2.15	6.07	1.08	5.74	17.37
Renouée liseron	11	8	0	0	2	0	0	87	11-sept	08-sept						09-sept	2.68	4.77	0.21	0.3	1.19	0.21	0.39	10.28
Renouée persicaire	100	35	0				0	92	28-août	14-sept						10-sept	0.99	15.57					0.15	18.21
Scandix peigne-de-Vénus	76	17	34	100	100	73	75		12-juin	07-juil	20-juin	23-juin	23-juin	06-juin	22-juin		4.4	4.83	2.55	6.79	5.95	4.12	5.43	
Sénéçon vulgaire	73	68	57	100	95	33	50	66	10-juin	20-juin	31-mai	10-mai	29-mai	12-mai	31-mai	06-août	3.06	3.93	0.8	8.07	4.39	1.02	2.86	0.97
Stellaire intermédiaire	92	75	83						06-juin	22-juin	28-mai		30-juin	02-juin	05-mai		1.23	4.06	2.01		4.93	0.66	4.5	
Véronique à feuilles de lierre	92	75	76	100	100	94	100		22-mai	26-mai	22-mai	19-mai	20-mai	26-mai	14-mai		1.57	0.76	1.49	2.3	1.08	0.9	0.81	
Véronique de perse	91	57	86	93	98	86	96	63	10-juin	03-juil	07-juin	03-juin	11-juin	30-mai	13-juin	25-juil	2.04	1.64	1.36	2.99	3.36	1.48	0.46	1.31
Vulpin des champs	94	86	86	86	100	98	100	89	30-juin	29-juin	27-juin	16-juil	13-juil	25-juin	28-juin	19-juil	4.81	5.32	4.26	2.57	7.15	2.95	4.76	7.21

Annexe 4 : Phenology of the 30 weed species from post-weeding to crop harvest in the field edge and the field core of six crops.

Effect of Crop type (winter wheat, winter barley, winter mustard, winter oilseed rape, spring barley, soybean), Field location (field edge, field core) and their interaction on the phenology of 30 weed species. The proportion of individuals having already reached the studied stage is compared over time (expressed in degree-days since the 1st January 2019). This analysis is based on a Cox proportional hazard model applied to the appearance of the 6 following phenological stages. Analyses were carried out using the *coxme* function from the [coxme] package and significativity of the effects were tested by a type II ANOVA using the function *Anova* from the [car] package available in the R software.

Code	Stage	Description
A	Cotyledon	Dicotyledonous: Cotyledons; Poaceae: 1 st leaf
C1	Vegetative plant	Adult plant, more than 8 leaves
D1	Early flowering	The first flowers appear, still a lot of flower buds
D3	End of flowering	There are still flowers blooming but no flower buds anymore (More than 70% of flowers are already blooming).
E1	Fruit maturation	All the flowers are gone, the plant is still green and the fruits keep growing
E2	Senescence	Plant dried and dead. Almost all the fruits/seeds are dispersed
DEATH	Early death	Plant died without flowering

For each weed species, p-values of the effect are presented in a table with the following code:

NA: Not enough data to test the effect

NS: P-value > 0.1

<0.1: P-value between 0.05 and 0.1

<0.05: P-value between 0.001 and 0.05

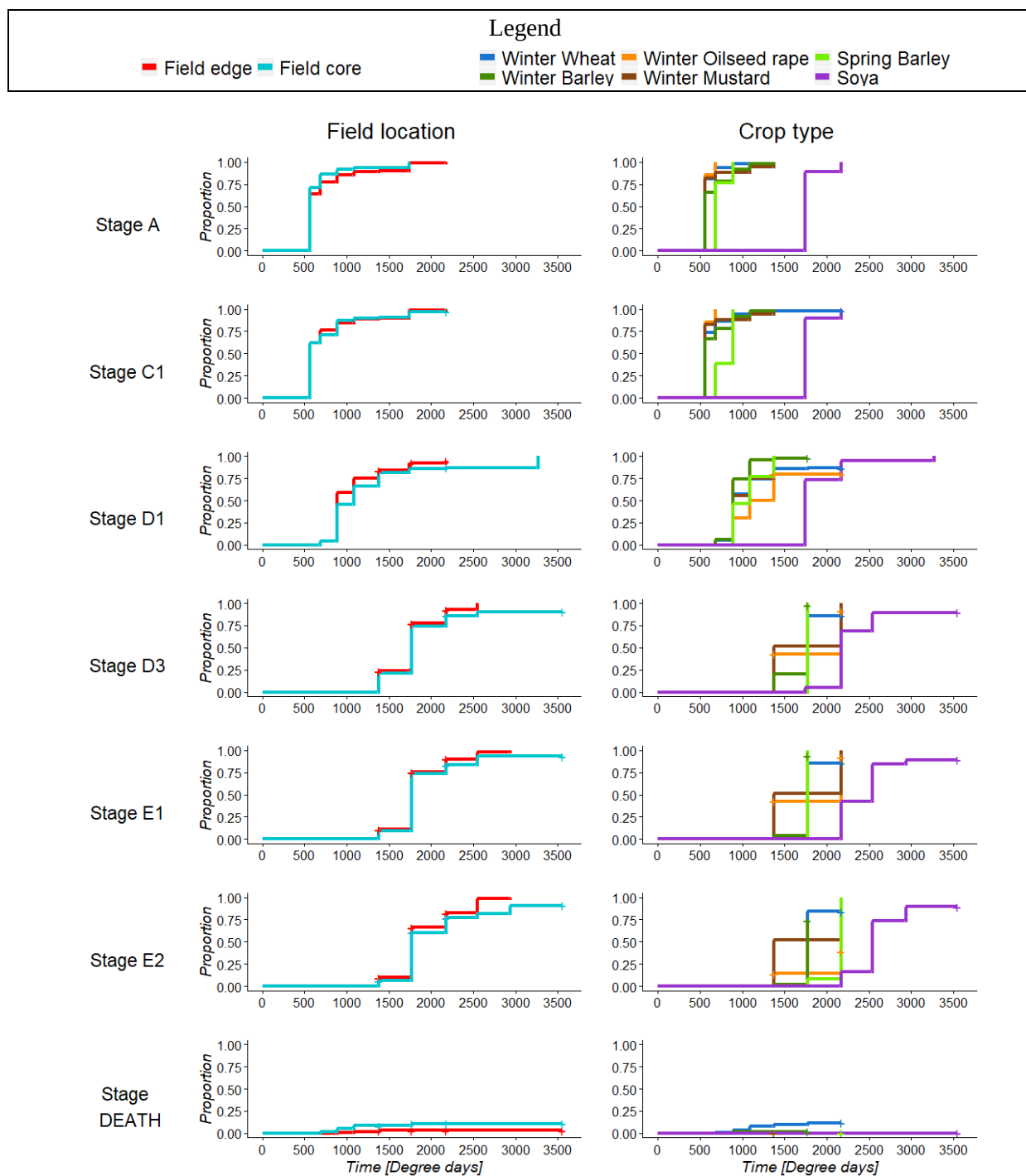
<0.001: P-value lower than 0.001

AETCY – *Aethusa cynapium*



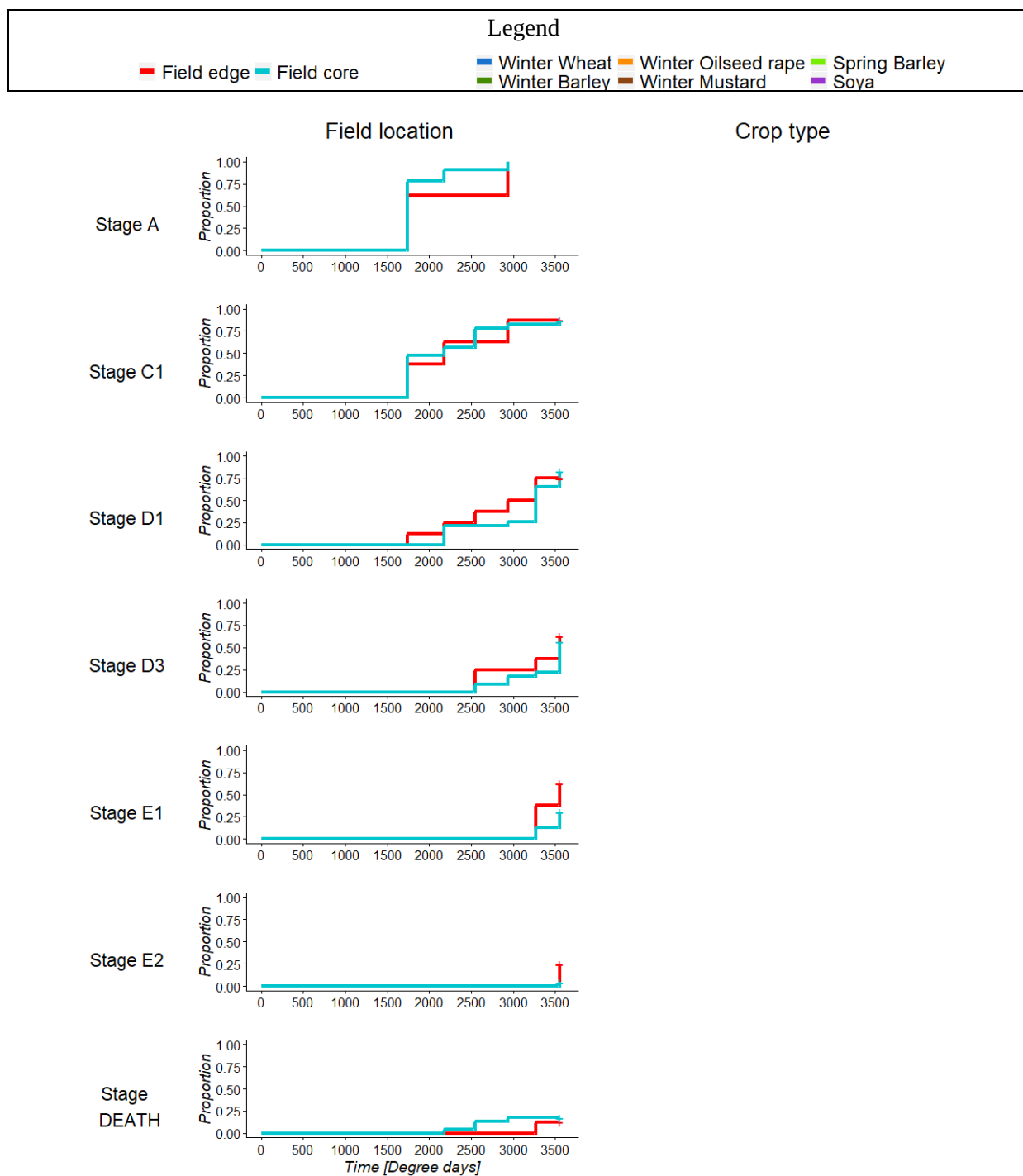
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.05	NS	NA
C1	NS	NS	NA
D1	<0.05	NA	NA
D3	NA	NA	NA
E1	NA	NA	NA
E2	NA	NA	NA
Death	<0.001	<0.001	NA

ALOMY – *Alopecurus myosuroides*



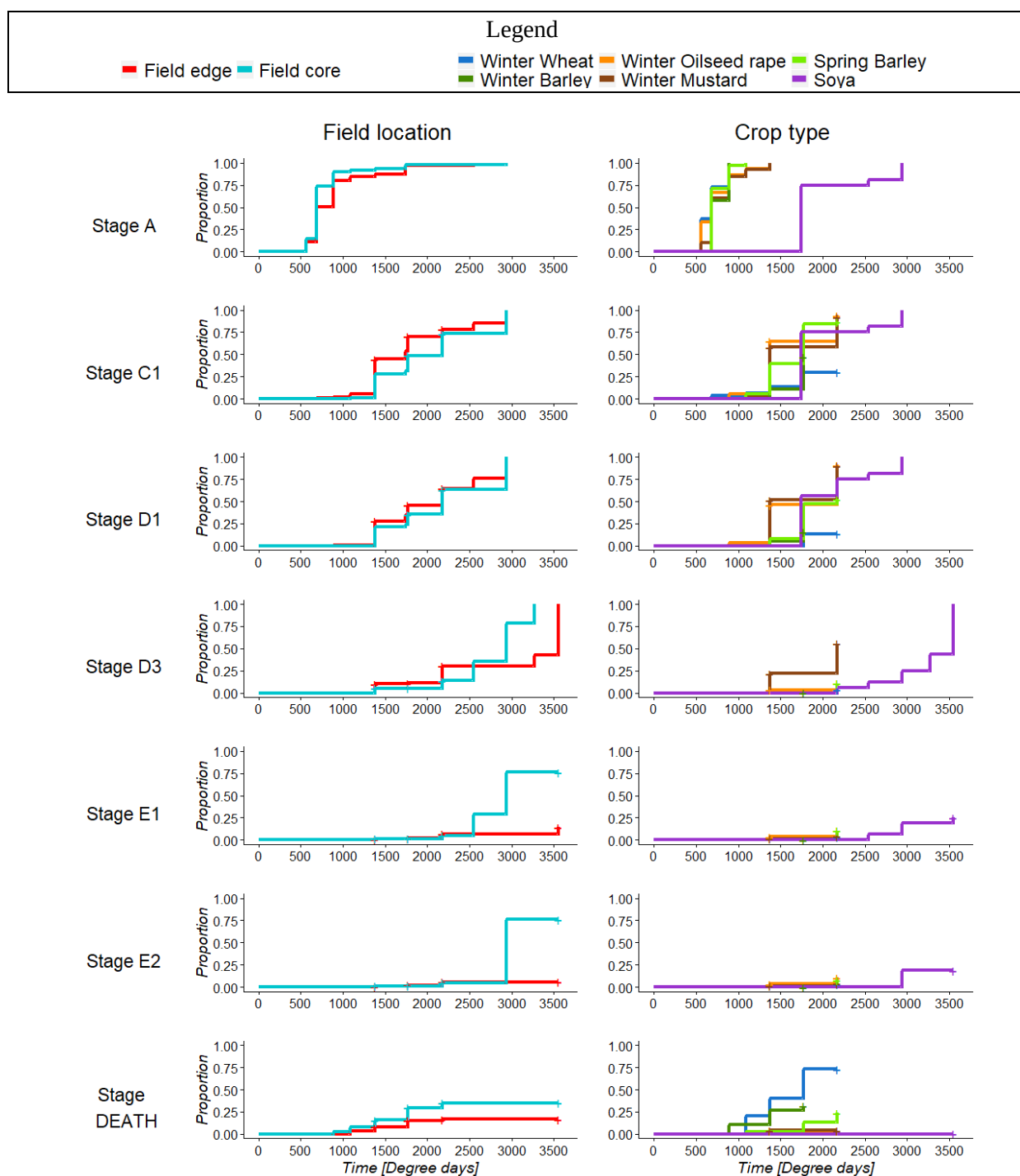
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	NS
C1	NS	<0.001	NS
D1	<0.05	<0.001	<0.05
D3	<0.1	<0.001	NS
E1	<0.1	<0.001	NS
E2	<0.1	<0.001	NS
Death	<0.05	NS	NS

AMASS – *Amaranthus* sp.



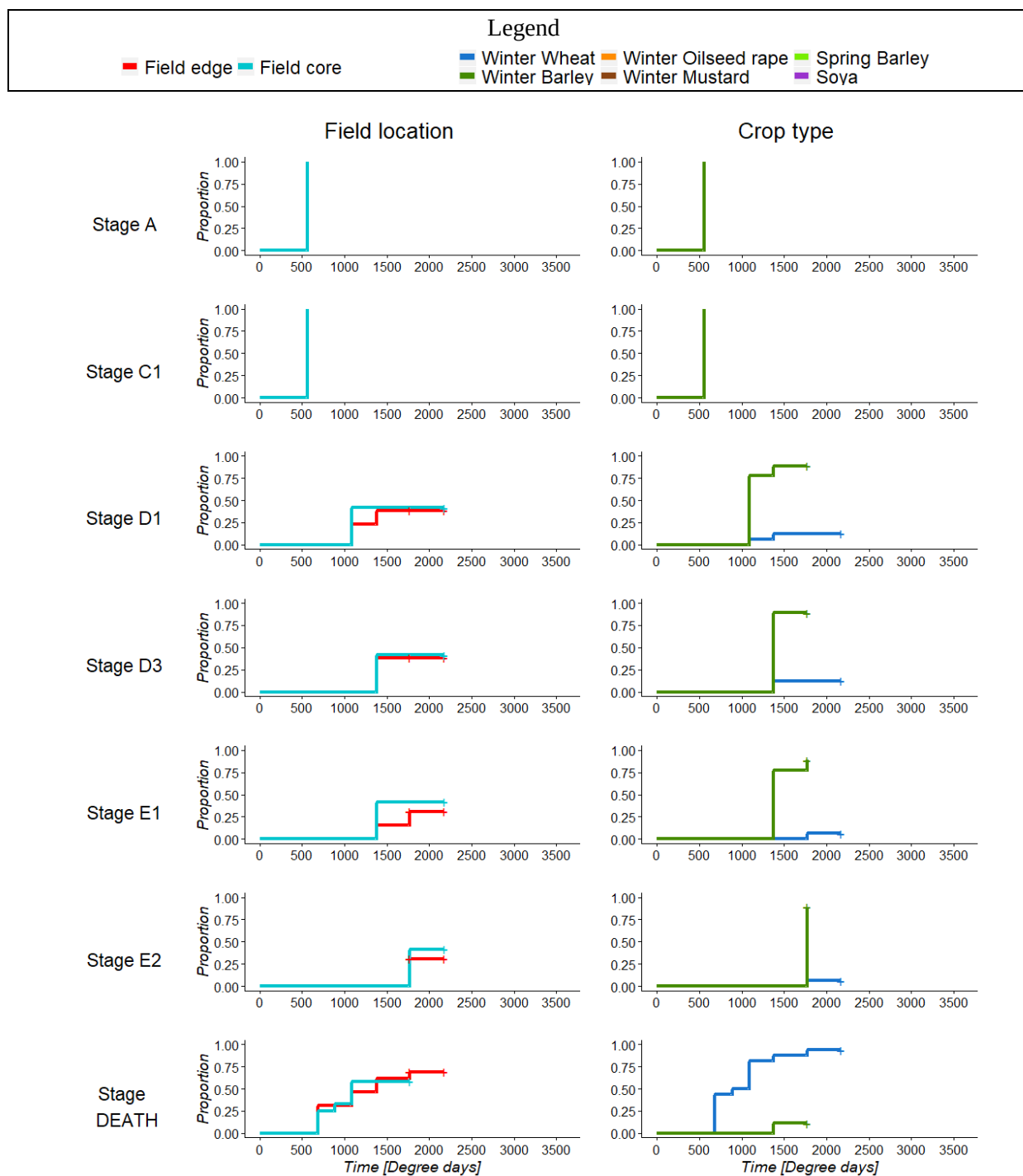
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NA	NA
C1	NS	NA	NA
D1	NS	NA	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	NS	NA	NA
Death	NS	NA	NA

ANGAR – *Lysimachia arvensis*



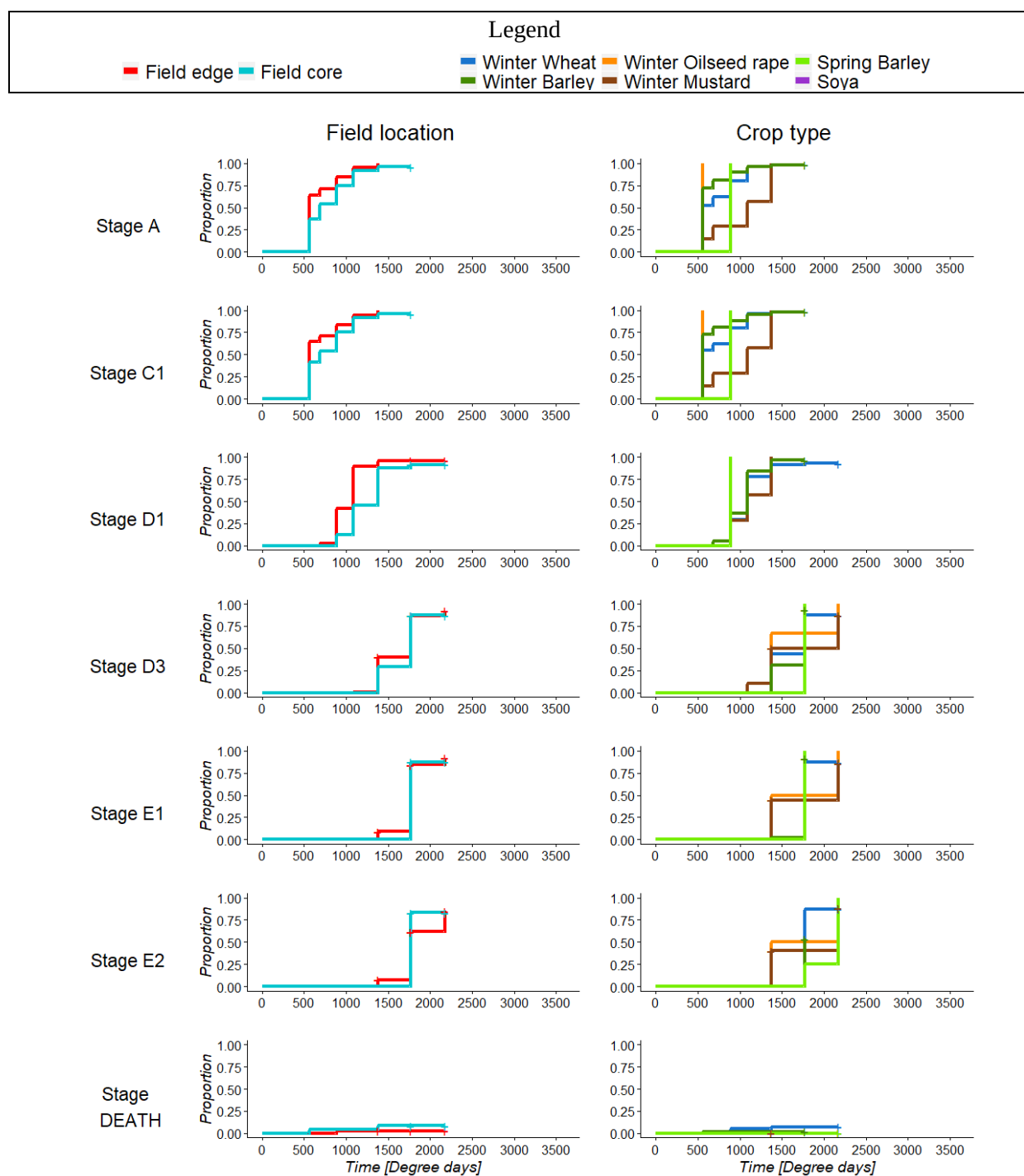
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.05	NS	NS
C1	<0.001	<0.05	NS
D1	NS	<0.05	NS
D3	NS	<0.05	NA
E1	NS	NS	NA
E2	NS	NS	NS
Death	<0.05	<0.001	NS

ANRCA – *Anthriscus caucalis*



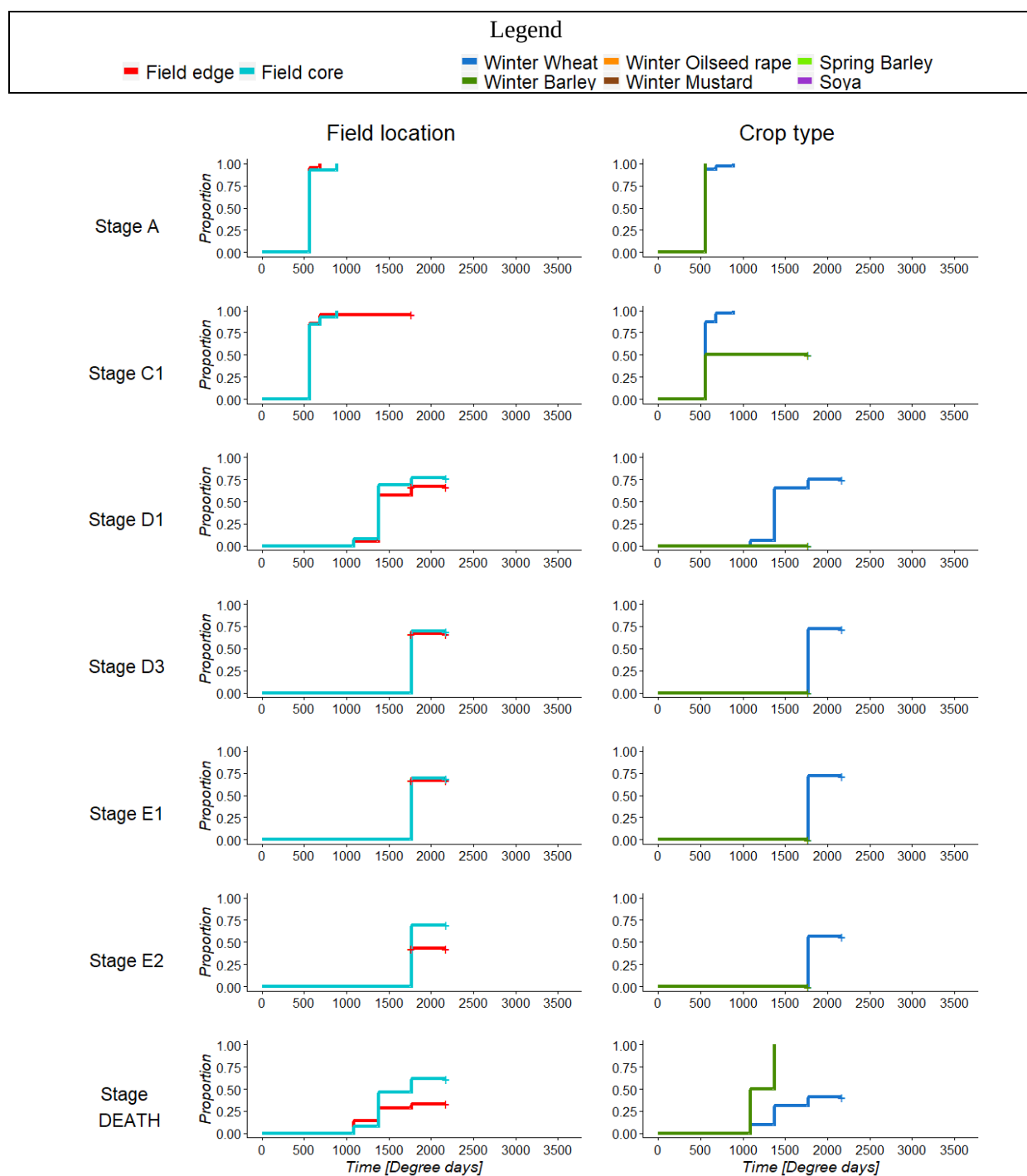
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NA	NA	NA
C1	NA	NA	NA
D1	NS	NS	NS
D3	NS	<0.1	NS
E1	NS	<0.05	NS
E2	NS	NA	NS
Death	NS	<0.05	NS

BROST – *Anisantha sterilis*



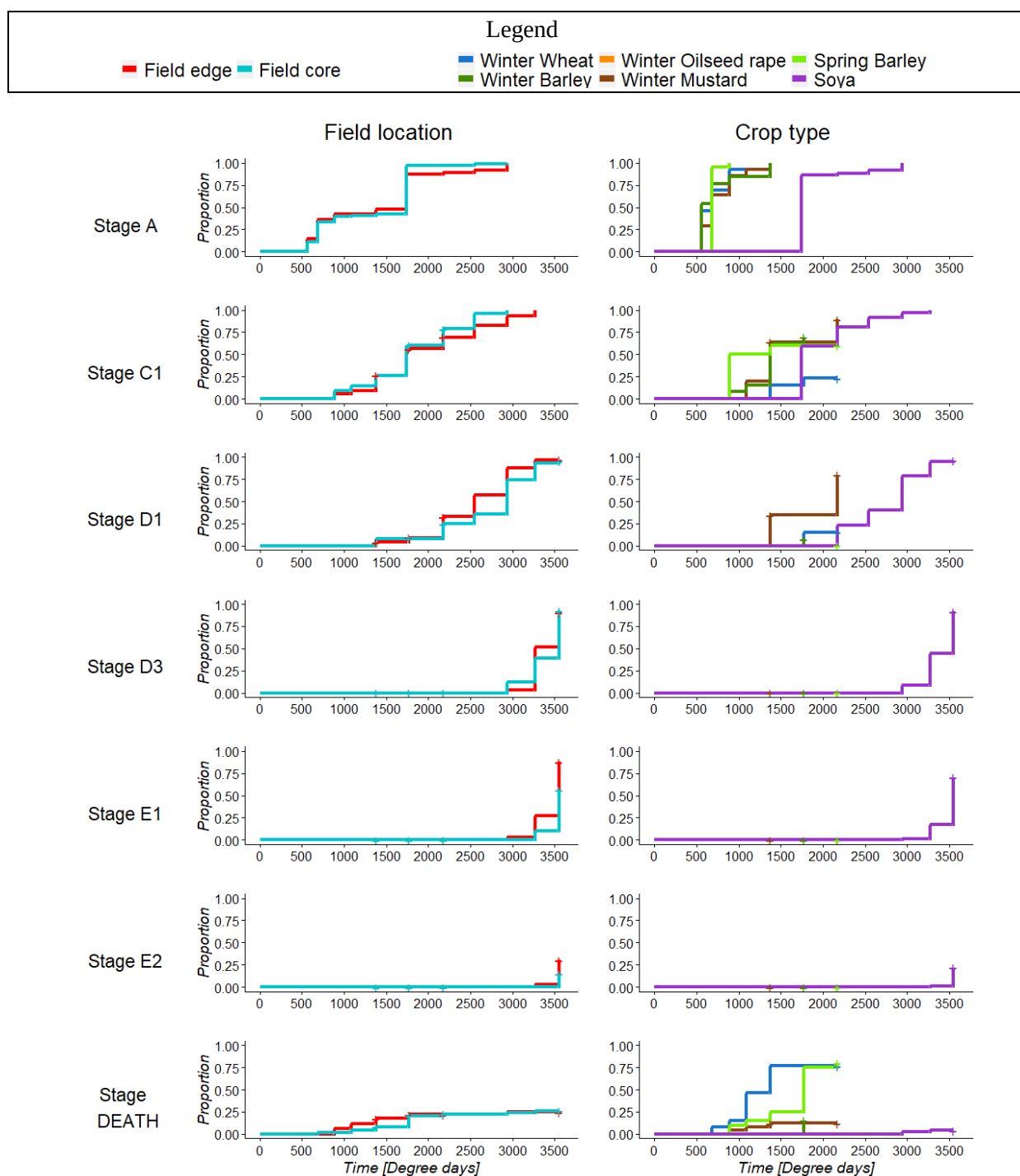
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.05	<0.1	NA
C1	<0.05	NS	NA
D1	<0.001	<0.05	NA
D3	NS	NS	NA
E1	NS	NS	NA
E2	NS	NS	NA
Death	<0.1	NS	NA

CENCY – *Cyanus segetum*



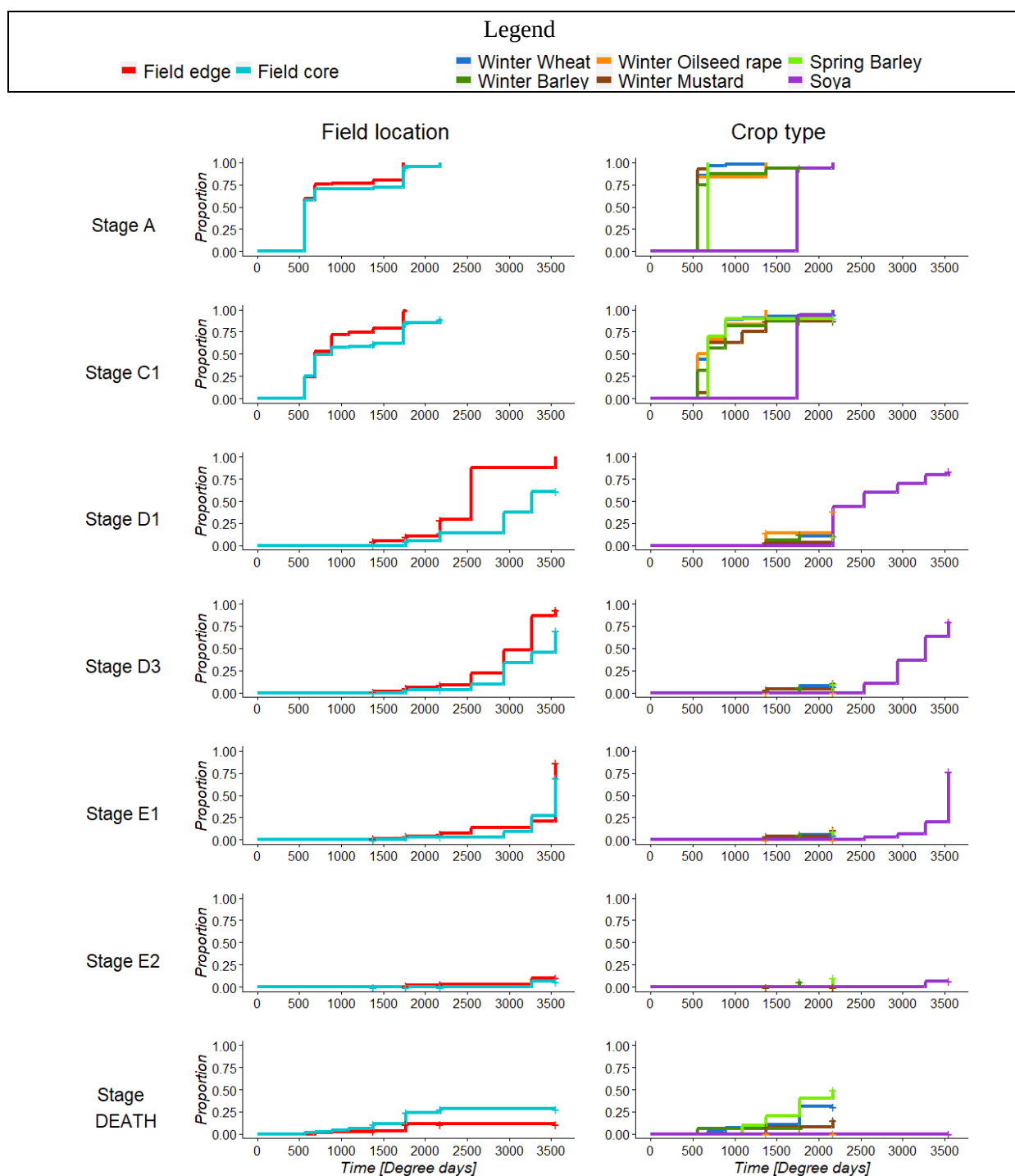
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NA	NA
C1	NS	NS	NA
D1	NS	NA	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	NS	NA	NA
Death	<0.1	<0.05	NA

CHEAL – *Chenopodium album*



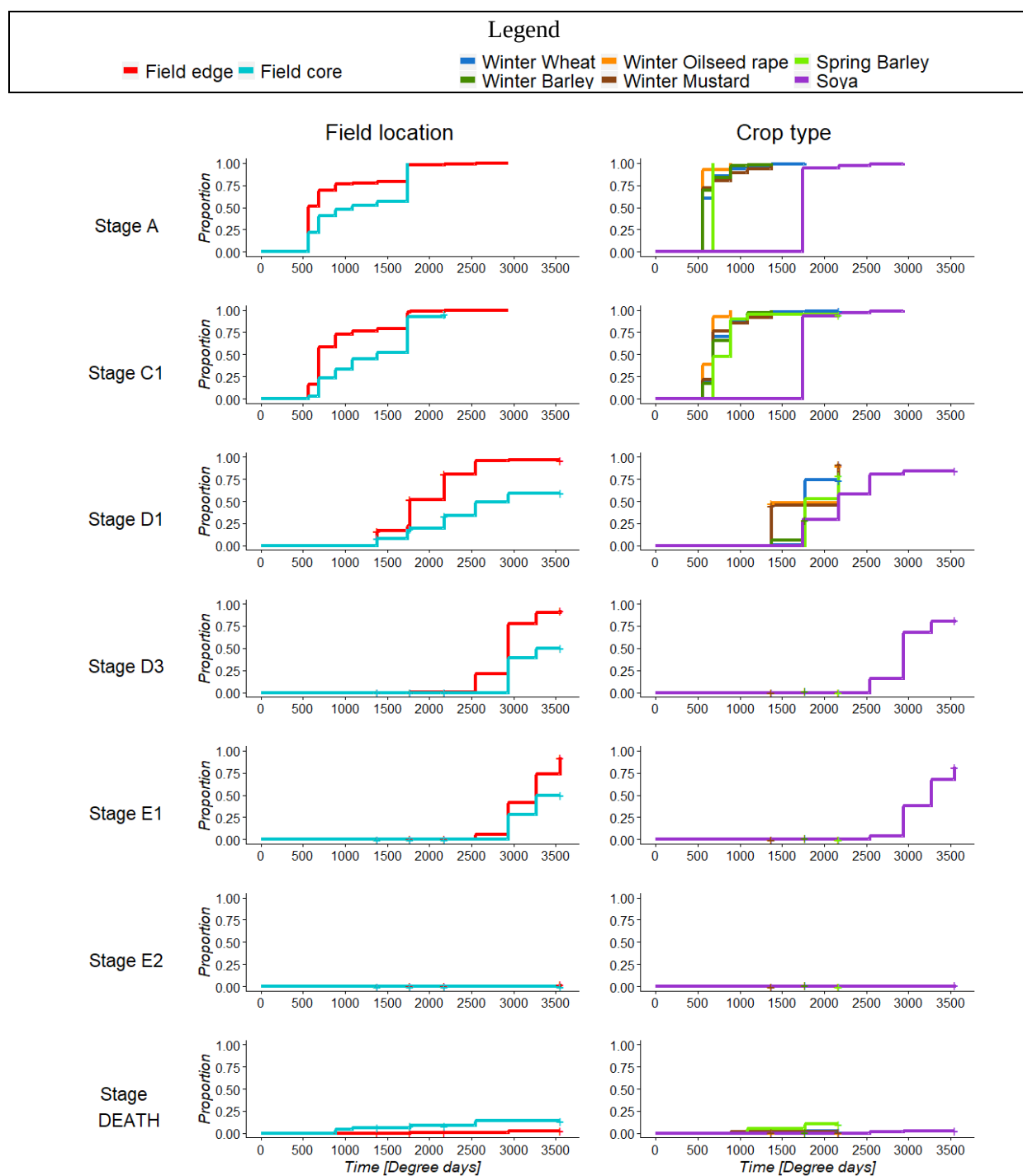
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.05	NS	<0.1
C1	NS	<0.1	NS
D1	NS	NS	NS
D3	NS	NA	NA
E1	<0.05	NA	NA
E2	NS	NA	NA
Death	NS	<0.05	NS

CIRAR – *Cirsium arvense*



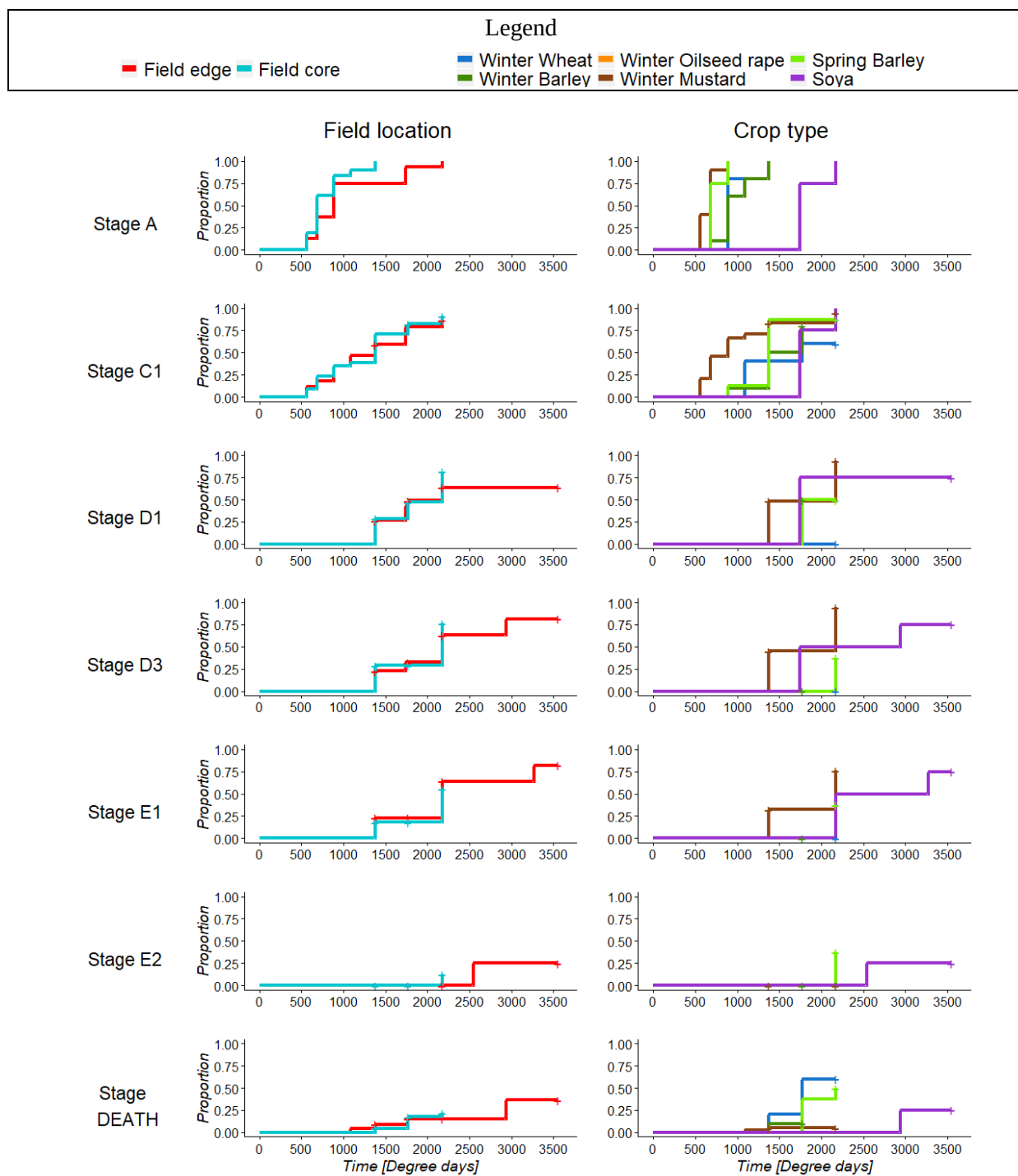
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	NA
C1	<0.05	<0.05	NA
D1	<0.05	NS	NA
D3	<0.05	NS	NA
E1	NS	NS	NA
E2	NS	NA	NA
Death	<0.05	NS	NA

CONAR – *Convolvulus arvensis*



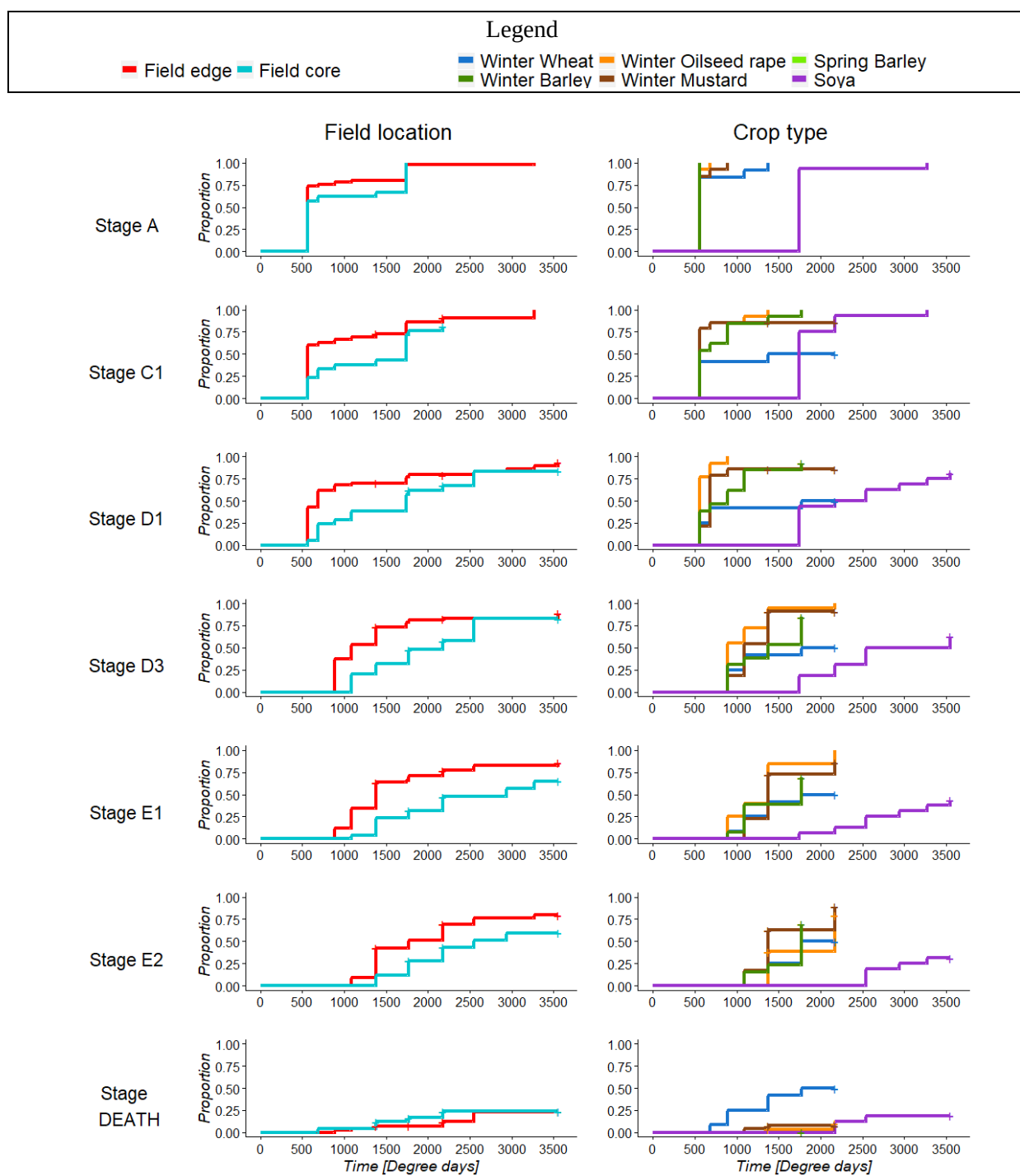
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	<0.1
C1	<0.001	<0.001	<0.001
D1	<0.001	NS	NS
D3	<0.001	NA	NA
E1	<0.05	NA	NA
E2	NA	NA	NA
Death	<0.05	NS	NS

EPHEX – *Euphorbia exigua*



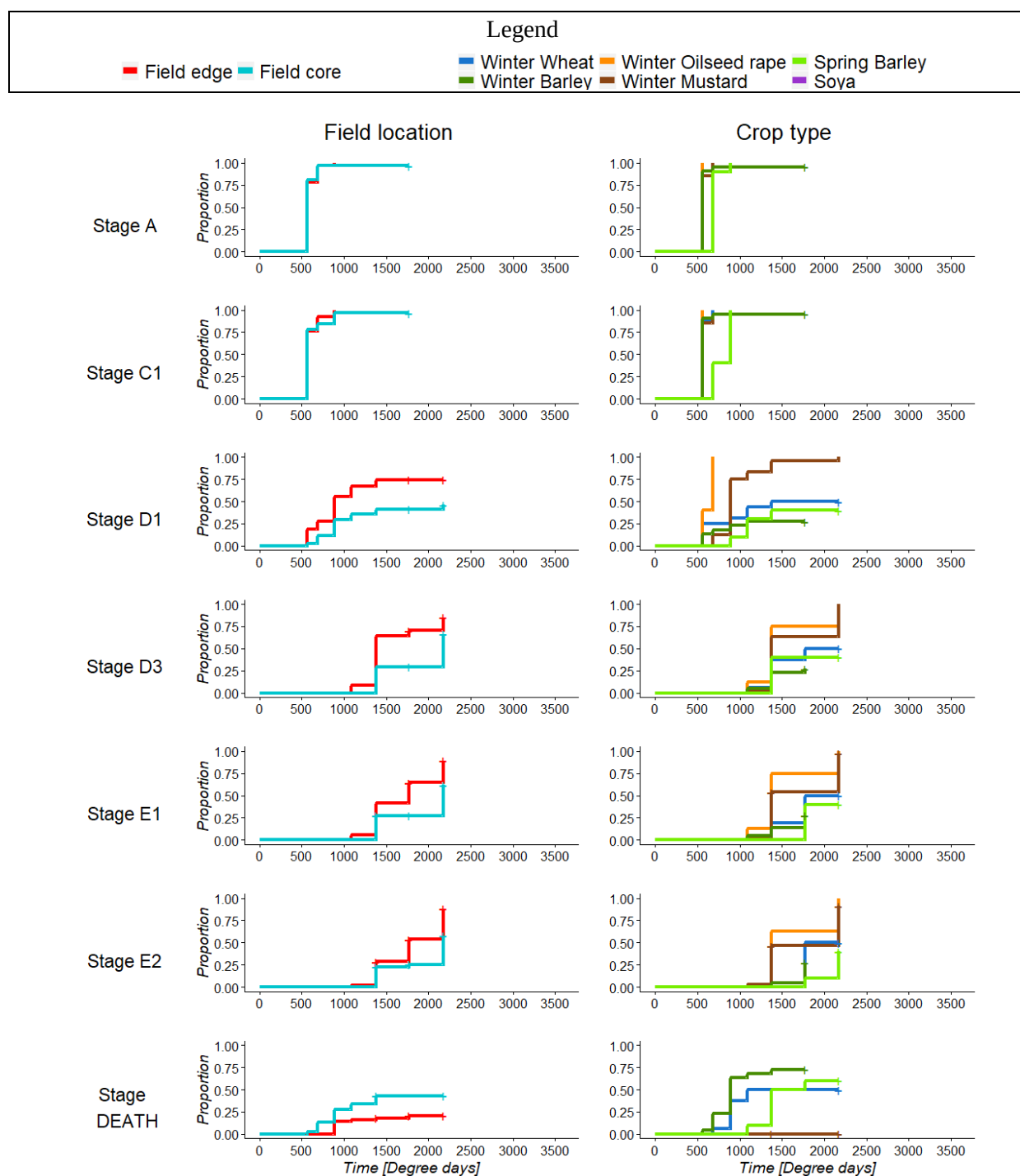
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	NS
C1	NS	<0.05	NA
D1	NS	NS	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	NS	NA	NA
Death	NS	<0.1	NA

EPHHE – *Euphorbia helioscopia*



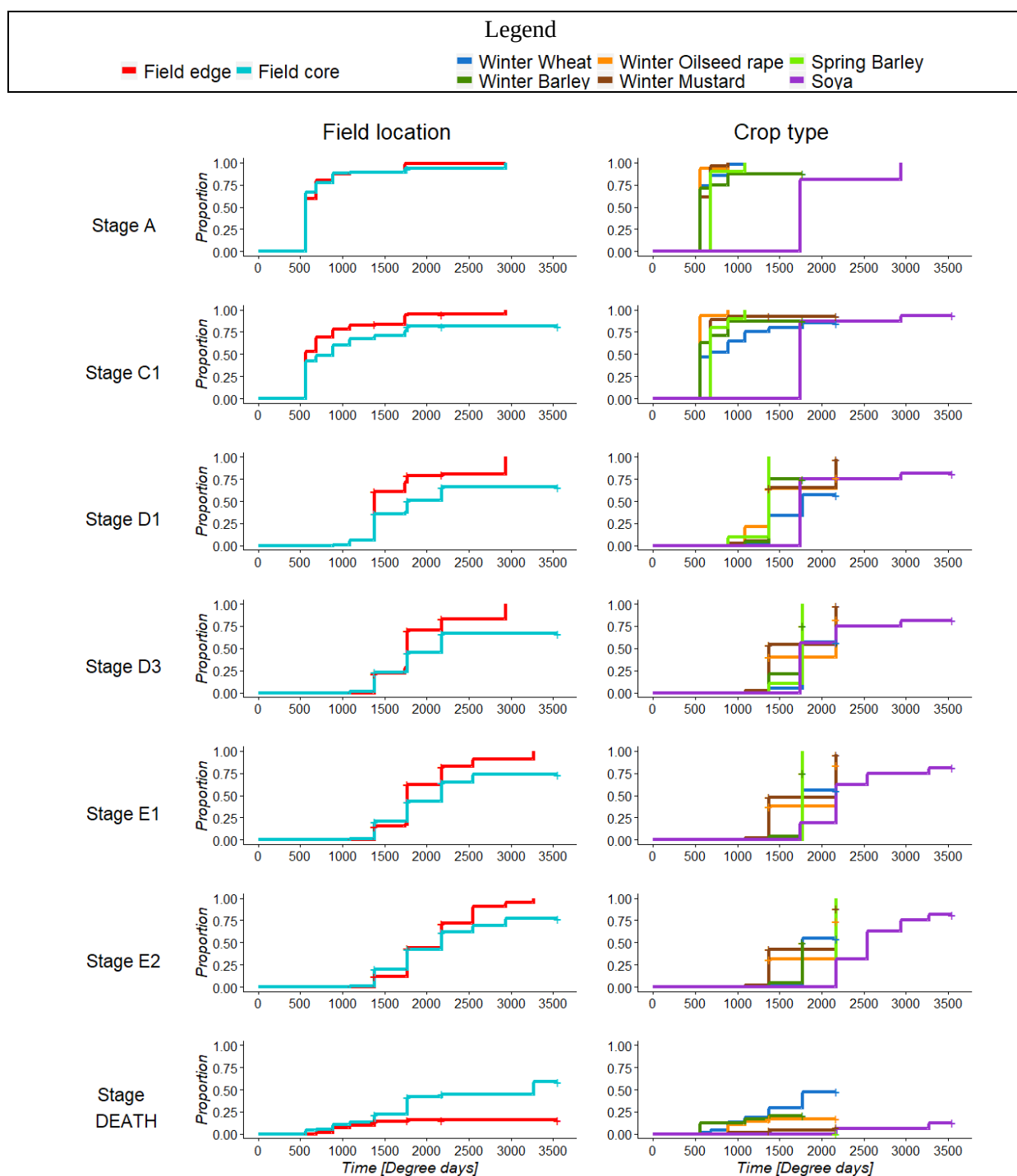
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NS	NA
C1	NS	<0.001	NA
D1	NS	<0.001	NA
D3	NS	<0.05	NA
E1	<0.1	<0.05	NA
E2	<0.05	NS	NA
Death	NS	<0.1	NA

FUMOF – *Fumaria officinalis*



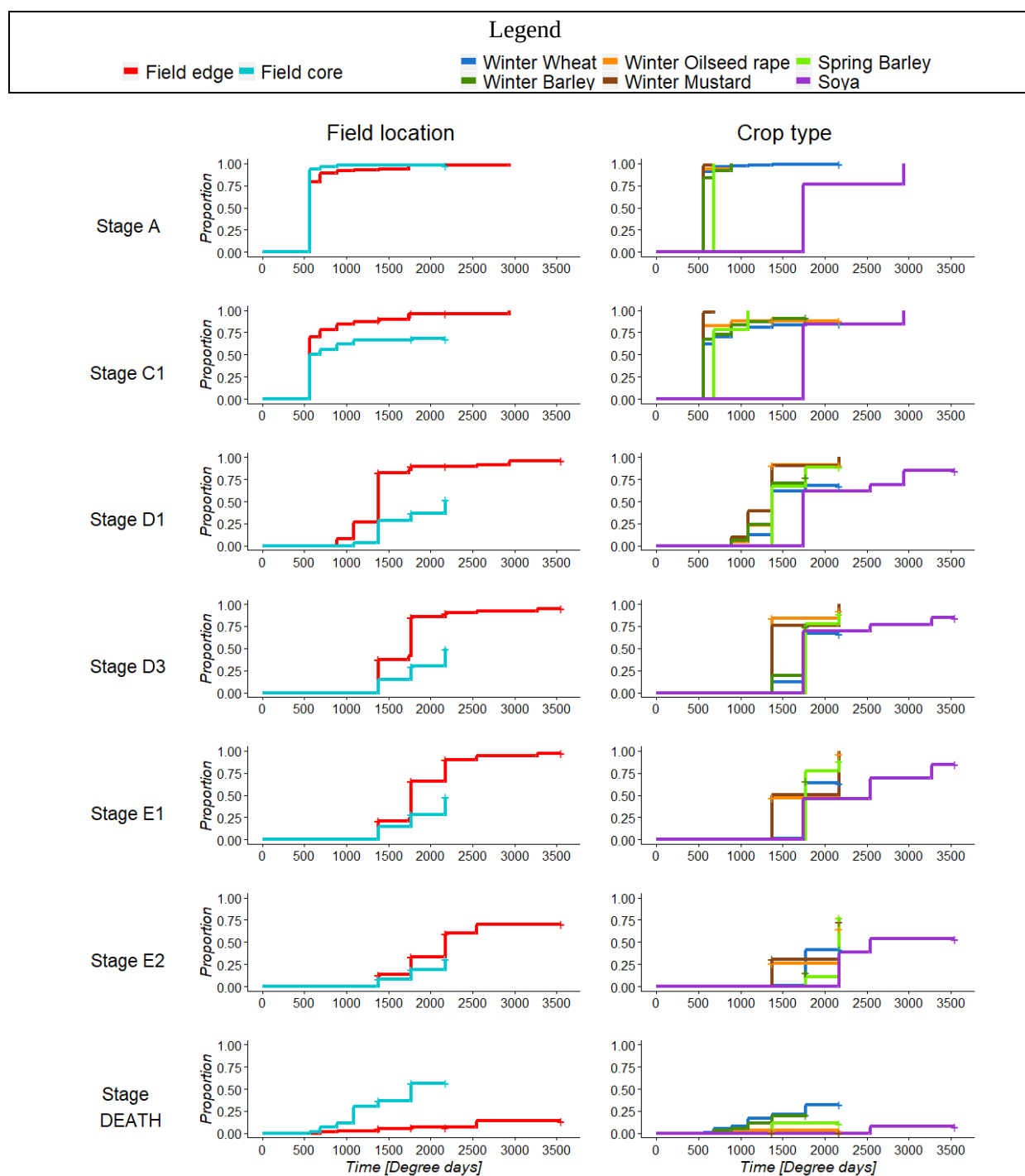
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.05	NS
C1	NS	<0.05	NS
D1	<0.05	<0.05	NS
D3	<0.001	NS	NS
E1	<0.001	NS	NS
E2	<0.05	NS	NS
Death	<0.05	NS	NS

GALAP – *Galium aparine*



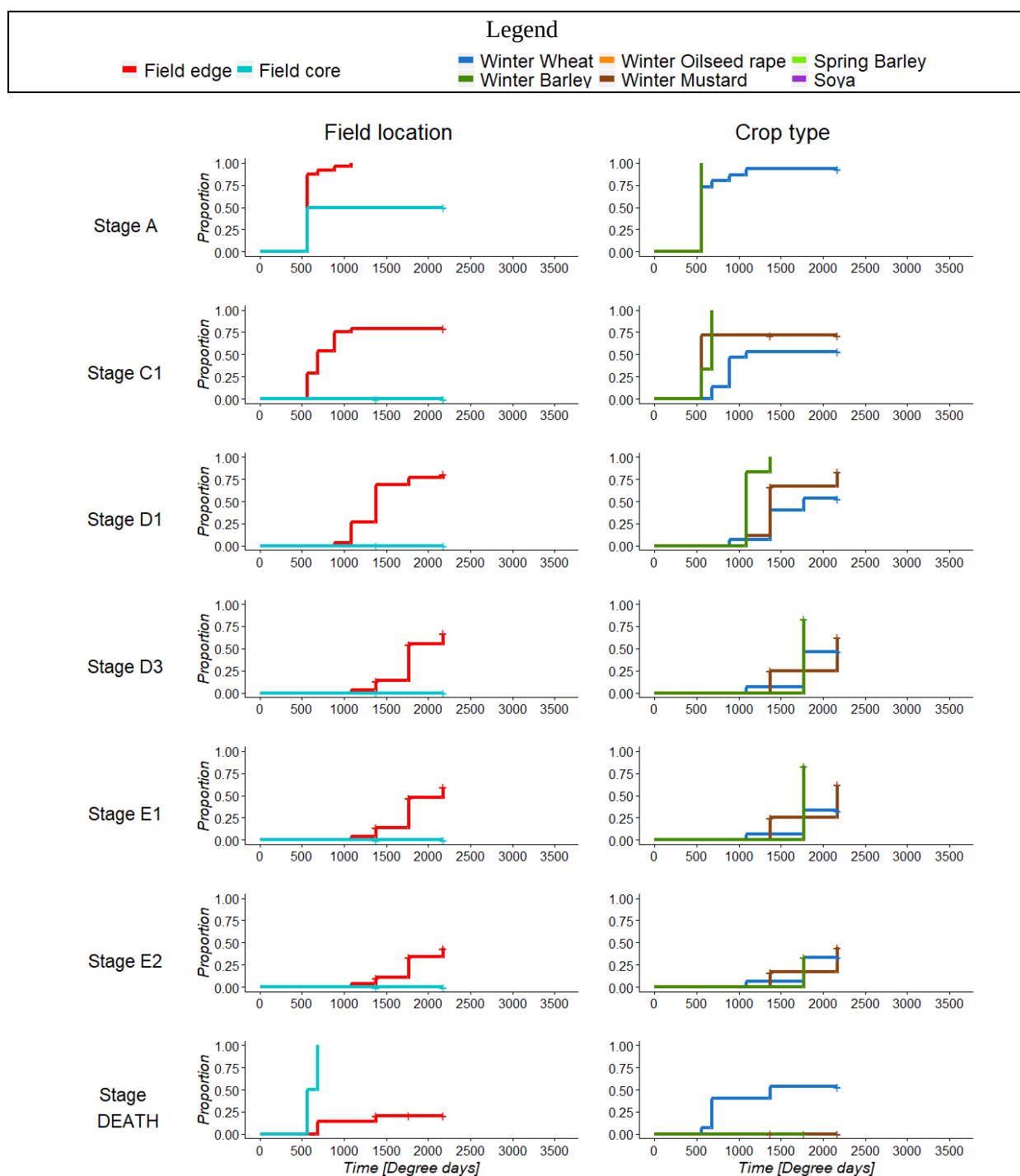
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.1	<0.001	NA
C1	<0.001	<0.001	NA
D1	<0.001	<0.1	NA
D3	<0.001	NS	NA
E1	<0.001	<0.05	NA
E2	<0.05	<0.1	NA
Death	<0.001	NS	NA

GERDI – *Geranium dissectum*



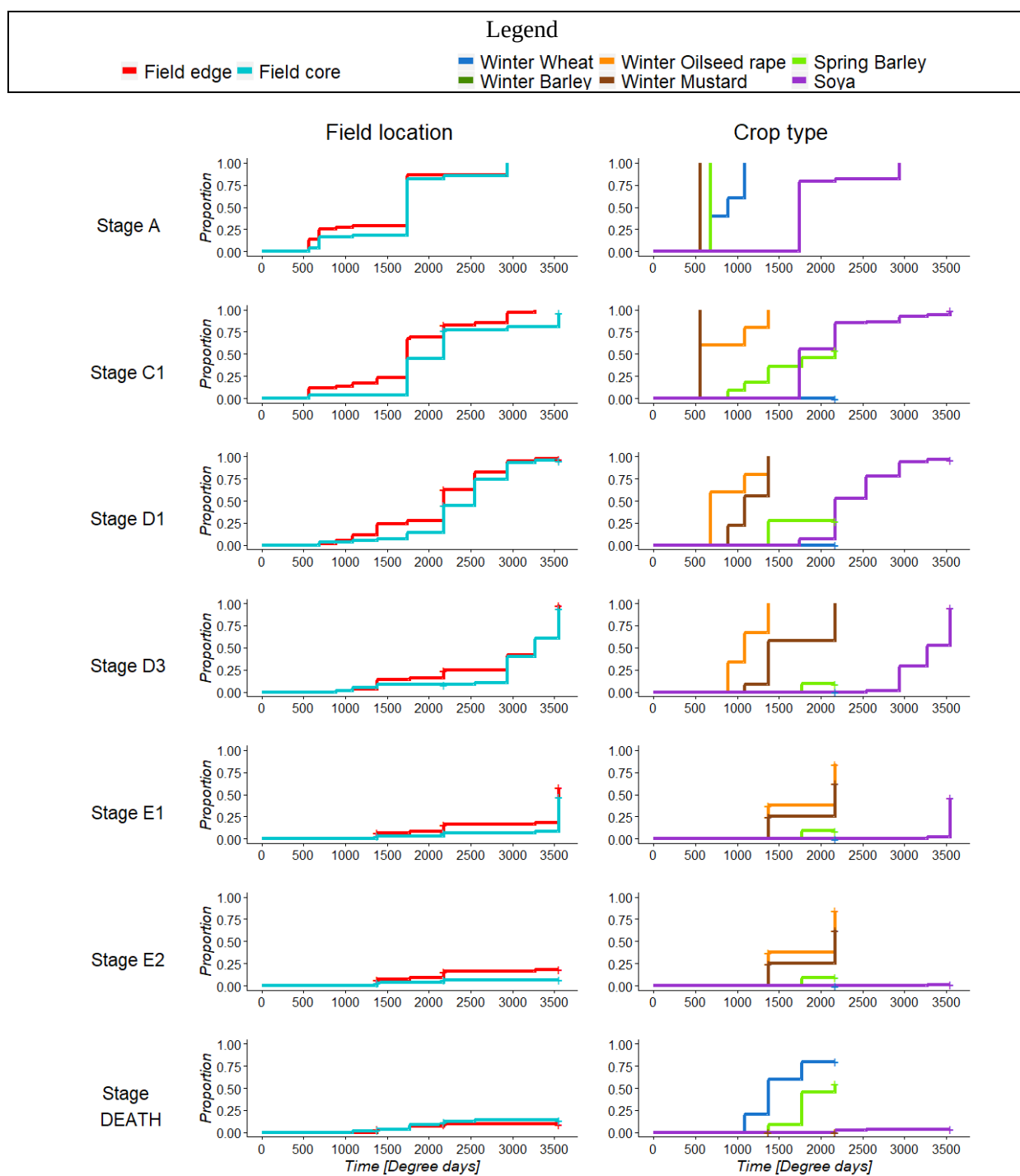
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	NA
C1	<0.001	<0.001	NA
D1	<0.001	<0.001	NA
D3	<0.001	<0.05	NA
E1	<0.001	NS	NA
E2	<0.05	NS	NA
Death	<0.001	NS	NA

MATSS – *Matricaria* sp.



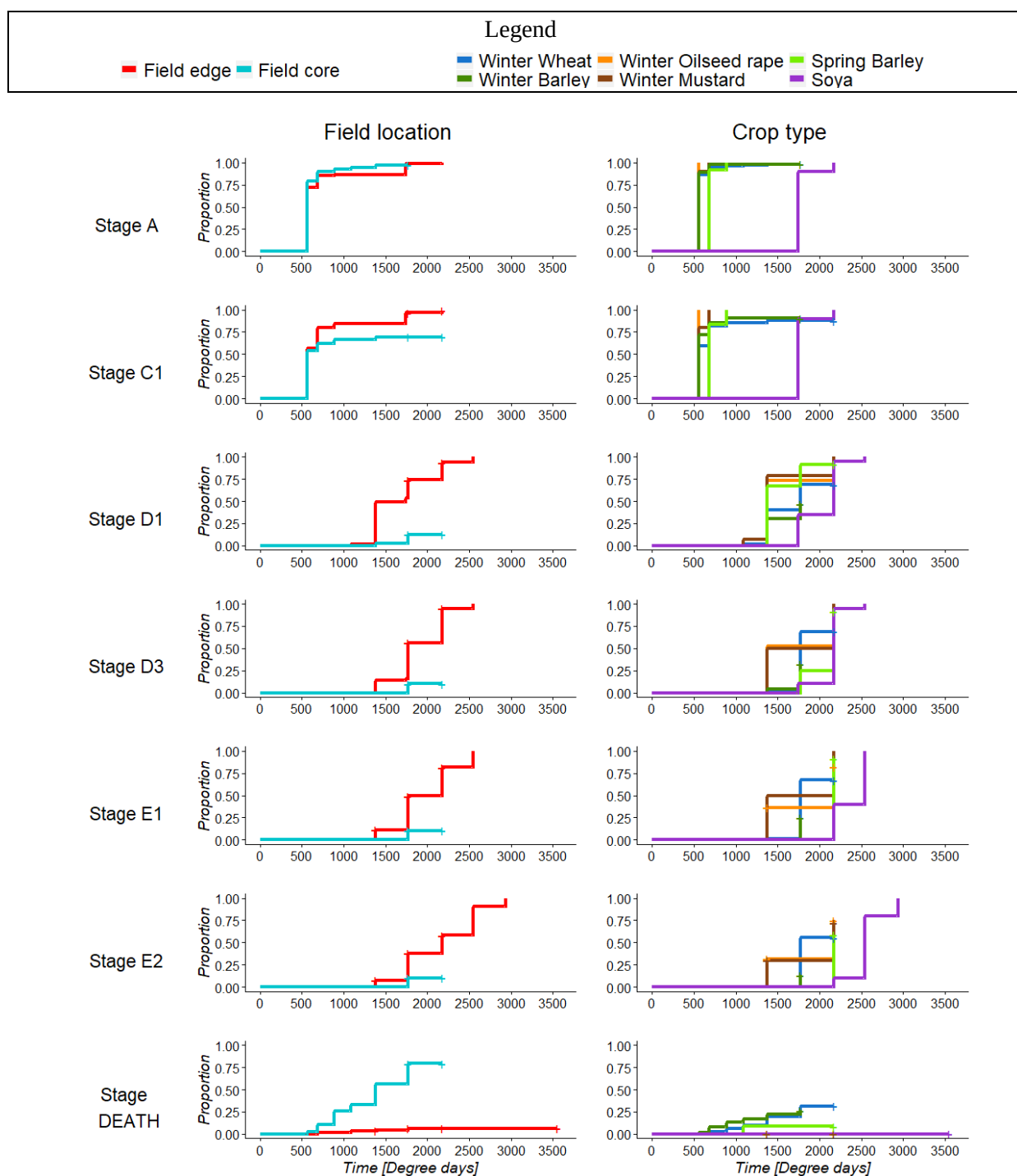
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NA	NA
C1	NS	<0.001	NA
D1	NS	<0.05	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	NS	NA	NA
Death	NS	NA	NA

MERAN – *Mercurialis annua*



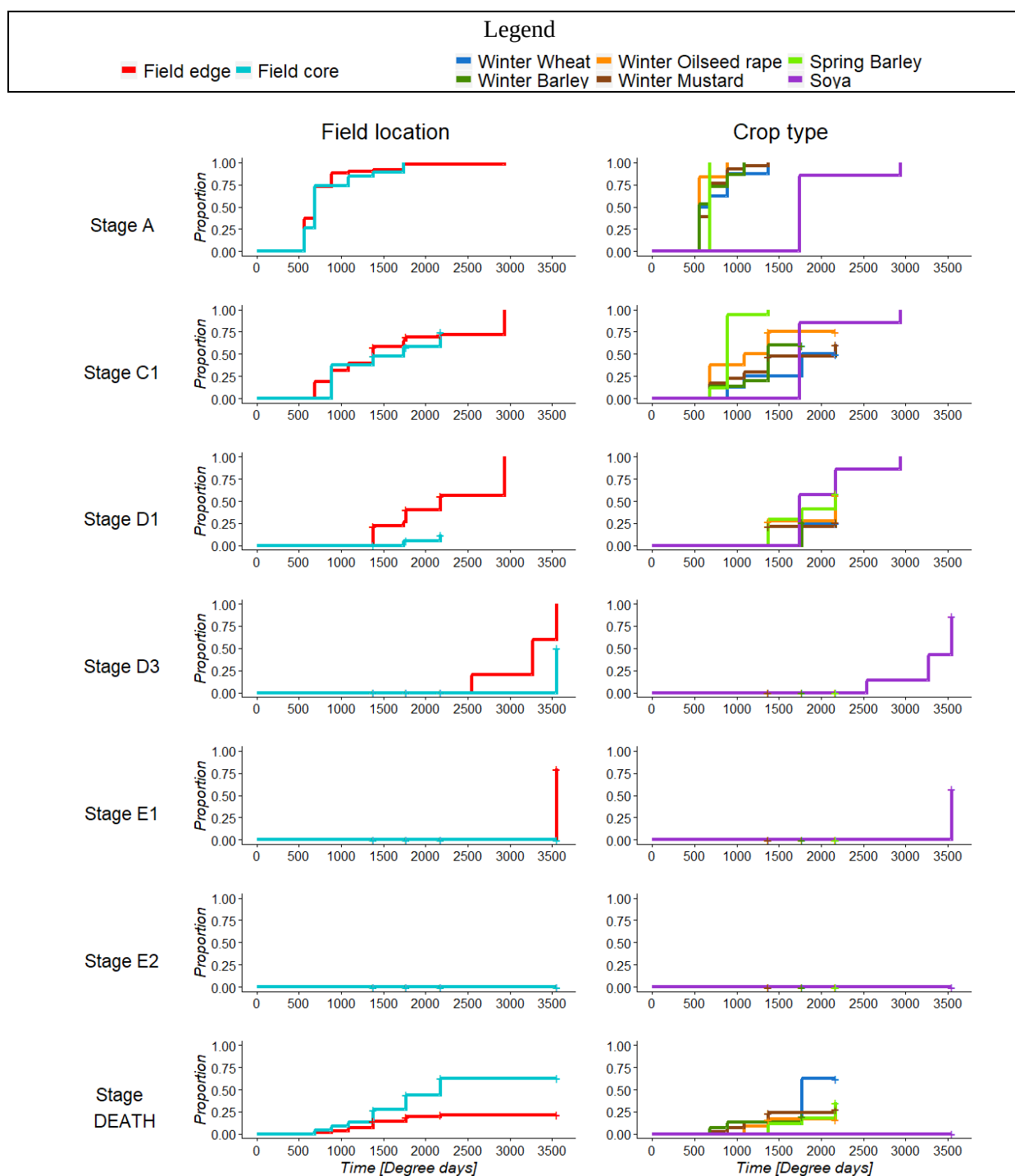
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NA	NA
C1	<0.1	<0.001	NA
D1	NS	<0.001	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NS	NA
E2	NS	NS	NA
Death	NS	<0.001	NA

PAPRH – *Papaver rhoeas*



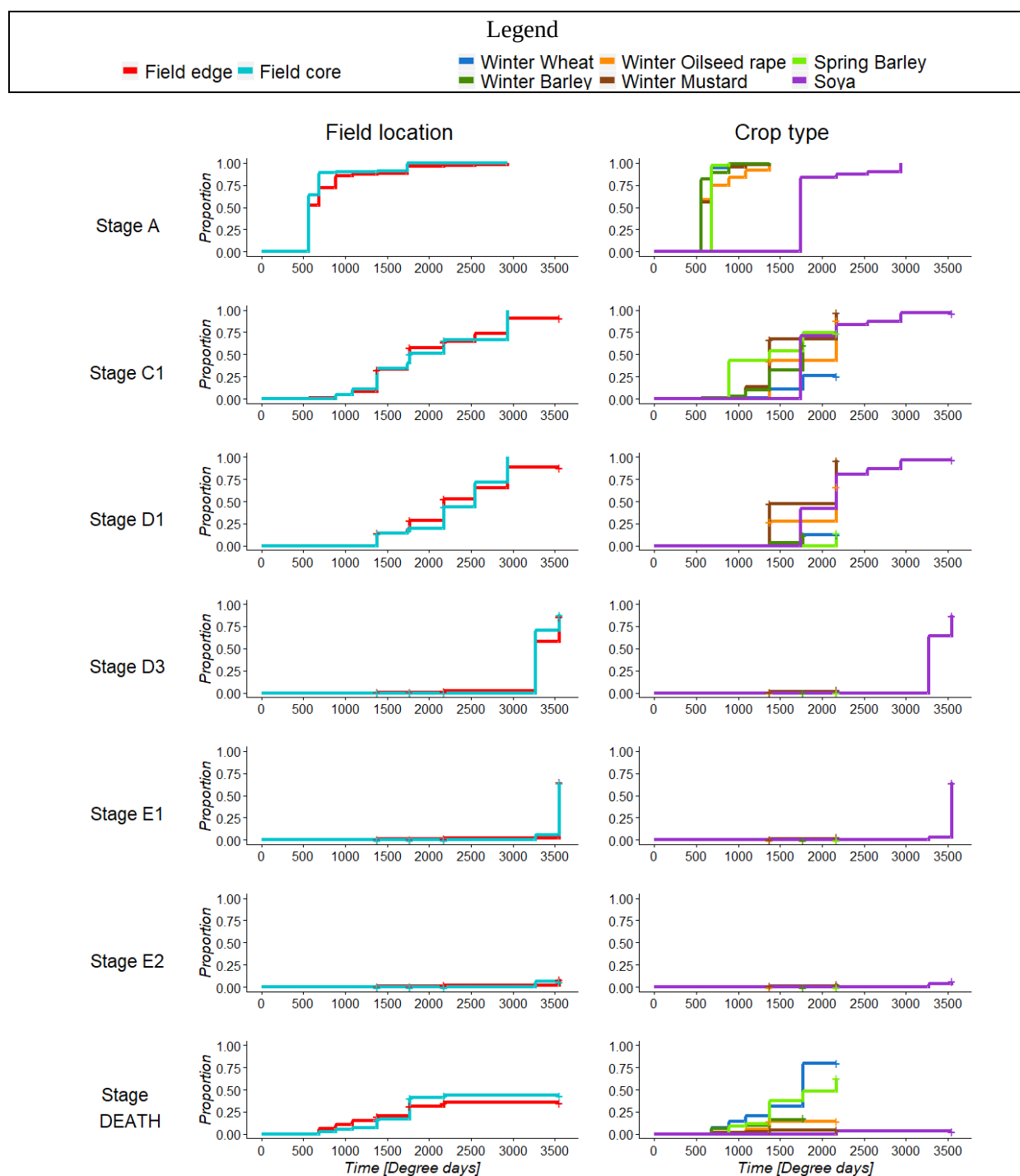
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.05	<0.001	NA
C1	<0.001	<0.001	NA
D1	<0.001	NS	NA
D3	<0.001	<0.05	NA
E1	<0.001	<0.001	NA
E2	<0.001	<0.001	NA
Death	<0.001	NS	NA

POLAV – *Polygonum aviculare*



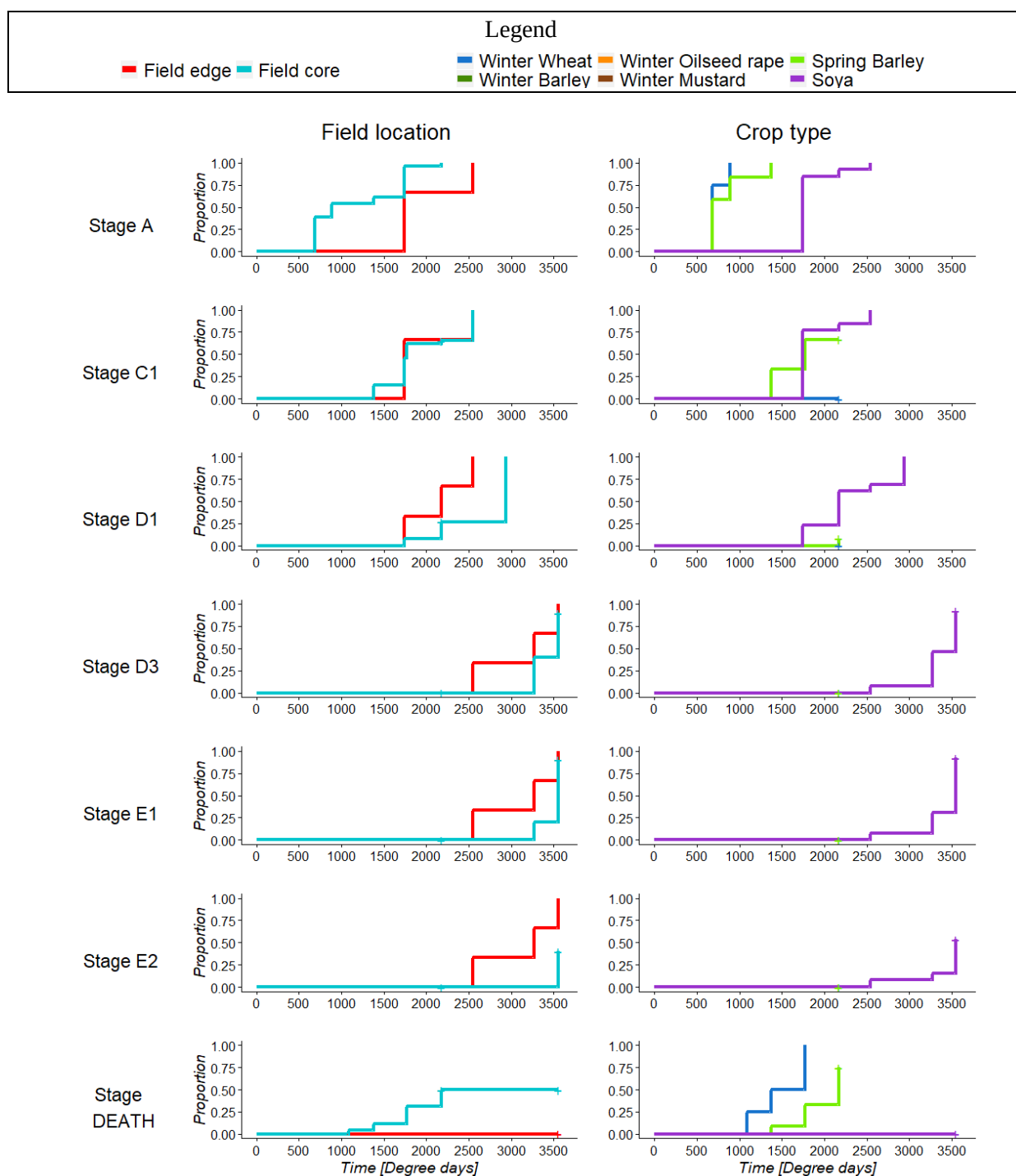
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NS	NA
C1	NS	NS	NA
D1	<0.05	NS	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	NA	NA	NA
Death	<0.05	NS	NA

POLCO – *Fallopia convolvulus*



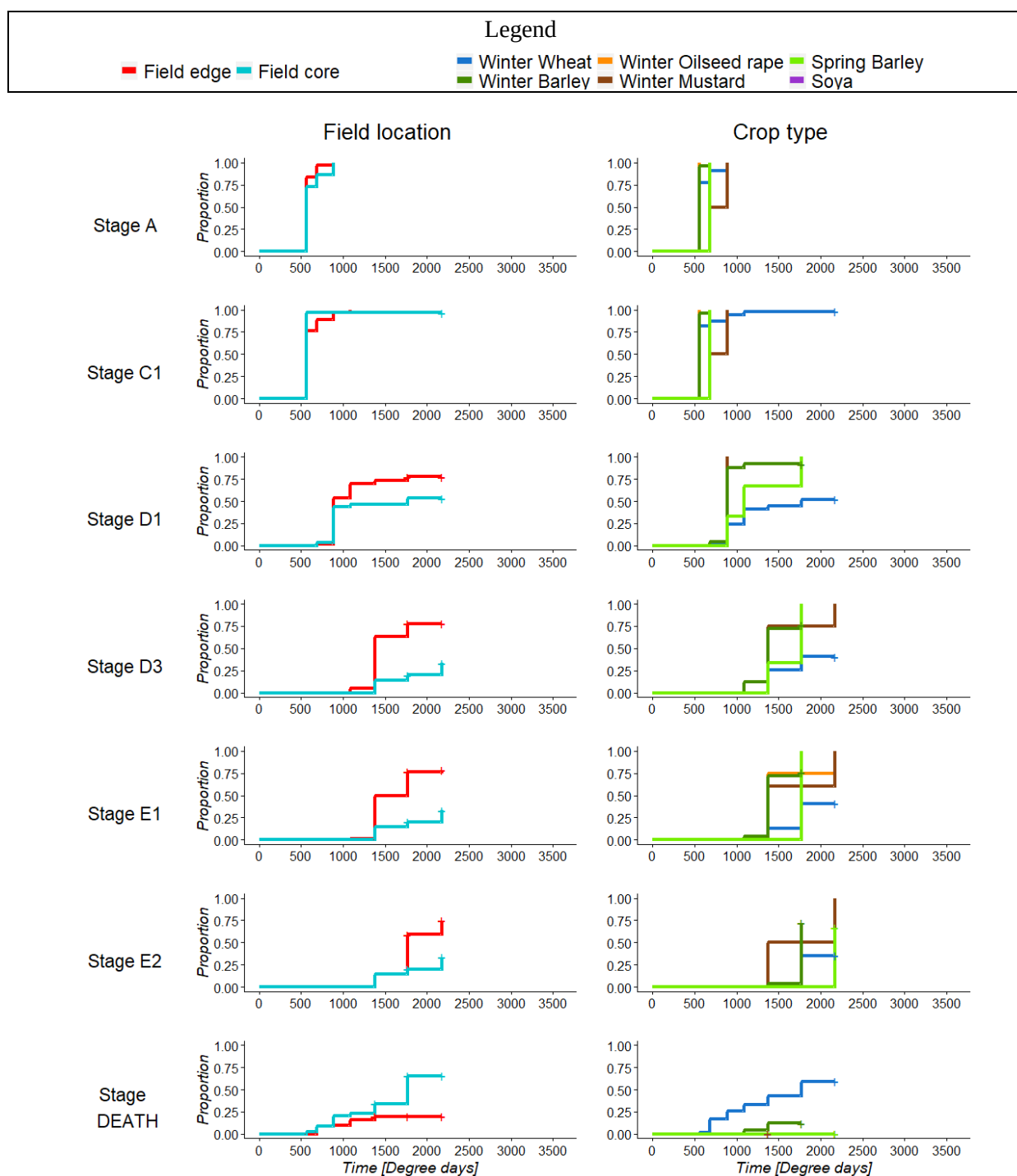
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NA	<0.05	NA
C1	NS	<0.001	<0.1
D1	NS	<0.001	<0.05
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	NS	NA	NA
Death	NS	<0.001	NS

POLPE – *Persicaria maculosa*



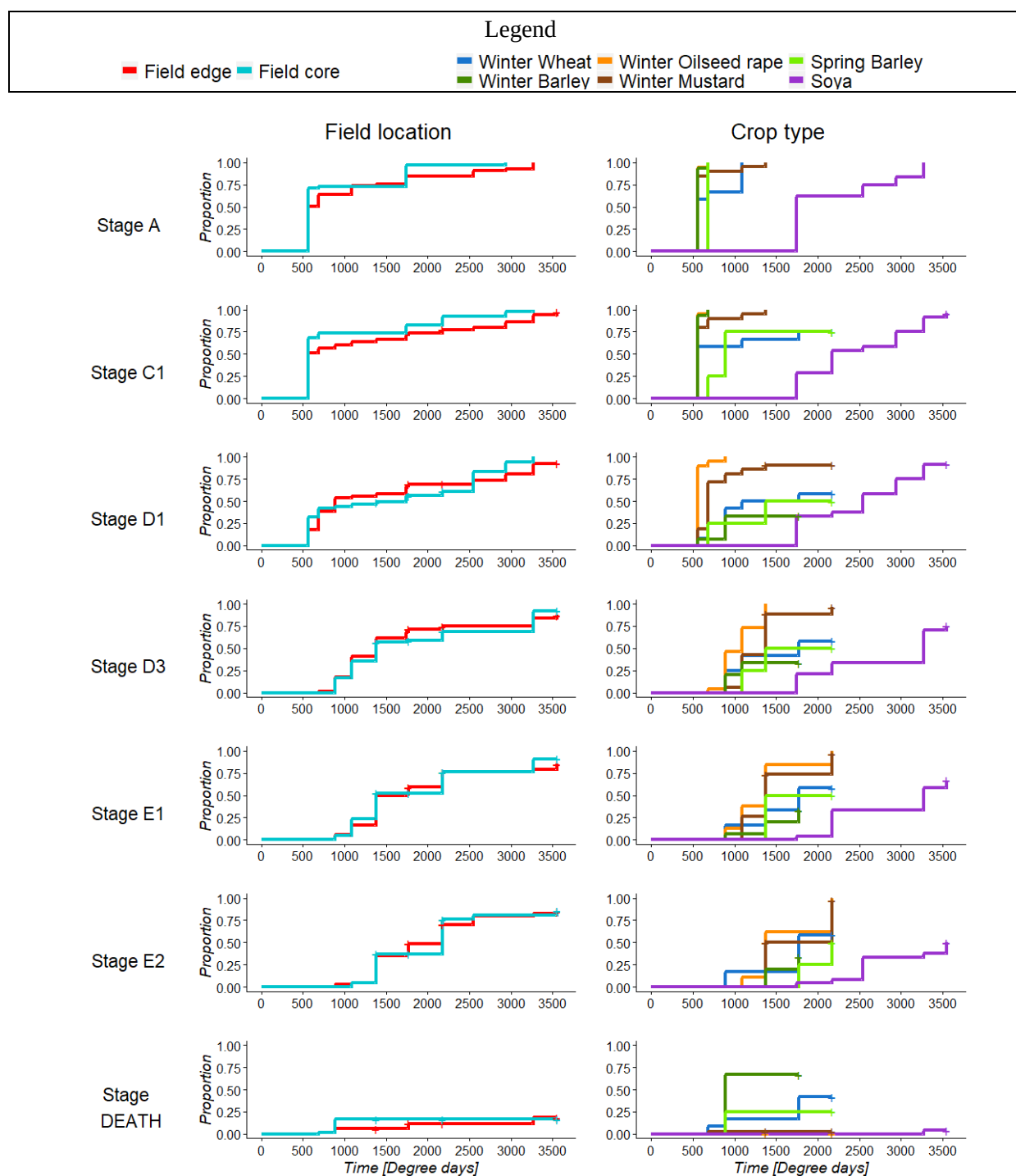
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NS	NA
C1	NS	NS	NA
D1	NS	NA	NA
D3	NS	NA	NA
E1	NS	NA	NA
E2	<0.05	NA	NA
Death	NS	<0.05	NA

SCAPV – *Scandix pecten-veneris*



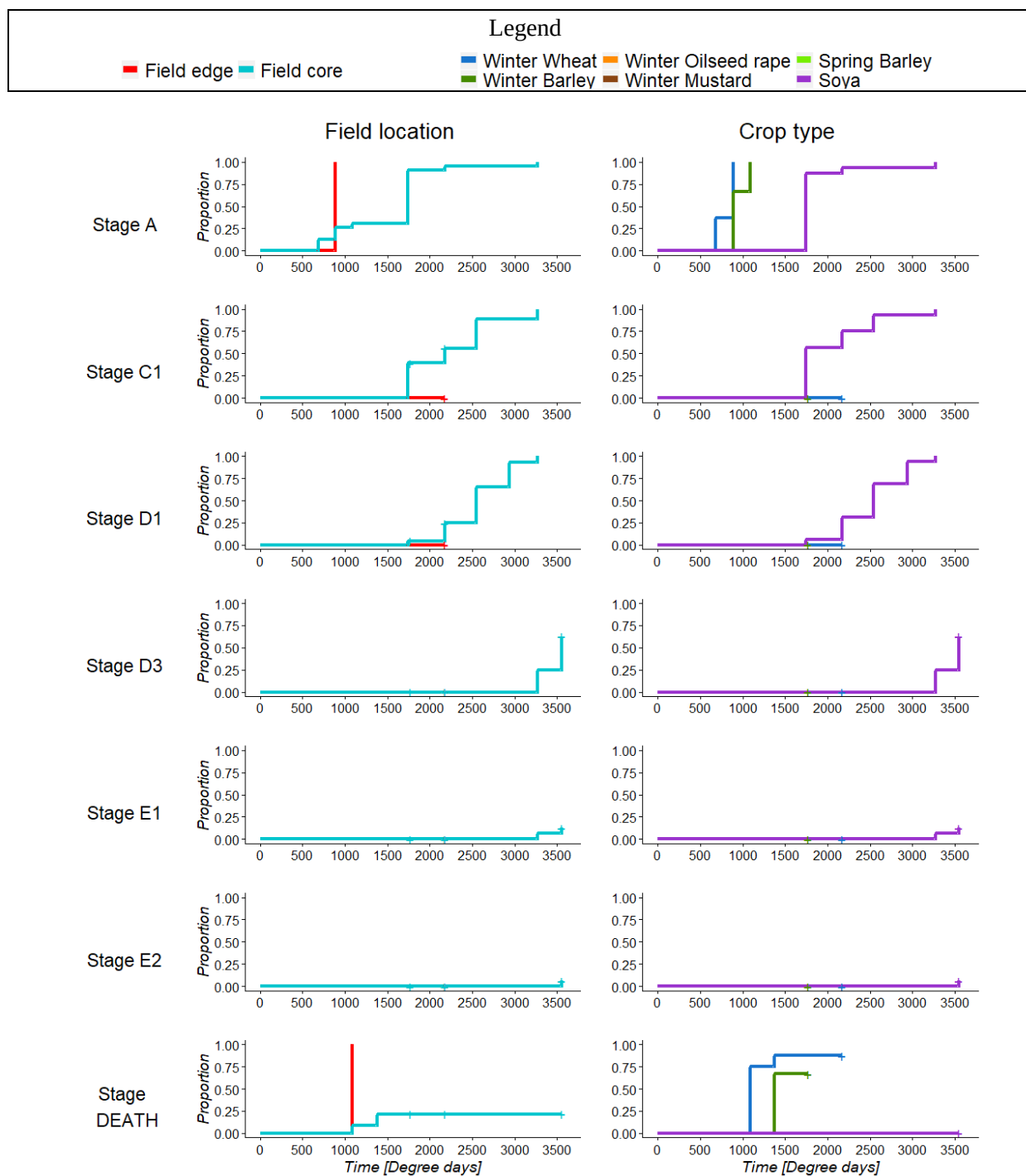
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.1	<0.05	NA
C1	NS	<0.1	NA
D1	NS	<0.001	NA
D3	<0.001	<0.1	NA
E1	<0.001	<0.05	NA
E2	<0.05	NS	NA
Death	NS	NS	NA

SENVU – *Senecio vulgaris*



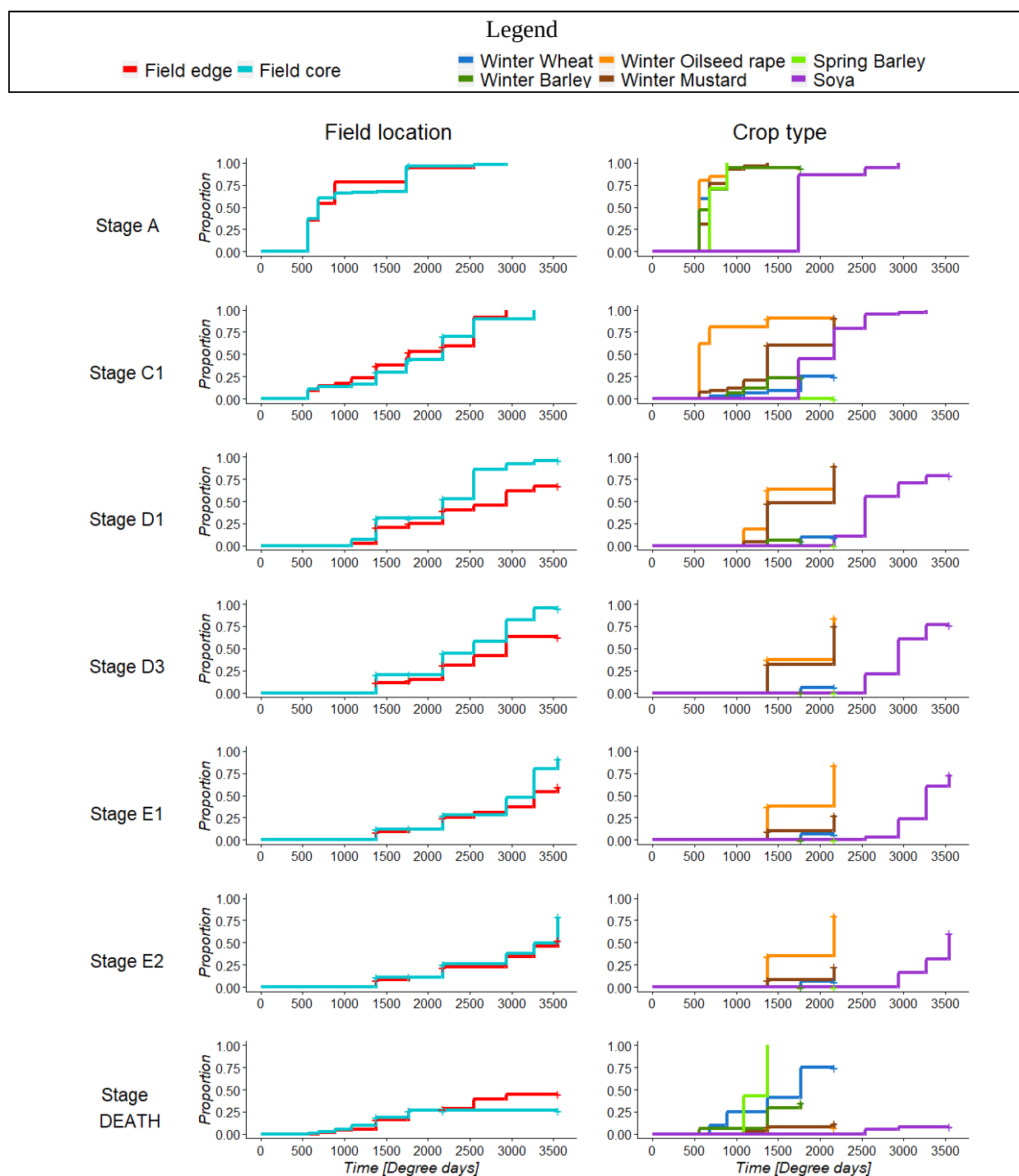
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.05	NS	NA
C1	NS	<0.001	NA
D1	NS	<0.001	NA
D3	NS	<0.05	NA
E1	NS	<0.05	NA
E2	<0.1	<0.05	NA
Death	<0.05	<0.1	NA

SOLNI – *Solanum nigrum*



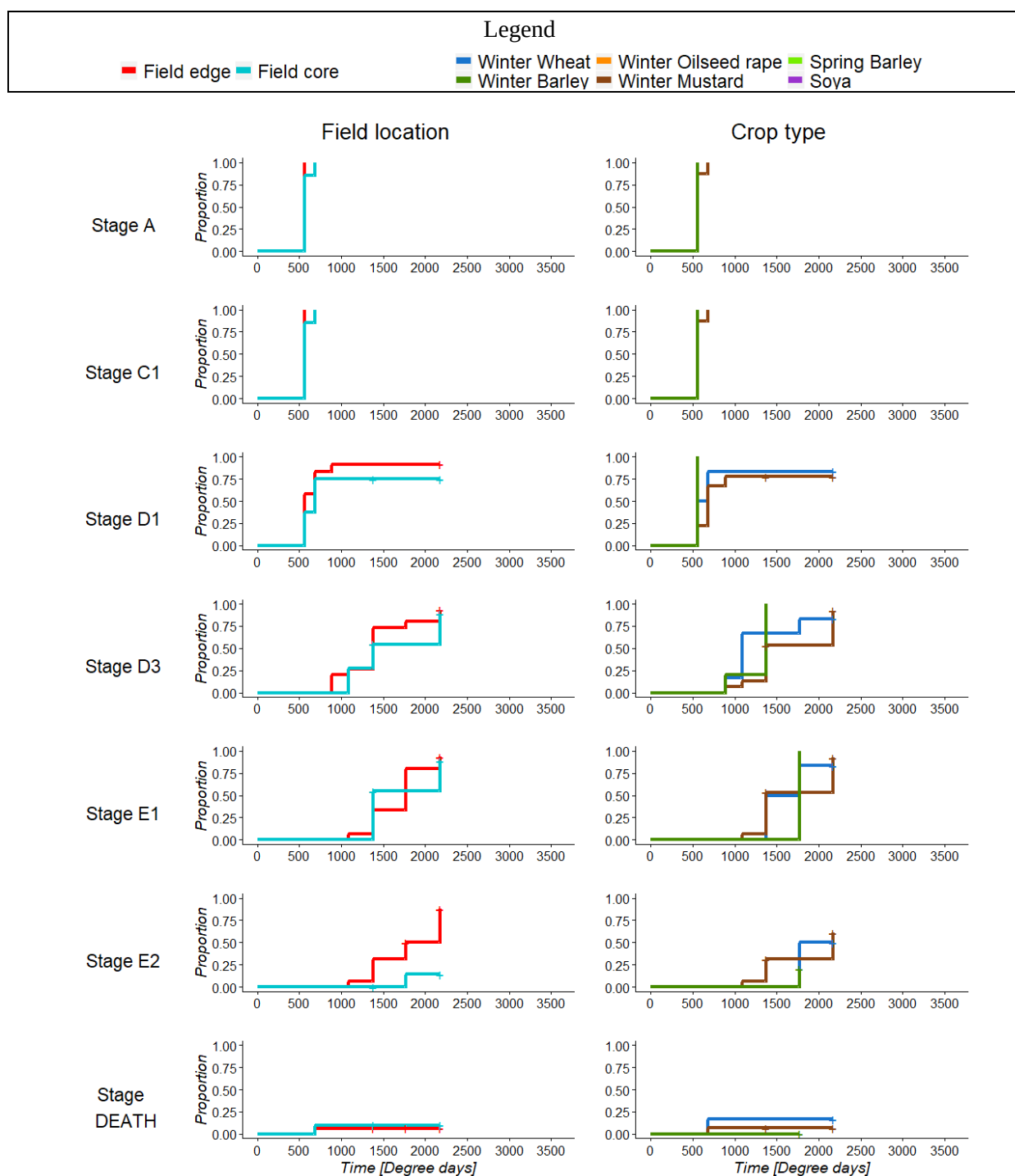
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NS	NA
C1	NS	NA	NA
D1	NS	NA	NA
D3	NA	NA	NA
E1	NA	NA	NA
E2	NA	NA	NA
Death	<0.1	NS	NA

SONAS – *Sonchus asper*



	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	NA
C1	NS	<0.05	NA
D1	<0.05	<0.001	NA
D3	<0.05	<0.05	NA
E1	NS	NS	NA
E2	NS	NS	NA
Death	NS	<0.05	NA

STEME – *Stellaria media*



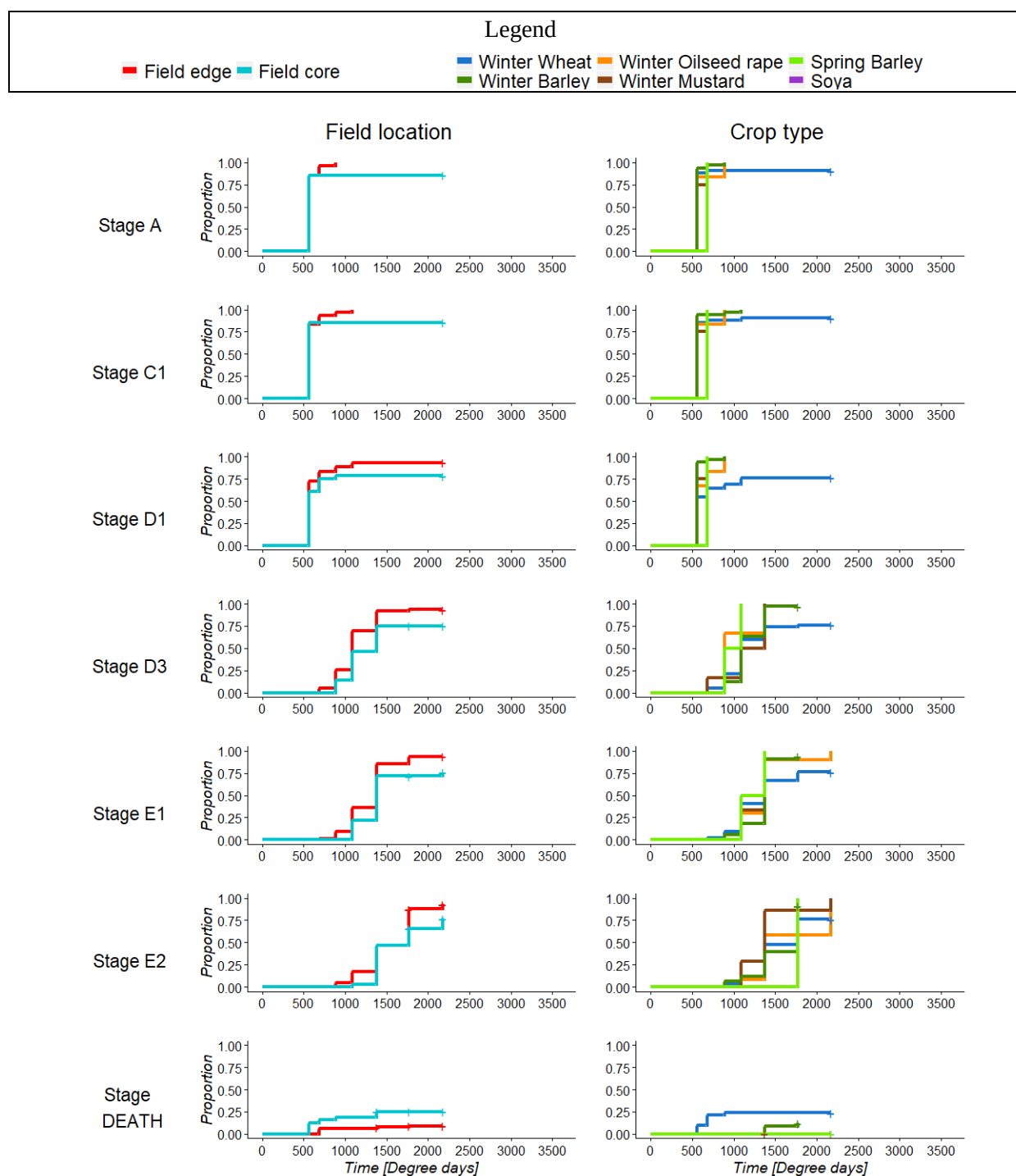
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NA	NA
C1	NS	NA	NA
D1	NS	NS	NA
D3	NS	NS	NA
E1	NS	NS	NA
E2	<0.05	NS	NA
Death	NS	NA	NA

TAROF – *Taraxacum officinale*



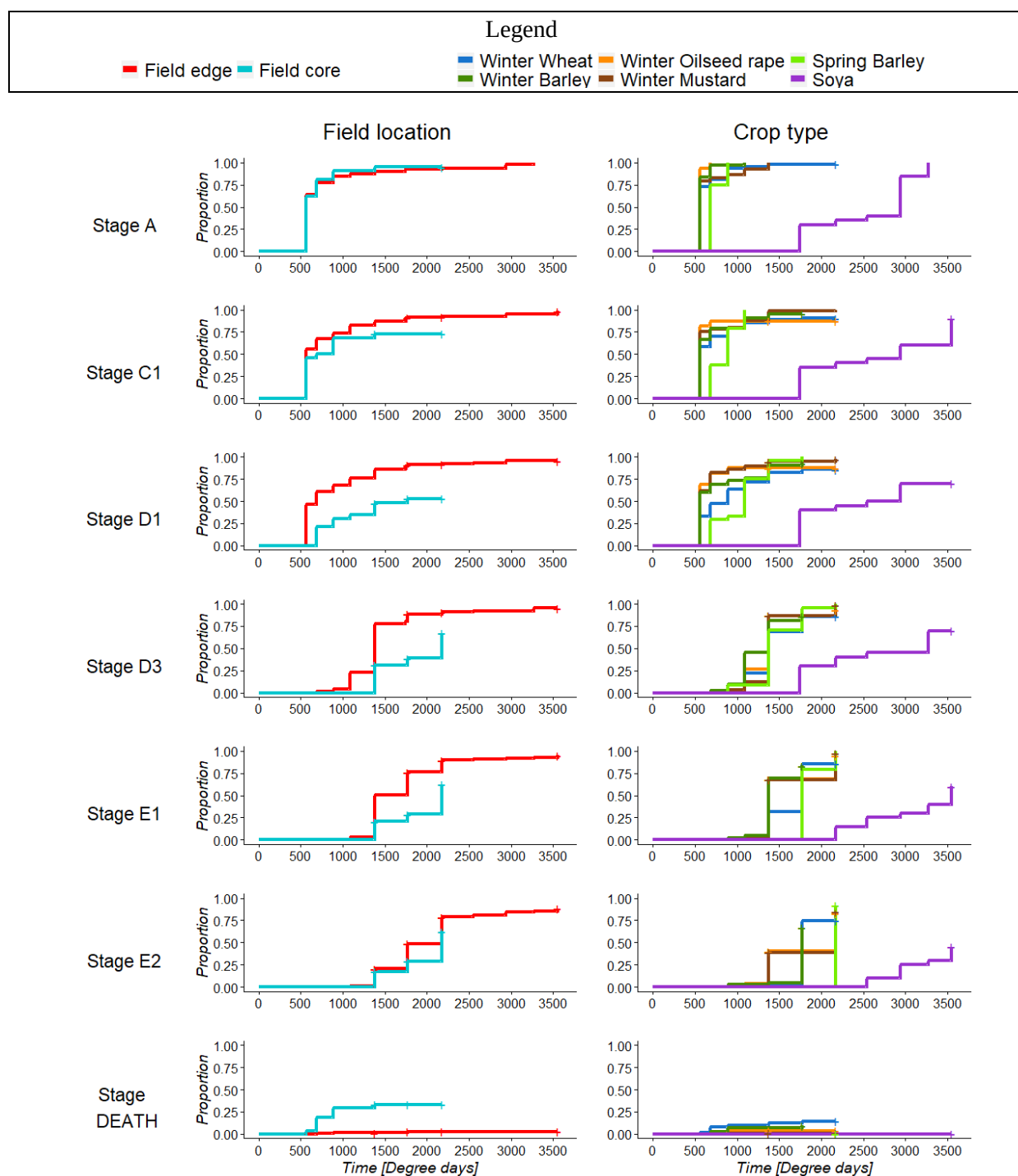
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	NA
C1	NS	<0.05	NA
D1	<0.1	<0.05	NA
D3	<0.05	<0.001	NA
E1	<0.05	<0.001	NA
E2	NS	NS	NA
Death	<0.001	NS	NA

VERHE – *Veronica hederifolia*



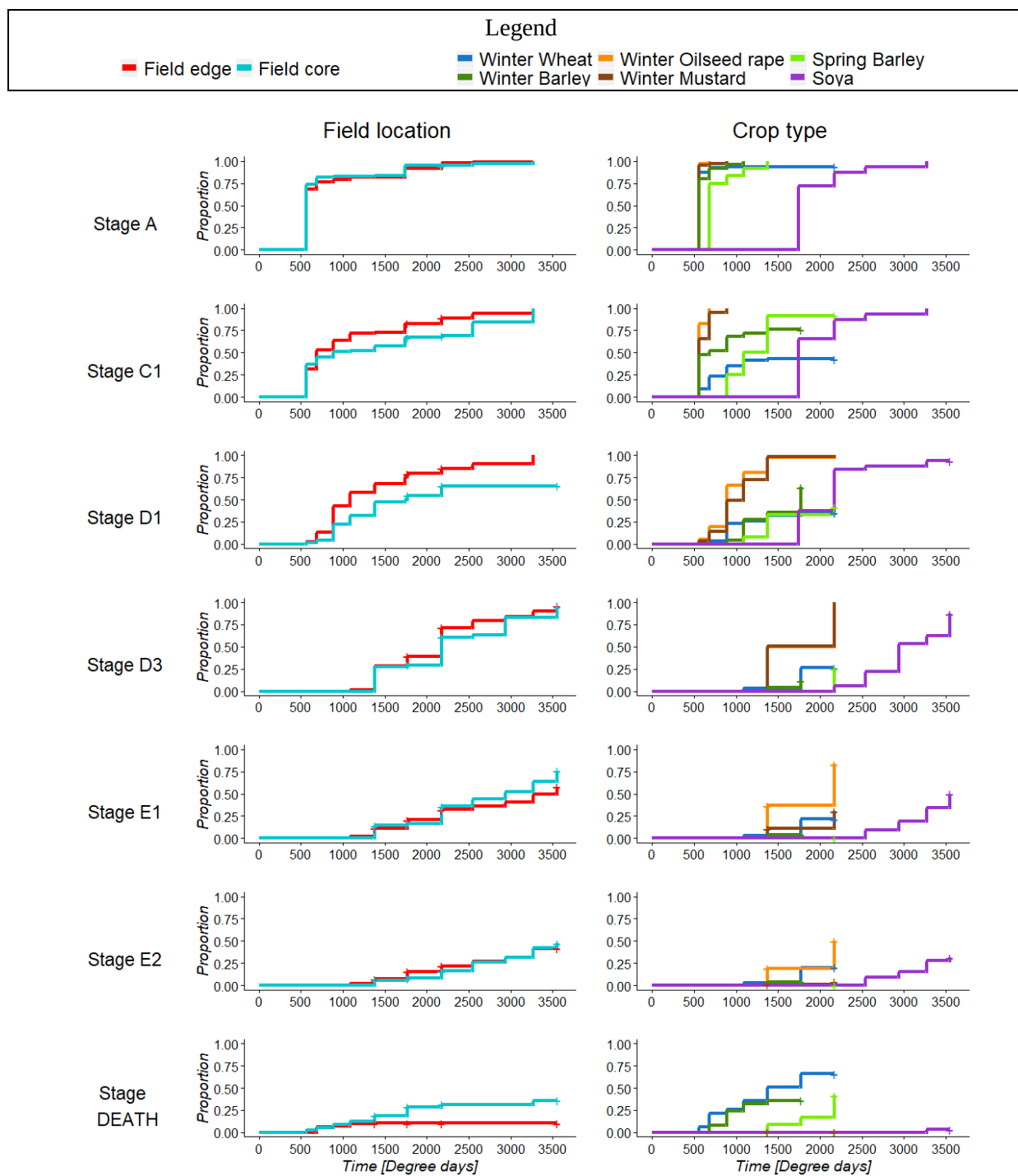
	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	NS	NA
C1	NS	NS	NA
D1	<0.1	NS	NA
D3	<0.05	NS	NA
E1	<0.1	NS	NA
E2	NS	NS	NA
Death	<0.05	NS	NA

VERPE – *Veronica persica*



	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	<0.1	<0.001	NA
C1	<0.05	<0.001	NA
D1	<0.001	<0.001	NA
D3	<0.001	<0.001	NA
E1	<0.001	<0.001	NA
E2	<0.05	<0.001	NA
Death	<0.001	NS	NA

VIOSS – *Viola* sp.



	Habitat	Crop	Habitat x Crop
A	NS	<0.001	<0.1
C1	NS	<0.001	<0.001
D1	<0.001	<0.001	<0.05
D3	<0.05	<0.001	NS
E1	NS	NS	<0.05
E2	NS	NS	NS
Death	<0.001	NA	NA

Annexe 5 : Values of the nine proxies of ecosystem services at the annual scale for the 155 studied weed species in the 12 combinations of crop and within-field location (967 combinations in total). Weed species are named according to their EPPO codes <https://gd.eppo.int/>. WW: winter wheat, WO: winter oilseed rape, WM: winter mustard, WB: winter barley, SB: spring barley, Soya: soybean, FC: field core, FE: field edge.

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
ACHMI	WW	FE	166535	80080	335526	1830	1830	322.8	0.17	24.55	360
ACHMI	WO	FE	73625	35403	148336	0	0	142.7	0.04	30.00	0
ACHMI	WM	FE	115638	55606	232981	0	0	224.2	0.06	30.00	0
ACHMI	WB	FE	189279	91017	381351	0	0	366.9	0.21	12.00	0
ACHMI	SB	FE	129999	62512	261917	0	0	252.0	0.21	30.00	0
ACHMI	Soya	FE	111242	53492	224125	10646	10646	215.6	0.26	65.63	2096
AETCY	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
AETCY	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.18	3.94	0
AETCY	WO	FE	91	1696	3955	0	0	26.8	0.07	10.50	0
AETCY	WO	FC	31	585	1364	0	0	9.2	0.14	21.00	0
AETCY	WM	FE	151	2820	6575	6513	6513	44.5	0.16	14.00	434
AETCY	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.23	21.00	0
AETCY	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
AETCY	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.56	7.30	0
AETCY	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
AETCY	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.08	1.31	0
AETCY	Soya	FE	870	16237	37856	152250	152250	256.1	0.46	84.00	10140
AETCY	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
AGIEU	WW	FE	53138	1008	94155	0	0	0.0	0.08	12.27	0
AGIEU	WM	FE	9944	189	17620	0	0	0.0	0.01	7.50	0
AGRRE	WW	FE	370	370	370	277	247	0.0	0.61	18.42	34
AGRRE	WO	FE	169	169	169	100	90	0.0	0.10	21.00	12
AGRRE	WO	FC	497	497	497	549	490	0.0	0.10	15.75	67
AGRRE	WM	FE	533	533	533	314	281	0.0	0.17	21.00	38
AGRRE	WM	FC	695	695	695	748	668	0.0	0.17	0.00	91
AGRRE	WB	FE	400	400	400	64	57	0.0	0.61	17.43	8
AGRRE	WB	FC	647	647	647	695	621	0.0	0.58	1.50	85
AGRRE	SB	FE	2633	2633	2633	2164	1933	0.0	0.62	21.00	264
AGRRE	SB	FC	77	77	77	85	76	0.0	0.62	0.00	10
AGRRE	Soya	FE	564	564	564	540	482	0.0	0.76	97.76	66
AGRRE	Soya	FC	460	460	460	361	323	0.0	0.76	0.00	44
AGSST	WW	FE	732	732	732	73	73	0.0	0.28	1.67	332
AGSST	WO	FE	303	303	303	16	16	0.0	0.08	5.00	74
AGSST	WM	FE	952	952	952	50	50	0.0	0.12	5.00	230
AGSST	WB	FE	1210	1210	1210	165	165	0.0	0.28	0.00	753
AGSST	SB	FE	5000	5000	5000	504	504	0.0	0.28	5.00	2297
ALLSS	WW	FE	802	844	690	68	54	4.6	0.12	7.14	3
ALLSS	WO	FE	2173	2286	1868	0	0	12.4	0.05	25.00	0
ALLSS	WO	FC	2173	2286	1868	0	0	12.4	0.00	0.00	0
ALLSS	WM	FE	3413	3590	2935	0	0	19.5	0.08	25.00	0
ALLSS	WM	FC	3413	3590	2935	0	0	19.5	0.00	0.00	0
ALLSS	WB	FE	5587	5877	4803	0	0	31.9	0.22	65.00	0
ALLSS	SB	FE	3837	4036	3299	0	0	21.9	0.28	25.00	0
ALOMY	WW	FE	129	129	129	21798	21798	0.0	0.96	5.15	4249
ALOMY	WW	FC	117	117	117	19732	19732	0.0	0.82	0.00	3846
ALOMY	WO	FE	105	105	105	17852	17852	0.0	0.35	28.33	3480
ALOMY	WO	FC	256	256	256	44629	44629	0.0	0.35	63.75	8700
ALOMY	WM	FE	157	157	157	28847	28847	0.0	0.57	0.00	5624
ALOMY	WM	FC	358	358	358	60788	60788	0.0	0.57	0.00	11850
ALOMY	WB	FE	102	102	102	17370	17370	0.0	1.02	18.66	3386
ALOMY	WB	FC	183	183	183	30364	30364	0.0	1.04	28.33	5919
ALOMY	SB	FE	258	258	258	43860	43860	0.0	1.30	0.00	8550
ALOMY	SB	FC	40	40	40	6925	6925	0.0	1.30	0.00	1350
ALOMY	Soya	FE	405	405	405	91344	91344	0.0	0.33	0.00	17807
ALOMY	Soya	FC	237	237	237	29383	29383	0.0	0.33	0.00	5728
AMASS	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
AMASS	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	0.00	0
AMASS	SB	FC	169	169	169	0	0	0.0	0.01	2.50	0
AMASS	Soya	FE	72869	72869	72869	28910	28910	0.0	0.64	31.88	96960
AMASS	Soya	FC	26288	26288	26288	7741	7741	0.0	0.61	68.00	25961
AMBEL	WW	FE	551	423	1099	4912	4403	0.0	0.02	12.58	333
AMBEL	WM	FE	0	0	0	8171	7324	0.0	0.01	12.50	554
AMIMA	Soya	FE	1026	92308	462012	126880	126880	241.5	0.83	66.79	31129

Annexe 5

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
AMIMA	Soya	FC	1928	173449	868130	242790	242790	453.8	0.90	70.00	59567
ANGAR	WW	FE	16507	126	7181	637	637	0.0	0.09	0.00	306
ANGAR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.03	0.00	0
ANGAR	WO	FE	109601	837	47679	768	768	0.0	0.03	0.00	369
ANGAR	WO	FC	92135	703	40081	0	0	0.0	0.03	0.00	0
ANGAR	WM	FE	147080	1123	63983	7559	7559	0.0	0.05	0.00	3636
ANGAR	WM	FC	130885	999	56938	4505	4505	0.0	0.05	0.00	2167
ANGAR	WB	FE	10879	83	4733	0	0	0.0	0.20	0.00	0
ANGAR	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.05	0.00	0
ANGAR	SB	FE	42161	322	18341	1163	1163	0.0	0.41	0.00	559
ANGAR	SB	FC	16607	127	7225	97	97	0.0	0.33	0.00	47
ANGAR	Soya	FE	345881	2640	150466	23683	23683	0.0	0.40	5.00	11390
ANGAR	Soya	FC	340933	2603	148313	43183	43183	0.0	0.40	0.00	20769
ANRCA	WW	FE	203	171	317	1670	1670	4.8	0.11	0.00	57
ANTAR	WW	FE	687979	311661	1526711	39783	39783	672.5	0.20	5.00	10521
ANTAR	WO	FE	282261	127867	626373	0	0	275.9	0.04	8.57	0
ANTAR	WM	FE	155347	70374	344735	0	0	151.8	0.08	10.00	0
ANTAR	WM	FC	80208	36335	177992	7063	7063	78.4	0.07	6.67	1868
ANTAR	WB	FE	246032	111455	545976	19577	19577	240.5	0.20	0.00	5177
ANTAR	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.29	0.00	0
APHAR	WW	FE	681	20635	18052	856	856	0.0	0.08	0.00	611
APHAR	WW	FC	440	13347	11676	665	665	0.0	0.05	0.00	475
APHAR	WO	FE	1489	45124	39475	1958	1958	0.0	0.04	0.00	1397
APHAR	WO	FC	0	0	0	1175	1175	0.0	0.05	0.00	838
APHAR	WM	FE	453	13718	12001	0	0	0.0	0.08	0.00	0
APHAR	WM	FC	0	0	0	1175	1175	0.0	0.08	0.00	838
APHAR	WB	FE	634	19225	16818	0	0	0.0	0.12	0.00	0
APHAR	WB	FC	91	2746	2403	0	0	0.0	0.00	0.00	0
ARBTH	WO	FE	8236	6488	10966	596	596	76.6	0.14	0.00	3951
ARBTH	WM	FE	60565	47715	80640	5025	5025	563.5	0.20	4.50	33280
ARBTH	WM	FC	25762	20296	34301	2167	2167	239.7	0.22	0.00	14350
ARFLA	WW	FE	660732	2181604	381484	0	0	454.6	0.13	180.70	0
ARFLA	Soya	FE	1340812	4427090	774138	1061232	727702	922.6	1.86	80.10	77835
ARISE	WW	FE	568	14	865	7	7	3.4	0.02	0.00	48
ARISE	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
ARISE	WO	FE	10114	256	15392	0	0	60.2	0.04	0.00	0
ARISE	WM	FE	24324	615	37019	3026	3026	144.9	0.04	0.00	21305
ARISE	WB	FE	4970	126	7564	59	59	29.6	0.11	0.00	416
ARREL	WB	FE	3216	3216	3216	390	359	0.0	0.85	45.64	20
ARTVU	WW	FE	4115	4115	209300	28583	28583	0.0	0.20	50.32	15884
ARTVU	WO	FE	11971	11971	608808	0	0	0.0	0.02	60.00	0
ARTVU	WM	FE	0	0	0	47547	47547	0.0	0.02	50.00	26423
ARTVU	SB	FE	0	0	0	108640	108640	0.0	0.36	30.00	60376
ARTVU	Soya	FE	49369	49369	2510732	379227	379227	0.0	1.37	125.36	210751
ATHOR	WM	FE	20027	48290	679	11079	11079	30.0	0.01	7.92	20239
ATHOR	WM	FC	17822	42973	605	6603	6603	26.7	0.01	9.23	12063
ATHOR	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.02	0.00	0
ATXPA	WW	FE	239	239	5831	0	0	0.0	0.01	4.29	0
ATXPA	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.05	0.00	0
ATXPA	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	15.00	0
ATXPA	WO	FC	1003	1003	24505	0	0	0.0	0.00	15.00	0
ATXPA	WM	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	7.50	0
ATXPA	WM	FC	1003	1003	24505	0	0	0.0	0.01	15.00	0
ATXPA	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.05	15.00	0
ATXPA	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.05	9.00	0
ATXPA	SB	FE	0	0	0	172	172	0.0	0.10	9.00	94
ATXPA	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	1.15	0
ATXPA	Soya	FE	14084	14084	343948	11881	11881	0.0	0.68	57.50	6518
AVEFA	WW	FE	6287	6287	6287	46196	25078	0.0	1.00	33.75	985
AVEFA	WO	FE	2659	2659	2659	8418	4570	0.0	0.24	135.00	179
AVEFA	WO	FC	7790	7790	7790	46008	24976	0.0	0.24	101.25	981
AVEFA	WM	FC	10896	10896	10896	62666	34019	0.0	0.39	0.00	1336
AVEFA	Soya	FE	50565	50565	50565	325846	176888	0.0	0.33	0.00	6948
AVEFA	Soya	FC	7211	7211	7211	30291	16444	0.0	0.33	0.00	646
BARSP	WM	FE	246609	6684	373073	94793	94793	1573.7	0.68	39.00	6147
BIDTR	WW	FE	507	253	1634	0	0	0.7	0.01	4.29	0
BIDTR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	3.00	0
BIDTR	WM	FE	1971	983	6355	0	0	2.8	0.01	10.71	0
BIDTR	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	1.15	0
BIDTR	Soya	FE	29886	14904	96383	6613	6178	43.2	1.10	57.50	1287
BIDTR	Soya	FC	11600	5785	37409	2466	2304	16.7	1.08	64.76	480
BROSPP	WW	FE	3350	3350	3350	6141	4474	0.0	1.11	4.13	332
BROSPP	WW	FC	3655	3655	3655	7608	5543	0.0	1.08	0.00	412
BROSPP	WO	FE	1879	1879	1879	3418	2490	0.0	0.28	0.00	185
BROSPP	WO	FC	2572	2572	2572	5029	3664	0.0	0.28	48.75	272

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
BROSPP	WM	FE	3701	3701	3701	7487	5455	0.0	0.46	7.22	405
BROSPP	WM	FC	3597	3597	3597	6850	4991	0.0	0.46	0.00	371
BROSPP	WB	FE	4148	4148	4148	8781	6398	0.0	1.20	13.03	475
BROSPP	SB	FE	15159	15159	15159	28866	21031	0.0	1.49	0.00	1562
BROSPP	Soya	FE	5645	5645	5645	10749	7831	0.0	0.38	0.00	581
BROSPP	Soya	FC	2381	2381	2381	3311	2412	0.0	0.38	0.00	179
CAGSE	WW	FE	2487	2487	2487	0	0	365.9	0.67	45.00	0
CAGSE	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.06	22.50	0
CAGSE	WB	FE	1556	1556	1556	526	102	229.0	0.68	43.45	3
CAGSE	Soya	FE	9561	9561	9561	56676	11011	1407.0	3.70	141.47	321
CAGSE	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	4.20	185.00	0
CAPBP	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
CAPBP	WW	FC	79833	2626	140925	23015	23015	618.4	0.07	0.00	30628
CAPBP	WO	FE	167334	5505	295389	47557	47557	1296.1	0.17	5.00	63286
CAPBP	WO	FC	200248	6588	353491	66086	66086	1551.0	0.17	0.00	87944
CAPBP	WM	FE	178811	5883	315649	54053	54053	1385.0	0.28	0.00	71931
CAPBP	WM	FC	200248	6588	353491	66086	66086	1551.0	0.28	0.00	87944
CAPBP	WB	FE	253115	8327	446815	0	0	1960.5	0.45	10.00	0
CAPBP	SB	FE	236726	7788	417883	65751	65751	1833.6	0.41	3.33	87499
CAPBP	SB	FC	109363	3598	193054	31081	31081	847.1	0.23	0.00	41361
CAPBP	Soya	FE	682324	22447	1204481	342646	342646	5285.0	0.39	0.00	455977
CAPBP	Soya	FC	682324	22447	1204481	342646	342646	5285.0	0.39	0.00	455977
CARHI	WO	FE	4190	4399	3597	1168	1168	37.6	0.17	0.00	882
CARHI	WM	FE	6356	6674	5457	2030	2030	57.1	0.25	0.00	1533
CENCY	WW	FE	1171835	2725263	296699	117952	103461	1867.3	0.53	17.11	3588
CENCY	WW	FC	238202	553971	60311	23576	20679	371.1	0.38	0.00	717
CENCY	WO	FE	5893904	13707083	1492286	581951	510454	8390.0	0.20	0.00	17705
CENCY	WO	FC	5033062	11705077	1274328	496953	435899	7122.6	0.20	0.00	15119
CENCY	WM	FE	3790110	8814421	959623	399176	350134	4895.5	0.32	0.00	12144
CENCY	WM	FC	5788532	13462025	1465606	571547	501328	7418.9	0.32	0.00	17388
CENCY	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
CENCY	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
CENCY	SB	FE	2991252	6956567	757359	433179	379960	4166.5	0.59	21.67	13178
CENCY	Soya	FE	1868743	4346018	473150	0	0	898.2	0.06	0.00	0
CENJA	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.10	15.00	0
CENJA	WO	FE	361212	1003427	126843	0	0	542.8	0.01	15.00	0
CENJA	WM	FE	567329	1576010	199223	0	0	1196.3	0.01	15.00	0
CENSC	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.05	65.00	0
CENSC	WO	FE	930045	2967128	306943	0	0	647.4	0.00	65.00	0
CENSC	WM	FE	1460755	4660254	482093	0	0	1426.9	0.01	65.00	0
CENSC	SB	FE	1094784	3492696	361312	0	0	147.5	0.11	65.00	0
CERSPP	WW	FE	3667	99	5793	147	147	23.2	0.13	0.00	1855
CERSPP	WO	FE	22454	604	35469	722	722	142.3	0.06	0.00	9092
CERSPP	WM	FE	20906	563	33025	547	547	132.5	0.07	0.00	6895
CERSPP	WB	FE	20915	563	33039	629	629	132.5	0.16	0.00	7925
CERSPP	SB	FE	23898	643	37750	1106	1106	151.4	0.18	0.00	13937
CHEAL	WW	FE	296	296	8034	0	0	0.0	0.05	8.57	0
CHEAL	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.04	6.00	0
CHEAL	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.02	30.00	0
CHEAL	WO	FC	1244	1244	33767	0	0	0.0	0.02	30.00	0
CHEAL	WM	FE	1151	1151	31251	0	0	0.0	0.02	21.43	0
CHEAL	WM	FC	1244	1244	33767	0	0	0.0	0.02	30.00	0
CHEAL	WB	FE	159	159	4318	0	0	0.0	0.14	15.00	0
CHEAL	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.19	18.00	0
CHEAL	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.16	0.00	0
CHEAL	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.03	2.31	0
CHEAL	Soya	FE	17455	17455	473939	22123	22123	0.0	1.10	91.32	21541
CHEAL	Soya	FC	6775	6775	183950	8249	8249	0.0	1.08	102.86	8032
CHEHY	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.06	0.00	0
CHEHY	WO	FC	1864	1864	50604	0	0	0.0	0.02	25.00	0
CHEHY	Soya	FE	3575	3575	97060	7194	7194	0.0	1.40	65.00	4672
CHEHY	Soya	FC	19360	19360	525654	36953	36953	0.0	1.26	52.00	24001
CHEPO	WW	FE	117	117	3188	0	0	0.0	0.04	10.00	0
CHEPO	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.13	35.00	0
CHEPO	WM	FE	1611	1611	43748	0	0	0.0	0.01	35.00	0
CHEPO	WM	FC	1528	1528	41489	0	0	0.0	0.01	35.00	0
CHEPO	WB	FE	63	63	1713	0	0	0.0	0.10	7.50	0
CHNMI	WW	FE	2957	3758	1619	317	317	1.8	0.03	0.00	510
CHNMI	WM	FE	35178	44711	19256	0	0	21.7	0.02	0.00	0
CHNMI	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.02	0.00	0
CHNMI	SB	FE	7552	9599	4134	579	579	4.7	0.14	0.00	932
CHNMI	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.08	0.00	0
CHNMI	Soya	FE	82276	104573	45037	17426	17426	50.8	0.33	25.00	28042
CHNMI	Soya	FC	42810	54411	23433	9380	9380	26.4	0.25	18.75	15094
CIRAR	WW	FE	11983	35419	134	3732	3732	14.7	0.06	25.16	149

Annexe 5

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
CIRAR	WW	FC	9783	28916	109	5249	5249	12.0	0.04	16.25	209
CIRAR	WO	FE	34857	103025	389	0	0	42.9	0.00	30.00	0
CIRAR	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	30.00	0
CIRAR	WM	FE	0	0	0	6209	6209	0.0	0.01	25.00	248
CIRAR	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	25.71	0
CIRAR	WB	FE	20413	60332	228	7272	7272	25.1	0.07	26.25	290
CIRAR	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.06	22.50	0
CIRAR	SB	FE	0	0	0	14187	14187	0.0	0.10	15.00	566
CIRAR	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.05	10.00	0
CIRAR	Soya	FE	143752	424878	1603	49521	49521	176.9	0.98	125.36	1974
CIRAR	Soya	FC	141396	417913	1577	62240	62240	174.0	0.98	119.12	2481
CIRVU	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.48	42.86	0
CIRVU	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
CIRVU	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.10	40.00	0
CIRVU	WO	FC	334	207257	334	187521	174073	29.5	0.10	21.82	2870
CIRVU	WM	FE	263	162845	263	0	0	23.2	0.16	60.00	0
CIRVU	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.16	60.00	0
CIRVU	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.43	18.46	0
CIRVU	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
CIRVU	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
CIRVU	Soya	FC	1770	1097168	1770	98225	91181	156.3	0.32	45.00	1503
CLVVT	WW	FE	2415038	45834	6052447	69819	65630	0.0	0.30	151.36	2649
CNSRE	WW	FE	59	25720	59	1701	1701	2.6	0.15	14.58	131
CNSRE	WM	FE	338	146626	338	6324	6324	14.9	0.03	16.07	486
CNSRE	WB	FE	339	146687	339	7268	7268	14.9	0.18	4.09	559
CNSRE	SB	FE	387	167604	387	12783	12783	17.1	0.25	25.00	983
CONAR	WW	FE	100071	74191	369035	0	0	251.8	0.44	43.95	0
CONAR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.22	22.50	0
CONAR	WO	FE	95172	70559	350967	0	0	239.5	0.06	45.00	0
CONAR	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.06	22.50	0
CONAR	WM	FE	88880	65894	327767	0	0	223.7	0.10	43.82	0
CONAR	WM	FC	81595	60493	300900	0	0	205.3	0.08	37.50	0
CONAR	WB	FE	28612	21213	105515	158	104	72.0	0.44	43.45	1
CONAR	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.45	45.00	0
CONAR	SB	FE	151443	112277	558479	0	0	381.1	0.90	45.00	0
CONAR	SB	FC	33380	24747	123095	0	0	84.0	0.54	27.00	0
CONAR	Soya	FE	203073	150554	748876	18899	12376	511.0	1.89	174.33	152
CONAR	Soya	FC	104460	77445	385219	9622	6301	262.9	1.82	164.44	77
COPSQ	WW	FE	3082	3649	2304	19772	19772	40.1	0.17	14.58	10535
COPSQ	WM	FE	17572	20800	13133	73489	73489	228.7	0.06	16.07	39157
COPSQ	SB	FE	20086	23776	15012	148551	148551	261.4	0.23	25.00	79151
COPSQ	Soya	FE	3860	4569	2885	95877	95877	50.2	0.20	0.00	51085
CRXSS	WW	FE	49	42	186	0	0	0.0	0.07	65.00	0
CRXSS	WO	FE	169	145	645	993	922	0.0	0.02	65.00	49
CRXSS	WM	FE	532	457	2029	3106	2884	0.0	0.03	65.00	153
CRXSS	WB	FE	400	343	1522	633	587	0.0	0.07	53.94	31
CRXSS	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.62	0.00	0
CVPSS	WW	FE	2097501	893162	6131539	72043	72043	1535.6	0.31	4.29	19471
CVPSS	WO	FE	2931319	1248220	8569004	99252	99252	2146.0	0.10	10.00	26825
CVPSS	WM	FE	2345055	998576	6855204	99252	99252	1716.8	0.16	9.00	26825
CZRVA	WW	FE	436553	707720	3548	19465	17519	0.0	0.31	12.86	3708
CZRVA	WO	FE	610096	989059	4959	26817	24135	0.0	0.10	30.00	5108
CZRVA	WM	FE	925605	1500548	7523	46604	41943	0.0	0.15	13.50	8877
CZRVA	WB	FE	212273	344127	1725	9330	8397	0.0	0.37	0.00	1777
CZRVA	SB	FE	291724	472929	2371	12823	11540	0.0	0.15	0.00	2442
CZRVA	Soya	FE	54287	88007	441	500269	450242	0.0	0.03	11.25	95289
DACGL	WW	FE	605	605	605	1248	1248	0.0	0.97	11.67	163
DACGL	WO	FE	250	250	250	277	277	0.0	0.33	35.00	36
DACGL	WM	FE	787	787	787	866	866	0.0	0.54	35.00	113
DACGL	WB	FE	999	999	999	2834	2834	0.0	0.99	15.00	370
DACGL	SB	FE	4130	4130	4130	8645	8645	0.0	1.24	35.00	1130
DACGL	Soya	FE	832	832	832	1488	1488	0.0	0.32	79.14	194
DAUCA	WW	FE	10003	122	47910	33681	33681	28.8	0.41	8.57	1284
DAUCA	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
DAUCA	WO	FE	37346	456	178864	125744	125744	107.3	0.20	30.00	4792
DAUCA	WO	FC	6790	83	32521	80019	80019	19.5	0.20	10.91	3049
DAUCA	WM	FE	6790	83	32521	11431	11431	19.5	0.29	24.55	436
DAUCA	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.32	30.00	0
DAUCA	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.65	22.50	0
DAUCA	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
DAUCA	SB	FE	37346	456	178864	0	0	107.3	0.74	30.00	0
DAUCA	Soya	FE	20668	252	98984	97382	97382	59.4	0.63	118.13	3711
DAUCA	Soya	FC	35946	439	172157	41915	41915	103.3	0.63	45.00	1597
DIWSI	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.30	42.86	0
DIWSI	WM	FE	219	219	219	0	0	0.9	0.08	60.00	0

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
DIWSI	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.53	60.00	0
ECHCG	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	15.00	0
ECHCG	WM	FC	648	648	648	0	0	0.0	0.01	25.00	0
ECHCG	SB	FE	1202	1202	1202	0	0	0.0	0.07	30.00	0
ECHCG	SB	FC	265	265	265	0	0	0.0	0.04	18.00	0
ECHCG	Soya	FE	1612	1612	1612	11188	11188	0.0	1.90	127.21	5695
ECHCG	Soya	FC	1975	1975	1975	12453	12453	0.0	1.94	115.71	6340
EHIVU	WW	FE	1762084	4778674	13452	93163	84911	742.3	0.28	18.57	1339
EHIVU	WO	FE	2462563	6678335	18799	128348	116980	1037.4	0.09	43.33	1844
EHIVU	SB	FE	1177501	3193319	8989	76714	69919	496.0	0.14	0.00	1102
EPHEX	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.06	0.00	0
EPHEX	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
EPHEX	WO	FE	148	5042	8892	2626	2626	34.8	0.01	0.00	1740
EPHEX	WO	FC	2060	70275	123953	36604	36604	485.1	0.01	0.00	24254
EPHEX	WM	FE	335	11428	20157	9703	9703	78.9	0.02	0.00	6429
EPHEX	WM	FC	248	8445	14895	8433	8433	58.3	0.02	0.00	5588
EPHEX	WB	FE	141	4824	8509	0	0	33.3	0.09	0.00	0
EPHEX	WB	FC	8	270	477	0	0	1.9	0.08	0.00	0
EPHEX	SB	FE	315	10730	18926	1935	1935	74.1	0.15	0.00	1282
EPHEX	SB	FC	15	517	912	211	211	3.6	0.11	0.00	140
EPHEX	Soya	FE	230	7856	13856	4666	4666	54.2	0.12	3.75	3092
EPHEX	Soya	FC	343	11712	20658	6100	6100	80.8	0.16	0.00	4042
EPHFA	WO	FE	168	5730	10107	91056	82731	39.6	0.05	0.00	1816
EPHHE	WW	FE	28	1451	1580	8162	7617	6.7	0.32	0.00	535
EPHHE	WW	FC	10	526	572	1738	1621	2.4	0.18	0.00	114
EPHHE	WO	FE	78	3956	4308	13783	12861	18.3	0.19	0.00	903
EPHHE	WO	FC	171	8723	9499	28835	26908	40.3	0.21	0.00	1890
EPHHE	WM	FE	107	5471	5958	22184	20701	25.3	0.31	0.00	1454
EPHHE	WM	FC	250	12713	13844	37646	35129	58.8	0.34	0.00	2468
EPHHE	WB	FE	45	2272	2474	8472	7906	10.5	0.55	0.00	555
EPHHE	WB	FC	13	677	737	1758	1641	3.1	0.55	0.00	115
EPHHE	SB	FE	46	2365	2575	7816	7294	10.9	0.55	0.00	512
EPHHE	Soya	FE	43	2168	2361	12270	11449	10.0	0.36	15.56	804
EPHHE	Soya	FC	88	4488	4887	17654	16474	20.7	0.41	0.00	1157
EPHPE	WO	FE	127	4154	7597	8008	8008	30.0	0.02	0.00	1001
EPHPL	WO	FE	224	8594	19438	49053	46067	52.7	0.10	0.00	3027
EPHPL	WM	FE	68	2613	5909	0	0	16.0	0.19	12.50	0
EPHPL	WM	FC	150	5747	12998	20368	19128	35.3	0.19	25.00	1257
EPHPL	WB	FE	95	3662	8281	0	0	22.5	0.71	9.00	0
EPHPL	SB	FE	131	5032	11381	1564	1469	30.9	0.28	0.00	96
EPIAD	WW	FE	2327	1774	2327	2976	2976	23.0	0.22	10.00	4703
EPIAD	WM	FE	9901	7550	9901	0	0	98.1	0.09	35.00	0
EQUAR	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.17	0.00	0
EQUAR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.19	0.00	0
EQUAR	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.09	0.00	0
EQUAR	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.09	0.00	0
EQUAR	WM	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.15	0.00	0
EQUAR	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.15	0.00	0
EQUAR	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.19	0.00	0
EQUAR	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.19	0.00	0
EQUAR	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.16	0.00	0
EQUAR	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.24	0.00	0
EQUAR	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	0.00	0
EQUAR	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	0.00	0
ERISU	WM	FE	628045	286918	1730740	0	0	607.5	0.08	85.00	0
EROCI	WW	FE	283191	210919	283191	29270	29270	1535.6	0.24	0.00	974
EROCI	WO	FE	395768	294765	395768	40325	40325	2146.0	0.11	0.00	1341
EROCI	WO	FC	97981	72975	97981	9983	9983	531.3	0.11	0.00	332
EROCI	WM	FE	600438	447202	600438	70080	70080	3255.8	0.16	0.00	2331
EROCI	WM	FC	97981	72975	97981	9983	9983	531.3	0.18	0.00	332
EROCI	WB	FE	137701	102559	137701	14031	14031	746.7	0.29	0.00	467
EROCI	SB	FE	189241	140945	189241	19282	19282	1026.1	0.12	0.00	641
EROCI	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
EROCI	Soya	FE	35208	26223	35208	22890	22890	190.9	0.02	26.25	761
ERPVE	WW	FE	1025	811	1302	0	0	8.2	0.10	0.00	162
ERPVE	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
ERPVE	WO	FE	1433	1133	1820	0	0	11.4	0.05	0.00	224
ERPVE	WO	FC	355	280	451	0	0	2.8	0.05	0.00	55
ERPVE	WM	FE	2174	1719	2761	0	0	17.4	0.07	0.00	388
ERXCA	WW	FE	1623	1623	3450	1026	1026	8.2	0.02	12.58	23
ERXCA	WB	FE	2764	2764	5876	1999	1999	14.0	0.02	2.63	44
ERXCA	Soya	FE	19463	19463	41382	13615	13615	98.5	0.13	41.79	299
FESSPP	WW	FE	1428	1428	1428	0	0	0.0	0.18	53.18	0
FESSPP	WW	FC	0	0	0	115	115	0.0	0.20	65.00	87
FESSPP	WO	FE	879	879	879	572	572	0.0	0.02	0.00	433

Annexe 5

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
FESSPP	WM	FE	267	267	267	0	0	0.0	0.04	32.50	0
FESSPP	WM	FC	0	0	0	115	115	0.0	0.04	65.00	87
FESSPP	WB	FE	1485	1485	1485	0	0	0.0	0.20	60.00	0
FESSPP	SB	FE	1250	1250	1250	898	898	0.0	0.40	65.00	680
FESSPP	Soya	FE	2254	2254	2254	1437	1437	0.0	0.34	0.00	1088
FUMOF	WW	FE	4012	4012	4012	20979	19037	118.1	0.34	0.00	1095
FUMOF	WW	FC	1083	1083	1083	5088	4617	31.9	0.05	0.00	266
FUMOF	WO	FE	25759	25759	25759	147908	134216	758.1	0.16	0.00	7721
FUMOF	WO	FC	118105	118105	118105	578978	525381	3475.9	0.16	0.00	30225
FUMOF	WM	FE	24493	24493	24493	128990	117049	720.8	0.25	0.00	6734
FUMOF	WM	FC	40650	40650	40650	219824	199474	1196.3	0.25	0.00	11476
FUMOF	WB	FE	4799	4799	4799	23734	21537	141.2	0.17	0.00	1239
FUMOF	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
FUMOF	SB	FE	812	812	812	4023	3650	23.9	0.27	0.00	210
FUMOF	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
FUMOF	Soya	FE	8358	8358	8358	83393	75674	246.0	0.32	10.94	4353
GALAP	WW	FE	416	8514	24434	6718	4991	98.0	1.31	0.58	233
GALAP	WW	FC	13	267	765	205	152	3.1	0.68	0.29	7
GALAP	WO	FE	426	8713	25007	5516	4098	100.3	0.33	3.75	191
GALAP	WO	FC	10	209	599	202	150	2.4	0.47	0.00	7
GALAP	WM	FE	694	14199	40752	10258	7620	163.4	0.81	3.21	356
GALAP	WM	FC	2	39	113	222	165	0.5	0.82	1.76	8
GALAP	WB	FE	425	8702	24975	6150	4569	100.1	1.73	6.00	214
GALAP	WB	FC	647	13244	38010	8839	6566	152.4	1.33	0.00	307
GALAP	SB	FE	230	4714	13530	3215	2388	54.2	1.60	0.00	112
GALAP	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
GALAP	Soya	FE	438	8960	25716	14304	10626	103.1	0.17	0.00	497
GALAP	Soya	FC	233	4768	13684	3599	2673	54.9	0.10	0.00	125
GALMO	WW	FE	98076	75853	3227	7765	7765	759.7	0.80	85.00	1099
GALMO	WO	FE	29949	23163	985	2048	2048	232.0	0.13	85.00	290
GALMO	WM	FE	121513	93979	3998	8311	8311	941.2	0.15	56.67	1176
GALMO	WB	FE	92586	71607	3046	6062	6062	717.1	0.82	17.50	858
GALMO	SB	FE	86429	66845	2843	5759	5759	669.4	0.44	28.33	815
GALMO	Soya	FE	44388	34330	1460	3036	3036	343.8	0.10	17.50	430
GERCO	WW	FE	73118	52215	73118	20472	18156	378.8	0.36	12.01	219
GERCO	WO	FE	341662	243989	341662	87868	77926	1769.9	0.11	15.31	939
GERCO	WO	FC	296646	211842	296646	74929	66451	1536.7	0.11	0.00	800
GERCO	WM	FE	317027	226397	317027	80900	71746	1642.3	0.18	12.64	864
GERCO	WB	FE	47789	34127	47789	11630	10314	247.6	0.39	7.25	124
GERCO	WB	FC	1481	1058	1481	232	205	7.7	0.08	0.91	2
GERCO	SB	FE	16407	11716	16407	5574	4944	85.0	0.37	3.89	60
GERDI	WW	FE	104247	79192	2305	33613	31414	542.8	0.25	12.01	522
GERDI	WW	FC	4710	3578	104	1357	1269	24.5	0.09	4.38	21
GERDI	WO	FE	487123	370045	10773	144270	134831	2536.4	0.07	15.31	2242
GERDI	WO	FC	422942	321289	9354	123026	114976	2202.2	0.08	0.00	1912
GERDI	WM	FE	452000	343364	9996	132829	124138	2353.5	0.13	12.64	2064
GERDI	WM	FC	52868	40161	1169	130550	122008	275.3	0.13	17.50	2029
GERDI	WB	FE	68135	51759	1507	19095	17845	354.8	0.27	7.25	297
GERDI	WB	FC	2112	1604	47	380	355	11.0	0.05	0.91	6
GERDI	SB	FE	23392	17770	517	9152	8553	121.8	0.26	3.89	142
GERDI	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
GERDI	Soya	FE	27722	21059	613	35646	33314	144.3	0.23	3.57	554
GERDI	Soya	FC	27722	21059	613	35646	33314	144.3	0.23	3.57	554
GERMO	WW	FE	24193	18243	24193	4081	4081	213.0	0.35	0.00	179
GERMO	WW	FC	14798	11158	14798	3719	3719	130.3	0.28	0.00	163
GERMO	WO	FE	334942	252566	334942	59460	59460	2948.5	0.14	1.25	2610
GERMO	WM	FE	335306	252840	335306	55914	55914	2951.7	0.22	4.29	2454
GERMO	WB	FE	13786	10396	13786	1646	1646	121.4	0.27	0.00	72
GERMO	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
GERPU	WW	FE	39275	30057	18326	7115	7115	245.3	0.29	1.00	994
GERPU	WW	FC	1985	1519	926	317	317	12.4	0.10	0.63	44
GERPU	WO	FE	617153	472297	287960	101447	101447	3855.1	0.08	0.63	14175
GERPU	WO	FC	178236	136401	83164	28731	28731	1113.4	0.08	0.00	4014
GERPU	WM	FE	190482	145772	88878	31020	31020	1189.8	0.14	1.81	4334
GERPU	WM	FC	22279	17050	10395	30488	30488	139.2	0.14	2.50	4260
GERPU	WB	FE	17701	13546	8259	4811	4811	110.6	0.26	0.00	672
GERPU	SB	FE	9858	7544	4600	2137	2137	61.6	0.28	0.56	299
GERPU	Soya	FE	143676	109953	67039	27212	27212	897.5	0.27	18.75	3802
GERPU	Soya	FC	143676	109953	67039	27212	27212	897.5	0.27	18.75	3802
GERRO	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.32	0.00	0
GERRT	WW	FE	96058	74320	96058	31301	31301	690.5	0.31	4.62	663
GERRT	WW	FC	32807	25383	32807	13958	13958	235.8	0.27	0.00	296
GERRT	WO	FE	247003	191106	247003	74117	74117	1775.5	0.12	4.38	1569
GERRT	WO	FC	214459	165926	214459	63203	63203	1541.6	0.13	0.00	1338
GERRT	WM	FE	229194	177327	229194	68239	68239	1647.5	0.21	3.61	1445

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
GERRT	WM	FC	26807	20741	26807	67069	67069	192.7	0.21	5.00	1420
GERRT	WB	FE	105665	81753	105665	26517	26517	759.5	0.34	0.00	561
GERRT	WB	FC	1071	829	1071	195	195	7.7	0.06	0.00	4
GERRT	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
GERRT	Soya	FE	22992	17789	22992	6776	6776	165.3	0.29	35.00	143
GERRT	Soya	FC	22992	17789	22992	6776	6776	165.3	0.29	35.00	143
GLEHE	WW	FE	553	370260	553	1075	1075	24.4	0.17	0.00	50
GLEHE	WO	FE	1185	794068	1185	2413	2413	52.3	0.03	0.00	112
GLEHE	WM	FE	1592	1066575	1592	2956	2956	70.3	0.05	0.00	138
GLEHE	WB	FE	467	312843	467	989	989	20.6	0.18	0.00	46
GLEHE	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.21	0.00	0
HERSP	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.76	40.71	0
HERSP	WO	FE	516	32324	199241	103235	82588	121.5	0.13	47.50	958
HERSP	WM	FE	94	5877	36226	9385	7508	22.1	0.19	38.86	87
HERSP	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.90	16.88	0
HERSP	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
HERSP	SB	FE	516	32324	199241	0	0	121.5	1.13	47.50	0
HERSP	Soya	FE	286	17888	110261	79950	63960	67.3	0.41	96.25	742
HMAHI	WW	FE	13380	10434	18168	0	0	23.7	0.06	4.29	11241
HOLMO	WW	FE	1397	1397	1397	838	838	0.0	0.29	17.36	125
HOLMO	WW	FC	2079	2079	2079	2044	2044	0.0	0.27	0.00	304
HOLMO	WO	FE	1069	1069	1069	918	918	0.0	0.05	0.00	137
HOLMO	WO	FC	1463	1463	1463	4728	4728	0.0	0.05	18.75	704
HYPPE	WW	FE	991177	14282	2674387	0	0	0.0	0.24	20.45	0
HYPPE	WO	FE	610140	8792	1646275	76004	76004	0.0	0.03	0.00	69857
HYPPE	WM	FE	185489	2673	500486	0	0	0.0	0.06	12.50	0
HYPPE	WB	FE	1030845	14854	2781419	0	0	0.0	0.27	60.00	0
KICSP	WW	FE	8585	25008	165	1670	1670	7.3	0.04	0.00	777
KICSP	WO	FE	56998	166038	1092	2013	2013	48.2	0.01	0.00	936
KICSP	WO	FC	47915	139578	918	0	0	40.5	0.01	0.00	0
KICSP	WM	FE	102129	297507	1957	0	0	86.4	0.01	0.00	0
KICSP	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	0.00	0
KICSP	WB	FE	5658	16481	108	0	0	4.8	0.09	0.00	0
KICSP	SB	FE	21926	63871	420	3049	3049	18.5	0.18	0.00	1418
KICSP	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.10	0.00	0
KICSP	Soya	FE	238863	695820	4578	91731	91731	202.1	0.64	35.00	42661
KICSP	Soya	FC	124285	362049	2382	49375	49375	105.1	0.48	26.25	22963
KNAAR	WW	FE	46761	31081	26263	19551	17357	37.2	0.07	18.57	260
LACSE	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.24	132.14	0
LACSE	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.04	123.33	0
LACSE	WO	FC	1530882	1074268	5119827	146317	146317	776.8	0.04	67.27	7175
LACSE	WM	FE	1202836	844068	4022721	0	0	610.4	0.06	185.00	0
LACSE	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.06	185.00	0
LACSE	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.21	52.31	0
LACSE	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
LAMAM	WW	FE	361670	620633	1780	4380	4380	78.6	0.17	0.00	936
LAMAM	WW	FC	6334	10868	31	139	139	1.4	0.04	0.00	30
LAMAM	WO	FE	878364	1507290	4323	10528	10528	190.9	0.07	0.00	2249
LAMAM	WM	FE	1108505	1902217	5456	13000	13000	240.9	0.11	0.00	2778
LAMAM	WM	FC	1234892	2119100	6078	14001	14001	268.3	0.09	0.00	2992
LAMAM	WB	FE	359152	616312	1768	4129	4129	78.0	0.17	0.00	882
LAMAM	SB	FE	110365	189388	543	1350	1350	24.0	0.18	0.00	289
LAMPU	WW	FE	566683	1002252	2494	14003	14003	110.1	0.44	0.00	1465
LAMPU	WO	FE	1087104	1922685	4785	27415	27415	211.2	0.18	0.00	2869
LAMPU	WM	FE	899818	1591445	3961	19304	19304	174.8	0.29	0.00	2020
LAMPU	WB	FE	830114	1468164	3654	17753	17753	161.3	0.46	0.00	1858
LAMPU	SB	FE	1024747	1812400	4511	29149	29149	199.1	0.46	0.00	3050
LAPCO	WW	FE	20991	14877	56864	694	694	12.2	0.92	11.67	99
LAPCO	WW	FC	29336	20791	79468	0	0	17.1	1.38	11.67	0
LAPCO	WO	FE	130821	92717	354382	10793	10793	76.3	0.38	17.50	1540
LAPCO	WO	FC	1199620	850207	3249670	51637	51637	699.3	0.38	0.00	7367
LAPCO	WM	FE	66969	47463	181412	8316	8316	39.0	0.51	23.33	1186
LAPCO	WB	FE	60141	42624	162917	0	0	35.1	1.41	10.71	0
LAPCO	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
LAPCO	SB	FE	13046	9246	35340	538	538	7.6	1.41	35.00	77
LAPCO	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
LAPCO	Soya	FE	69008	48908	186938	2847	2847	40.2	1.20	0.00	406
LAPCO	Soya	FC	455028	322493	1232634	18771	18771	265.3	1.20	56.67	2678
LEGSPP	WW	FE	97901	42443	35525	3896	3896	107.0	0.45	1.11	688
LEGSPP	WO	FE	52599	22803	19086	2059	2059	57.5	0.16	0.00	364
LEGSPP	WO	FC	164529	71328	59702	7477	7477	179.7	0.16	0.00	1321
LEGSPP	WM	FE	386806	167691	140358	17341	17341	422.6	0.23	3.00	3063
LEGSPP	WB	FC	2386	1035	866	0	0	2.6	0.18	1.54	0
LINVU	WW	FE	176127	497500	3516	49293	49293	155.2	0.13	4.50	8916
LINVU	WM	FE	39770	112337	794	0	0	35.0	0.02	9.00	0

Annexe 5

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
LINVU	WB	FE	62986	177914	1257	24257	24257	55.5	0.12	6.00	4388
LINVU	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.37	0.00	0
LINVU	Soya	FE	417459	1179183	8333	167486	167486	367.9	0.45	48.75	30294
LITAR	WW	FE	22012	17329	39360	17786	14874	44.9	0.50	2.86	152
LITAR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
LITAR	WO	FE	30762	24218	55006	24503	20492	62.7	0.23	6.67	209
LITAR	WM	FE	46670	36743	83453	42583	35612	95.1	0.33	3.00	363
LITAR	WB	FE	10703	8426	19139	8526	7130	21.8	0.59	0.00	73
LITAR	SB	FE	14709	11580	26302	11717	9798	30.0	0.24	0.00	100
LOLSS	WW	FE	4420	4420	4420	3003	3003	0.0	0.66	5.00	834
LOLSS	WW	FC	7606	7606	7606	5507	5507	0.0	0.61	0.00	1530
LOLSS	WO	FE	1827	1827	1827	666	666	0.0	0.18	15.00	185
LOLSS	WO	FC	7606	7606	7606	5507	5507	0.0	0.17	0.00	1530
LOLSS	WM	FE	5749	5749	5749	2083	2083	0.0	0.29	15.00	579
LOLSS	WM	FC	7606	7606	7606	5507	5507	0.0	0.27	0.00	1530
LOLSS	WB	FE	7301	7301	7301	6818	6818	0.0	0.67	15.00	1894
LOLSS	WB	FC	6974	6974	6974	4610	4610	0.0	0.62	1.07	1281
LOLSS	SB	FE	30178	30178	30178	20801	20801	0.0	0.67	15.00	5778
LOLSS	Soya	FE	6078	6078	6078	3580	3580	0.0	0.57	79.14	994
LOLSS	Soya	FC	6078	6078	6078	3580	3580	0.0	0.57	79.14	994
LTHTU	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.10	72.86	0
LTHTU	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
LTHTU	WO	FE	1575435	3821117	3448	5234	703	0.0	0.01	85.00	169
LTHTU	WO	FC	286443	694749	627	3330680	447263	0.0	0.01	30.91	107624
LTHTU	WM	FE	286443	694749	627	476	64	0.0	0.01	69.55	15
LTHTU	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.12	26.25	0
LTHTU	SB	FE	1575435	3821117	3448	0	0	0.0	0.24	85.00	0
LTHTU	Soya	FE	871853	2114623	1908	4053	544	0.0	0.73	30.63	131
LTHTU	Soya	FC	1516356	3677825	3319	1744642	234280	0.0	0.73	11.67	56374
MALSI	WW	FE	117824	88949	117824	0	0	295.8	1.16	30.00	0
MALSI	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.32	15.00	0
MALSI	Soya	FE	453064	342034	453064	26727	22527	1137.4	0.89	103.24	2997
MATSP	WW	FE	167090	71234	386785	8549	8549	143.9	0.20	0.64	13790
MATSP	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
MATSP	WO	FE	104074	44369	240914	6946	6946	89.6	0.08	3.00	11204
MATSP	WO	FC	172218	73420	398655	11494	11494	148.3	0.08	0.00	18540
MATSP	WM	FE	1594565	679793	3691153	60426	60426	1373.3	0.14	1.20	97470
MATSP	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
MATSP	WB	FE	321745	137166	744787	20554	20554	277.1	0.31	1.50	33155
MATSP	WB	FC	160153	68276	370728	10688	10688	137.9	0.31	0.00	17241
MATSP	SB	FE	300347	128044	695254	19528	19528	258.7	0.21	1.00	31500
MATSP	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
MATSP	Soya	FE	154252	65761	357069	10295	10295	132.8	0.27	22.50	16606
MATSP	Soya	FC	154252	65761	357069	10295	10295	132.8	0.27	22.50	16606
MEDSP	WW	FE	62433	104291	336	1723	1723	0.0	0.40	15.00	378
MEDSP	WW	FC	686	1146	4	7	7	0.0	0.04	0.00	2
MEDSP	WO	FE	260509	435165	1401	11063	11063	0.0	0.08	25.00	2426
MEDSP	WO	FC	211758	353728	1139	8992	8992	0.0	0.08	0.00	1972
MEDSP	WM	FE	159463	266372	858	7223	7223	0.0	0.14	0.00	1584
MEDSP	WM	FC	243543	406823	1310	45247	45247	0.0	0.14	0.00	9922
MEDSP	WB	FE	133994	223828	721	5863	5863	0.0	0.53	0.45	1286
MEDSP	Soya	FE	78624	131337	423	0	0	0.0	0.27	65.00	0
MELAL	WW	FE	67663	47077	1243	9301	9301	0.0	0.51	10.00	10332
MELAL	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
MELAL	WO	FE	37966	26415	698	9032	9032	0.0	0.24	15.00	10033
MELAL	WO	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.24	0.00	0
MELAL	WM	FE	17998	12523	331	2730	2730	0.0	0.39	10.71	3033
MELAL	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.39	0.00	0
MELAL	WB	FE	299482	208368	5504	0	0	0.0	0.62	15.00	0
MELAL	SB	FE	77239	53740	1419	6247	6247	0.0	0.62	15.00	6940
MELAL	Soya	FE	56271	39151	1034	13386	13386	0.0	0.53	42.50	14871
MELAL	Soya	FC	56271	39151	1034	13386	13386	0.0	0.53	42.50	14871
MENSU	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	25.00	0
MENSU	SB	FE	15598	25215	163	9	9	48.0	0.10	16.18	124
MERAN	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
MERAN	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.10	0.00	0
MERAN	WO	FE	17712	12067	39144	20457	20457	0.0	0.02	0.00	1565
MERAN	WO	FC	92579	63074	204598	100758	100758	0.0	0.02	0.00	7708
MERAN	WM	FE	17837	12153	39420	21198	21198	0.0	0.03	0.00	1622
MERAN	WM	FC	92579	63074	204598	100758	100758	0.0	0.03	0.00	7708
MERAN	WB	FE	2601	1772	5749	3194	3194	0.0	0.20	0.00	244
MERAN	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.20	0.00	0
MERAN	SB	FE	14136	9631	31240	5325	5325	0.0	0.32	0.00	407
MERAN	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.07	0.00	0
MERAN	Soya	FE	19498	13284	43090	20572	20572	0.0	1.18	9.06	1574

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
MERAN	Soya	FC	11115	7573	24564	10523	10523	0.0	1.18	9.66	805
MYOAR	WW	FE	33257	24141	21662	6610	6610	145.9	0.38	0.56	1113
MYOAR	WO	FE	17868	12970	11638	3493	3493	78.4	0.19	0.00	588
MYOAR	WO	FC	55891	40570	36405	12688	12688	245.2	0.19	0.00	2136
MYOAR	WM	FE	131398	95380	85587	29424	29424	576.5	0.28	1.50	4953
MYOAR	WM	FC	55891	40570	36405	12688	12688	245.2	0.31	0.00	2136
MYOAR	WB	FE	45190	32803	29435	7601	7601	198.3	0.44	0.00	1279
MYOAR	WB	FC	811	588	528	0	0	3.6	0.16	0.00	0
MYOAR	SB	FE	66072	47961	43036	12623	12623	289.9	0.37	1.67	2125
MYOAR	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
OXASS	WB	FE	11514	9651	11592	2639	2639	54.3	0.03	0.00	1858
PAPRH	WW	FE	186311	3156	186311	130845	130845	0.0	1.18	14.47	161321
PAPRH	WW	FC	37328	632	37328	23659	23659	0.0	0.20	0.00	29169
PAPRH	WO	FE	276545	4684	276545	219754	219754	0.0	0.35	27.27	270939
PAPRH	WO	FC	93631	1586	93631	67933	67933	0.0	0.35	0.00	83756
PAPRH	WM	FE	134859	2284	134859	128692	128692	0.0	0.57	30.00	158667
PAPRH	WM	FC	93631	1586	93631	67933	67933	0.0	0.57	0.00	83756
PAPRH	WB	FE	75705	1282	75705	40695	40695	0.0	1.14	48.75	50174
PAPRH	WB	FC	1358	23	1358	0	0	0.0	0.40	11.54	0
PAPRH	SB	FE	110687	1875	110687	67590	67590	0.0	0.95	25.00	83332
PAPRH	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PAPRH	Soya	FE	319039	5404	319039	352224	352224	0.0	0.11	0.00	434264
PAVSA	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PAVSA	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	85.00	0
PAVSA	WM	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PAVSA	WB	FE	306	35046	129896	0	0	72.1	0.10	22.50	0
PAVSA	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PAVSA	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.41	85.00	0
PAVSA	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PAVSA	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PAVSA	Soya	FC	590	67464	250049	63031	55593	138.8	1.18	61.67	593
PICEC	WW	FE	148112	98395	519090	4229	4229	55.3	0.37	7.50	127
PICEC	WO	FE	92253	61286	323321	3436	3436	34.4	0.10	35.00	103
PICEC	WM	FE	1413459	938997	4953756	29890	29890	527.8	0.16	14.00	899
PICEC	SB	FE	266235	176867	933074	9660	9660	99.4	0.39	11.67	291
PICHI	WW	FE	207871	141834	855118	4129	4129	88.9	0.09	45.00	148
PICHI	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	55.00	0
PICHI	WO	FC	166297	113467	684095	28900	28900	71.1	0.01	20.00	1037
PICHI	WM	FE	415742	283668	1710236	0	0	177.9	0.01	55.00	0
PICHI	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	55.00	0
PICHI	WB	FE	228658	156017	940630	0	0	97.8	0.11	27.00	0
PICHI	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PICHI	Soya	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
PLALA	WW	FE	983	74	983	98821	98821	0.0	0.18	0.00	9907
PLALA	WW	FC	102	8	102	14086	14086	0.0	0.03	0.00	1412
PLALA	WO	FE	403	30	403	0	0	0.0	0.08	0.00	0
PLALA	WO	FC	671	51	671	107324	107324	0.0	0.08	0.00	10759
PLALA	WM	FE	222	17	222	0	0	0.0	0.14	0.00	0
PLALA	WM	FC	115	9	115	17545	17545	0.0	0.13	0.00	1759
PLALA	WB	FE	351	27	351	48629	48629	0.0	0.18	0.00	4875
PLALA	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.33	0.00	0
PLALA	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.33	0.00	0
PLALA	Soya	FE	2329	176	2329	335772	335772	0.0	0.09	18.75	33660
PLALA	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.09	25.00	0
PLAMA	WW	FE	87455	1552	166771	18352	18352	0.0	0.06	0.00	49533
PLAMA	WO	FE	35881	637	68422	0	0	0.0	0.01	0.00	0
PLAMA	WO	FC	59696	1059	113837	19931	19931	0.0	0.01	0.00	53795
PLAMA	WM	FE	19748	350	37657	0	0	0.0	0.02	0.00	0
PLAMA	WB	FE	31275	555	59640	9031	9031	0.0	0.06	0.00	24375
PLAMA	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.18	0.00	0
PLAME	WW	FE	2078	76	2870	45807	45807	0.0	0.01	5.00	9907
POAAN	WW	FE	401	401	401	224	224	0.0	0.35	0.00	561
POAAN	WO	FE	307	307	307	245	245	0.0	0.14	0.00	615
POAAN	WM	FE	328	328	328	222	222	0.0	0.22	0.00	557
POAAN	WB	FE	648	648	648	502	502	0.0	0.36	0.00	1258
POAAN	SB	FE	1216	1216	1216	0	0	0.0	0.36	0.00	0
POAPR	WW	FE	106	106	106	55	55	0.0	0.41	57.02	70
POAPR	WO	FE	48	48	48	20	20	0.0	0.11	65.00	26
POAPR	WM	FE	152	152	152	62	62	0.0	0.18	65.00	80
POAPR	WM	FC	198	198	198	148	148	0.0	0.18	0.00	190
POAPR	WB	FE	114	114	114	13	13	0.0	0.41	20.74	16
POAPR	SB	FE	752	752	752	429	429	0.0	0.41	65.00	550
POAPR	Soya	FE	161	161	161	107	107	0.0	0.35	23.28	137
POATR	WW	FE	625	625	625	39	39	0.0	1.08	72.92	374
POATR	WO	FE	478	478	478	42	42	0.0	0.42	0.00	410

Annexe 5

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
POATR	WM	FE	511	511	511	38	38	0.0	0.69	90.00	371
POATR	WM	FC	931	931	931	94	94	0.0	0.63	0.00	912
POATR	WB	FE	1010	1010	1010	87	87	0.0	1.10	101.50	838
POATR	SB	FE	1896	1896	1896	0	0	0.0	1.10	26.25	0
POATR	Soya	FE	1437	1437	1437	133	133	0.0	0.94	0.00	1289
POLAM	WW	FE	733	733	733	29	27	11.4	0.08	29.35	4
POLAM	Soya	FE	8798	8798	8798	385	357	137.3	0.62	78.93	53
POLAV	WW	FE	5470	4895	5470	0	0	29.6	0.14	4.50	0
POLAV	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
POLAV	WO	FE	12421	11115	12421	0	0	67.1	0.03	7.50	0
POLAV	WO	FC	1297	1161	1297	0	0	7.0	0.04	9.00	0
POLAV	WM	FE	49933	44683	49933	0	0	269.8	0.04	4.71	0
POLAV	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.05	6.75	0
POLAV	WB	FE	5441	4869	5441	0	0	29.4	0.26	5.54	0
POLAV	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.09	0.00	0
POLAV	SB	FE	100756	90163	100756	0	0	544.5	0.55	9.00	0
POLAV	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.08	0.00	0
POLAV	Soya	FE	196866	176168	196866	5860	5860	1063.8	1.18	25.00	5367
POLAV	Soya	FC	24302	21747	24302	366	366	131.3	1.18	12.50	335
POLCO	WW	FE	1494	1174	2894	0	0	25.7	0.09	4.71	0
POLCO	WW	FC	123	97	238	0	0	3.4	0.05	1.90	0
POLCO	WO	FE	1888	1484	3657	0	0	32.4	0.01	5.00	0
POLCO	WO	FC	4577	3599	8869	0	0	52.2	0.02	15.00	0
POLCO	WM	FE	13870	10904	26873	48	39	229.8	0.03	12.50	24
POLCO	WM	FC	29372	23092	56909	0	0	357.1	0.04	15.00	0
POLCO	WB	FE	910	715	1763	0	0	28.8	0.24	7.92	0
POLCO	WB	FC	228	179	441	0	0	51.3	0.24	9.55	0
POLCO	SB	FE	3365	2646	6520	0	0	149.9	0.35	6.92	0
POLCO	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.13	3.41	0
POLCO	Soya	FE	149962	117901	290557	4956	3979	752.7	0.64	66.79	2421
POLCO	Soya	FC	281782	221539	545963	9484	7614	1426.5	0.69	70.00	4633
POLLA	WW	FE	533	533	533	0	0	4.2	0.02	10.00	0
POLLA	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.08	35.00	0
POLLA	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	35.00	0
POLLA	WO	FC	6933	6933	6933	0	0	54.1	0.01	35.00	0
POLLA	WM	FE	7311	7311	7311	0	0	57.1	0.01	35.00	0
POLLA	WM	FC	6933	6933	6933	0	0	54.1	0.01	35.00	0
POLLA	WB	FE	286	286	286	0	0	2.2	0.06	7.50	0
POLLA	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.08	9.00	0
POLLA	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.07	0.00	0
POLLA	SB	FC	525	525	525	0	0	4.1	0.13	28.00	0
POLLA	Soya	FE	5679	5679	5679	669	627	44.3	1.12	0.00	416
POLLA	Soya	FC	22119	22119	22119	1292	1211	172.6	0.64	12.14	804
POLPE	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
POLPE	WO	FC	101027	101027	101027	0	0	754.1	0.00	25.00	0
POLPE	WM	FE	7411	7411	7411	0	0	55.3	0.01	25.00	0
POLPE	WM	FC	101027	101027	101027	0	0	754.1	0.01	25.00	0
POLPE	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.05	0.00	0
POLPE	Soya	FE	5757	5757	5757	635	597	43.0	0.86	0.00	404
POLPE	Soya	FC	79836	79836	79836	6110	5743	595.9	0.86	32.50	3886
PTLAN	WW	FE	100070	1700	251627	0	0	400.4	0.16	4.09	0
PTLAN	WO	FE	61600	1047	154894	2403	2403	246.5	0.02	0.00	140
PTLAN	SB	FE	87562	1488	220176	3772	3772	350.3	0.35	5.00	219
PTLAN	Soya	FE	157963	2684	397202	6038	6038	632.0	0.30	25.00	351
PTLRE	WW	FE	75595	1323	173968	0	0	311.4	0.08	0.00	0
PTLRE	WO	FE	46534	814	107090	669	669	191.7	0.01	0.00	140
PTLRE	WM	FE	14147	248	32557	0	0	58.3	0.02	0.00	0
PTLRE	WB	FE	78620	1376	180931	0	0	323.9	0.09	0.00	0
PTLRE	SB	FE	66146	1157	152224	1050	1050	272.5	0.09	0.00	219
PTLRE	Soya	FE	119329	2088	274614	1680	1680	491.6	0.10	5.00	351
RANRE	WW	FE	40978	695	102653	5599	5215	163.6	0.24	5.00	743
RANRE	WO	FE	16812	285	42116	0	0	67.1	0.08	8.57	0
RANRE	WB	FE	14654	248	36710	2755	2566	58.5	0.23	0.00	366
RANRE	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.35	0.00	0
RAPRA	SB	FE	174358	126839	152736	65090	43741	230.0	0.44	25.00	160
RAPRA	SB	FC	20191	14688	17687	0	0	26.6	0.25	13.89	0
RESLU	WW	FE	37458	609	53026	10658	10658	143.4	0.11	3.21	1631
RESLU	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
RESLU	WO	FE	23331	379	33028	8659	8659	89.3	0.02	15.00	1325
RESLU	WO	FC	38607	628	54654	14329	14329	147.8	0.02	0.00	2193
RESLU	WM	FE	357464	5811	506038	75333	75333	1368.1	0.04	6.00	11531
RESLU	WB	FE	72128	1172	102106	25625	25625	276.0	0.18	1.50	3922
RESLU	SB	FE	67331	1094	95316	24346	24346	257.7	0.23	5.00	3726
RESLU	Soya	FE	34580	562	48952	12834	12834	132.3	0.30	22.50	1964
RESLU	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.30	45.00	0

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
RUBSS	WW	FE	29156	35714	20485	0	0	365.0	0.14	69.55	0
RUBSS	WO	FE	17948	21985	12610	9791	8784	224.7	0.01	0.00	186
RUBSS	WM	FE	5456	6684	3834	0	0	68.3	0.02	42.50	0
RUBSS	WB	FE	30323	37144	21305	0	0	379.6	0.16	78.46	0
RUBSS	SB	FE	25512	31250	17925	15374	13792	319.4	0.31	85.00	293
RUBSS	Soya	FE	46024	56376	32337	24606	22075	576.2	0.38	0.00	468
RUMCR	WW	FE	692531	18079	502417	3956	3956	0.0	0.20	11.25	1209
RUMCR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.04	3.00	0
RUMCR	WO	FE	1916614	50035	1390463	10950	10950	0.0	0.04	45.00	3347
RUMCR	WO	FC	1657340	43267	1202365	17584	17584	0.0	0.04	3.46	5375
RUMCR	WM	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.06	0.00	0
RUMCR	WB	FE	410389	10714	297728	2345	2345	0.0	0.21	10.50	717
RUMCR	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.27	0.00	0
RUMCR	Soya	FE	1247046	32556	904706	8401	8401	0.0	0.61	30.00	2568
RUMOB	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
RUMOB	WO	FE	19524697	277563	12030476	118222	118222	0.0	0.14	0.00	74938
RUMOB	WO	FC	17247277	245187	10627204	91931	91931	0.0	0.14	0.00	58273
SAMEB	WW	FE	5	410	2237	2802	1985	46.8	0.23	71.29	11
SAMEB	WO	FE	15	1193	6506	0	0	48.8	0.02	85.00	0
SAMEB	WM	FE	0	0	0	4660	3302	0.0	0.03	70.83	18
SAMEB	SB	FE	0	0	0	10649	7545	0.0	0.43	42.50	42
SAMEB	Soya	FE	63	4921	26833	37171	26338	18.6	0.70	32.50	146
SAMEB	Soya	FC	62	4841	26393	46718	33103	20.8	0.70	30.88	183
SANMI	WO	FE	357	357	357	14669	11819	0.0	0.03	0.00	112
SAWOF	WW	FE	6114	8660	3723	1751	1751	0.0	0.29	5.36	175
SAWOF	WO	FE	3808	5394	2319	1422	1422	0.0	0.07	25.00	142
SCAPV	WW	FE	171	3686	9553	19175	10704	40.2	0.16	2.34	618
SCAPV	WW	FC	2	47	121	48	27	0.5	0.02	0.00	2
SCAPV	WO	FE	785	16934	43894	71602	39970	184.7	0.11	0.00	2309
SCAPV	WO	FC	670	14461	37483	61144	34132	157.8	0.11	0.00	1972
SCAPV	WM	FE	505	10890	28226	49113	27416	118.8	0.18	0.00	1584
SCAPV	WB	FE	424	9150	23718	39868	22255	99.8	0.26	1.25	1286
SCAPV	WB	FC	158	3408	8834	2418	1350	37.2	0.24	12.50	78
SCAPV	SB	FE	398	8594	22277	53297	29752	93.8	0.23	8.33	1719
SCAPV	Soya	FE	249	5369	13917	0	0	58.6	0.02	0.00	0
SENV1	Soya	FC	28802	13749	45357	15175	15175	52.3	0.26	39.71	4635
SENVU	WW	FE	26391	12598	41561	7078	7078	48.0	0.39	0.00	2949
SENVU	WW	FC	174310	83211	274503	28515	28515	316.8	0.64	0.00	11880
SENVU	WO	FE	562254	268405	885439	103419	103419	1021.9	0.25	0.00	43086
SENVU	WO	FC	564972	269702	889719	102165	102165	1026.8	0.25	0.00	42564
SENVU	WM	FE	362650	173119	571101	64964	64964	659.1	0.40	0.00	27065
SENVU	WM	FC	186462	89012	293641	32899	32899	338.9	0.36	0.00	13706
SENVU	WB	FE	83424	39824	131375	14469	14469	151.6	0.54	0.00	6028
SENVU	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SENVU	SB	FE	66852	31913	105278	22591	22591	121.5	0.49	0.00	9412
SENVU	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SENVU	Soya	FE	48495	23150	76370	16850	16850	88.1	0.52	4.69	7020
SENVU	Soya	FC	61137	29185	96278	14500	14500	111.1	0.55	6.92	6041
SETPU	SB	FE	913	913	913	0	0	0.0	0.07	35.00	0
SETPU	Soya	FE	1225	1225	1225	16752	16752	0.0	0.83	80.10	8054
SETPU	Soya	FC	1500	1500	1500	18648	18648	0.0	0.84	72.86	8965
SETVI	Soya	FE	4681	4681	4681	18850	18850	0.0	0.51	32.98	30787
SETVI	Soya	FC	5734	5734	5734	20983	20983	0.0	0.52	30.00	34271
SHRAR	WW	FE	160	426	37	24	24	1.1	0.03	0.00	5
SHRAR	WM	FE	6854	18251	1566	81318	81318	49.1	0.13	0.00	16512
SHRAR	WB	FE	1400	3729	320	212	212	10.0	0.24	0.00	43
SILVU	WW	FE	1925	70470	1925	8900	8900	226.6	0.16	45.00	12678
SILVU	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SILVU	WO	FE	588	21519	588	2348	2348	69.2	0.03	45.00	3344
SILVU	WM	FE	2385	87310	2385	9526	9526	280.7	0.03	30.00	13570
SILVU	WB	FE	1817	66526	1817	6948	6948	213.9	0.17	7.50	9897
SILVU	WB	FC	904	33114	904	10948	10948	106.5	0.17	0.00	15596
SILVU	SB	FE	1696	62101	1696	6601	6601	199.7	0.22	15.00	9403
SILVU	Soya	FE	871	31894	871	3480	3480	102.5	0.28	7.50	4957
SINAR	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SINAR	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SINAR	WO	FE	35797	1788571	3500109	347886	347886	8428.1	0.40	0.00	89212
SINAR	WO	FC	31621	1579947	3091845	270522	270522	7445.0	0.40	0.00	69373
SINAR	WM	FE	21158	1057161	2068790	204541	204541	4981.6	0.65	0.00	52453
SINAR	WM	FC	12030	601097	1176306	106206	106206	2832.5	0.65	0.00	27236
SINAR	WB	FE	4867	243188	475902	45556	45556	1146.0	1.25	0.00	11682
SINAR	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.21	0.00	0
SINAR	SB	FE	3900	194880	381366	71129	71129	918.3	1.12	0.00	18240
SINAR	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SINAR	Soya	FE	2829	141368	276648	53052	53052	666.2	1.20	42.19	13605

Annexe 5

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
SINAR	Soya	FC	3567	178220	348764	45654	45654	839.8	1.28	62.31	11708
SLYMA	WO	FE	27819	25827	30123	598074	184549	111.7	0.32	135.00	782
SOLNI	WW	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SOLNI	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.02	0.00	0
SOLNI	WO	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.01	6.00	0
SOLNI	WO	FC	5039	132	10489	0	0	0.0	0.01	6.00	0
SOLNI	WM	FE	4663	123	9707	0	0	0.0	0.01	4.29	0
SOLNI	WM	FC	5039	132	10489	0	0	0.0	0.02	6.00	0
SOLNI	WB	FE	644	17	1341	0	0	0.0	0.05	3.00	0
SOLNI	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.02	0.00	0
SOLNI	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.03	0.00	0
SOLNI	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.46	0
SOLNI	Soya	FE	19644	516	40891	0	0	0.0	0.77	55.00	0
SOLNI	Soya	FC	125963	3312	262213	144457	144457	0.0	0.77	51.56	25770
SONAR	WW	FE	53037	34111	230534	2047	2047	8.5	0.07	50.32	508
SONAR	WW	FC	43300	27849	188211	2878	2878	7.0	0.05	32.50	715
SONAR	WO	FE	154275	99223	670576	0	0	24.8	0.01	60.00	0
SONAR	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	51.43	0
SONAR	Soya	FC	625801	402488	2720129	34126	34126	100.6	1.23	119.12	8476
SONAS	WW	FE	56246	38574	163821	2058	2058	24.7	0.23	5.00	840
SONAS	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.09	2.00	0
SONAS	WO	FE	405252	277927	1180332	10168	10168	178.0	0.09	15.00	4150
SONAS	WO	FC	794297	544739	2313459	61742	61742	348.9	0.12	2.31	25200
SONAS	WM	FE	364127	249723	1060552	22287	22287	160.0	0.16	10.00	9096
SONAS	WM	FC	749446	513980	2182826	20581	20581	329.2	0.18	28.13	8400
SONAS	WB	FE	35761	24525	104156	0	0	15.7	0.65	2.73	0
SONAS	SB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.71	0.00	0
SONAS	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
SONAS	Soya	FE	597660	409883	1740736	29496	29496	262.5	0.68	38.57	12039
SONAS	Soya	FC	631311	432961	1838746	30383	30383	277.3	0.86	49.50	12401
SONOL	WO	FE	865697	591751	2964179	37923	37923	188.6	0.15	15.00	27506
SONOL	WB	FE	185365	126707	634695	8120	8120	40.4	0.69	7.50	5890
SONOL	Soya	FE	563266	385023	1928646	29094	29094	122.7	0.88	24.29	21103
SONOL	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
STAAN	WW	FE	22595	36685	148	262	262	6.6	0.06	0.00	43
STAAN	WM	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.02	0.00	0
STEME	WW	FE	60050	1555	92671	1974	1974	366.0	0.54	0.00	2803
STEME	WW	FC	288432	7467	445117	9952	9952	1758.2	0.81	6.67	14128
STEME	WO	FE	301668	7810	465544	11408	11408	1838.8	0.32	2.31	16196
STEME	WM	FE	88791	2299	137025	3422	3422	541.2	0.51	0.00	4857
STEME	WB	FE	79795	2066	123143	2629	2629	486.4	0.82	8.00	3733
STEME	SB	FE	282959	7326	436671	9763	9763	1724.8	0.82	10.00	13860
STEME	SB	FC	10210	264	15757	352	352	62.2	0.82	0.00	500
SXFTR	WW	FE	176	181	154	47	47	1.5	0.01	0.00	144
TAROF	WW	FE	26877	9884	70406	2321	2321	8.7	0.05	0.00	289
TAROF	WW	FC	47791	17575	125192	2505	2505	15.4	0.01	0.00	312
TAROF	WO	FE	164560	60518	431076	11376	11376	53.0	0.02	0.00	1418
TAROF	WO	FC	314920	115813	824951	19082	19082	101.4	0.02	0.00	2378
TAROF	WM	FE	153220	56347	401368	8627	8627	49.3	0.03	0.00	1075
TAROF	WM	FC	53788	19781	140900	3120	3120	17.3	0.04	0.00	389
TAROF	WB	FE	153284	56370	401535	9915	9915	49.4	0.06	0.00	1236
TAROF	WB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.01	0.00	0
TAROF	SB	FE	175141	64409	458792	17439	17439	56.4	0.06	0.00	2173
TAROF	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.06	0.00	0
TAROF	Soya	FE	33659	12378	88172	11255	11255	10.8	0.05	7.50	1402
TAROF	Soya	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.05	10.00	0
THLAR	WO	FE	573943	434864	1053754	478737	478737	4561.4	0.11	1.25	88830
THLAR	WB	FE	23623	17899	43372	13256	13256	187.7	0.22	0.00	2460
THLPE	WO	FE	53303	40386	97863	29278	29278	423.6	0.03	0.00	2206
THLPE	WM	FE	80868	61272	148473	50881	50881	642.7	0.04	0.00	3834
TOISPP	WW	FE	14698	228	56391	26521	26521	53.6	0.72	9.21	3453
TOISPP	WW	FC	2988	46	11463	5301	5301	10.9	0.52	0.00	690
TOISPP	WO	FE	73925	1146	283629	130847	130847	269.8	0.17	0.00	17037
TOISPP	WM	FE	47538	737	182389	89751	89751	173.5	0.27	0.00	11686
TOISPP	WM	FC	72604	1125	278558	128508	128508	265.0	0.27	0.00	16733
TOISPP	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
TOISPP	Soya	FE	23439	363	89928	0	0	85.5	0.12	85.00	0
TRFCA	Soya	FC	63462	104043	349	683	683	0.0	0.03	35.00	335
TRFPR	WW	FE	12855	12937430	12855	2477	2477	0.0	0.36	2.63	214
TRFPR	WW	FC	2613	2629822	2613	495	495	0.0	0.26	0.00	43
TRFPR	WO	FC	55213	55566598	55213	10436	10436	0.0	0.14	0.00	903
TRFPR	WM	FE	41577	41844015	41577	8382	8382	0.0	0.22	0.00	725
TRFPR	WM	FC	63500	63907224	63500	12002	12002	0.0	0.22	0.00	1038
TRFPR	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
TRFPR	SB	FE	32814	33024368	32814	9096	9096	0.0	0.40	3.33	787

Weed species	Crop	Location	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
TRFPR	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.40	10.00	0
TRFRE	WW	FE	30170	50821	195	1784	1784	0.0	0.46	0.00	1254
TRFRE	WO	FE	140977	237473	912	7658	7658	0.0	0.14	0.00	5380
TRFRE	WO	FC	122402	206184	792	6530	6530	0.0	0.14	0.00	4588
TRFRE	WM	FE	130812	220351	846	7051	7051	0.0	0.23	0.00	4954
TRFRE	WM	FC	15300	25773	99	6930	6930	0.0	0.23	0.00	4869
TRFRE	WB	FE	19719	33216	128	1014	1014	0.0	0.50	0.00	712
TROSP	WW	FE	121252	83063	407717	4408	3300	53.0	0.20	53.18	34
TUSFA	WW	FE	17825	7557	41519	984	984	14.9	0.07	0.00	455
URTDI	WW	FE	5326	2281	31941	21609	21609	0.0	0.97	15.00	11638
URTDI	WO	FE	1626	697	9753	5700	5700	0.0	0.14	15.00	3070
URTDI	WM	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.23	15.00	0
URTDI	WB	FE	0	0	0	0	0	0.0	0.99	15.00	0
VEBOF	WM	FE	16352	48249	305	0	0	44.8	0.01	4.50	0
VEBOF	WB	FE	90877	268141	1694	0	0	249.2	0.08	8.31	0
VERAR	WW	FE	70408	70408	46972	1780	1780	173.9	0.15	0.00	3661
VERAR	WW	FC	1089	1089	726	53	53	2.7	0.04	0.00	108
VERAR	WO	FE	150999	150999	100738	3994	3994	373.0	0.06	0.00	8213
VERAR	WO	FC	59389	59389	39621	1433	1433	146.7	0.03	0.00	2947
VERAR	WM	FE	202819	202819	135309	4895	4895	501.0	0.10	0.00	10064
VERAR	WB	FE	59490	59490	39688	1637	1637	146.9	0.16	0.00	3367
VERAR	WB	FC	12010	12010	8012	401	401	29.7	0.16	0.00	825
VERAR	SB	FE	18973	18973	12657	512	512	46.9	0.16	0.00	1053
VERHE	WW	FE	177415	177415	138087	29028	25710	475.6	0.29	0.00	1493
VERHE	WW	FC	135310	135310	105315	18881	16723	362.7	0.18	0.00	971
VERHE	WO	FE	458365	458365	356756	67819	60068	1228.8	0.13	0.00	3489
VERHE	WO	FC	128370	128370	99913	20804	18427	344.1	0.13	0.00	1070
VERHE	WM	FE	171161	171161	133219	28105	24893	458.9	0.22	0.00	1446
VERHE	WM	FC	128370	128370	99913	20804	18427	344.1	0.22	0.00	1070
VERHE	WB	FE	125162	125162	97417	18331	16236	335.5	0.32	0.00	943
VERHE	WB	FC	63238	63238	49220	7423	6574	169.5	0.29	0.00	382
VERHE	SB	FE	193035	193035	150244	27027	23938	517.5	0.28	0.00	1391
VERHE	SB	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
VERPE	WW	FE	160370	521402	109977	13652	13652	527.6	0.48	0.00	3130
VERPE	WW	FC	2808	9131	1926	432	432	9.2	0.13	0.00	99
VERPE	WO	FE	389480	1266294	267093	32815	32815	1281.4	0.20	0.00	7525
VERPE	WO	FC	153185	498042	105049	11775	11775	504.0	0.10	0.00	2700
VERPE	WM	FE	491528	1598078	337074	40520	40520	1617.2	0.32	0.00	9291
VERPE	WM	FC	547570	1780284	375506	43641	43641	1801.6	0.27	0.00	10007
VERPE	WB	FE	159253	517772	109211	12870	12870	524.0	0.48	0.00	2951
VERPE	WB	FC	21446	69726	14707	1648	1648	70.6	0.26	0.00	378
VERPE	SB	FE	48937	159107	33560	4209	4209	161.0	0.52	0.00	965
VERPE	SB	FC	13182	42859	9040	1013	1013	43.4	0.52	0.00	232
VERPE	Soya	FE	130000	422663	89150	12672	12672	427.7	0.44	11.46	2906
VERPE	Soya	FC	130000	422663	89150	12672	12672	427.7	0.44	11.46	2906
VERPO	WW	FE	16642	20256	10952	2530	2530	39.8	0.17	0.00	2005
VERPO	WW	FC	257	313	169	75	75	0.6	0.04	0.00	59
VERPO	WO	FE	35691	43441	23488	5676	5676	85.4	0.07	0.00	4499
VERPO	WO	FC	14037	17086	9238	2037	2037	33.6	0.03	0.00	1614
VERPO	WM	FE	47939	58349	31549	6955	6955	114.7	0.11	0.00	5513
VERPO	WM	FC	50178	61073	33022	2265	2265	120.0	0.09	0.00	1795
VERPO	WB	FE	14061	17115	9254	2327	2327	33.6	0.17	0.00	1844
VERPO	WB	FC	2839	3455	1868	570	570	6.8	0.17	0.00	452
VERPO	SB	FE	4484	5458	2951	728	728	10.7	0.17	0.00	577
VICSA	WW	FE	807362	1964419	1756	6468	277	1422.7	0.35	39.00	168
VICSA	WW	FC	8874	21593	19	27	1	23.8	0.03	0.00	1
VICSA	WO	FE	3368792	8196721	7327	41539	1780	3436.8	0.20	65.00	1078
VICSA	WO	FC	2738358	6662792	5956	33765	1447	3140.6	0.20	0.00	876
VICSA	WM	FE	2062100	5017367	4485	27122	1162	1806.8	0.32	0.00	704
VICSA	WB	FE	1732745	4216001	3769	22016	944	1830.3	0.46	3.25	571
VIOSS	WW	FE	11335	247	247	5122	5122	21.8	0.29	0.00	888
VIOSS	WW	FC	1407	31	31	930	930	2.7	0.06	0.00	161
VIOSS	WO	FE	30992	675	675	17072	17072	59.6	0.17	0.00	2960
VIOSS	WO	FC	55123	1200	1200	31301	31301	105.9	0.17	0.00	5427
VIOSS	WM	FE	37193	810	810	20766	20766	71.5	0.28	0.00	3600
VIOSS	WM	FC	37159	809	809	23489	23489	71.4	0.28	0.00	4073
VIOSS	WB	FE	12871	280	280	2470	2470	24.7	0.37	0.00	428
VIOSS	WB	FC	4127	90	90	0	0	7.9	0.24	0.00	0
VIOSS	SB	FE	18921	412	412	10814	10814	36.4	0.36	0.00	1875
VIOSS	SB	FC	2191	48	48	0	0	4.2	0.20	0.00	0
VIOSS	Soya	FE	26543	578	578	13321	13321	51.0	0.04	11.67	2310
VIOSS	Soya	FC	11239	245	245	7103	7103	21.6	0.04	13.16	1232
VLLSS	WW	FE	7364	7364	15582	1286	1286	36.1	0.42	0.56	61
VLLSS	WW	FC	0	0	0	0	0	0.0	0.00	0.00	0
VLLSS	WO	FE	3957	3957	8371	679	679	19.4	0.21	0.00	32
VLLSS	WO	FC	12376	12376	26186	2468	2468	60.6	0.21	0.00	117
VLLSS	WM	FE	29096	29096	61563	5723	5723	142.4	0.31	1.50	272
VLLSS	WB	FE	10007	10007	21173	1478	1478	49.0	0.49	16.25	70
VLLSS	WB	FC	180	180	380	0	0	0.9	0.17	3.85	0

Annexe 6 : Advances in understanding the contribution of weeds to the functioning of agroecosystems. (Petit et al. submitted).

Page 1 of 20

Advances in integrated weed management (ed. Professor Per Kudsk)

Advances in understanding the contribution of weeds to the functioning of agroecosystems

*Sandrine Petit, Séverin Yvoz, Alexandre Ploteau, Camille Zuccolo, Stéphane Cordeau***Agroécologie, AgroSup Dijon, INRAE, Univ. Bourgogne, Univ. Bourgogne Franche-Comté, F-21000 Dijon, France.**

Abstract:

Reduction in herbicide use will trigger changes in weed communities. Improving our capacity to identify farming management options that will lead to weed communities offering interesting trade-offs of functions is thus timely. Functional approaches are offering a robust framework to quantify and understand the underlying mechanisms that link farming management to weed functions. Here, we review recent advances in our understanding of the role of weed diversity, of key weed functional traits and of their intraspecific variability in the functioning of the agroecosystem. We also present recent progresses in the emerging field of weed multifunctionality assessment. While the scarce data available supports that some weed communities can deliver several beneficial functions without causing much crop yield loss, the challenge for the future will be to demonstrate that there are interesting weed functions trade-offs that can be achieved over a wide range of agronomic and weeds contexts, that are cost-effective and credible for farmers to adopt.

1. Introduction

Weeds are an essential component of the agroecosystem. They are one of the main biotic factors limiting crop productivity (Oerke, 2006) as they compete with the crop for available sunlight, water and nutrients (Bastiaans et al., 2000). Their primary producer status also places them at the basis of the agroecosystem food web (Pocock et al., 2012). The vast array of interactions weeds have with diverse biotic components found in cultivated fields can modulate ecological processes occurring in the above- and belowground parts of the agroecosystem (Marshall, 2003; Petit et al., 2011). As such, weeds are part of the functional biodiversity, defined as the biotic components that stimulate the ecological processes driving the agroecosystem and that provide the ecosystem services (Blaix et al., 2018).

Research describing the functional role of plants in driving ecological processes is well developed in many ecosystems (e.g. grasslands, see Manning et al., 2015) but it is relatively recent in arable ecosystems where the focus has mostly been on processes underpinning food production (Moonen and Barberi, 2008 ; Martin and Isaac, 2015). However, over the two last decade, a number of studies have attempted to quantify the contribution of individual weed species and weed communities to a wide range of processes. One of the rationale was to assess the potential ecological consequences of the general decline in weed diversity observed in many parts of the world (Storkey and Neve, 2018). Another objective was to enhance our capacity to identify farming management that can ensure crop productivity, enhance weed biodiversity and associated ecological processes while being economically sustainable (Petit et al., 2015; Adeux et al., 2019a).

Weeds are primarily considered as pests (e.g. Shennan, 2008) and the outcome of weed-crop competition has been the topic of numerous studies and syntheses (Oerke, 2006). Crop yield losses due to weeds are highly variable and affected by (i) the characteristics of the crop and of the species composing the weed community (Adeux et al., 2019b), (ii) the environmental conditions and crop management (Milberg and Hallgren, 2004) and (iii) the methodological approach implemented to relate weeds to crop yield (Colbach et al., 2020). The contribution of weeds to other agroecosystem services has been paid much less attention, although their role as trophic resource providers has been highlighted early on (Palmer and Maurer, 1997; Norris and Kogan, 2000; Marshall et al., 2003). In a recent review, Blaix et al. (2018) identified 129 studies describing weed contribution to ecological processes underpinning regulation services. Weeds were found to contribute to nutrient cycling and were shown to improve soil physical properties. The review highlighted knowledge gaps concerning the benefits of weeds for crop pollination and natural pest control. In the latter case, many studies only provided evidence that the presence of weeds increases the abundance or diversity of natural pest enemies, with no quantification of their positive feedback on crop yield.

Several key issues need to be addressed in order to improve our ability to predict the potential services and disservices provided by weeds and to identify farming management options that could reconcile crop productivity and the provision of regulation services. We need to better understand the role of weed diversity in the functioning of the agroecosystem. Some advances are also required in the development of functional approaches, i.e. identifying key functional traits and accounting for their intraspecific variability. There is also an urgent need to implement

functional approaches that linking farming management to weed traits and to the multiple functions provided by weeds.

2. How the key issues are addressed

2.1 The role of weed diversity

Agricultural intensification, including increased use of tillage, fertilisers and herbicides, on top of the simplification of crop rotations, has led to a widespread decline of weed diversity in many parts of the world over the last decades (e.g. Sutcliffe and Kay; Fried et al., 2009; Cirujeda et al., 2011). Although field edges (Figure 1) still harbour higher weed diversity than field interiors (e.g. Fried et al., 2009), this loss of weed diversity is a concern, because it threatens the delivery of multiple functions and services in agroecosystems. The consequences of weed decline on higher trophic levels are quite easy to grasp. For example, at the UK scale, the decline in population of farmland birds were partly explained by a reduction in the frequency and cover of bird food plants in arable fields (Smart et al., 2000). Similarly, the national scale decline in bumblebee forage plants over the last decades was identified as the likely principal cause of declines in bumblebee species across the UK (Carvell et al., 2006).

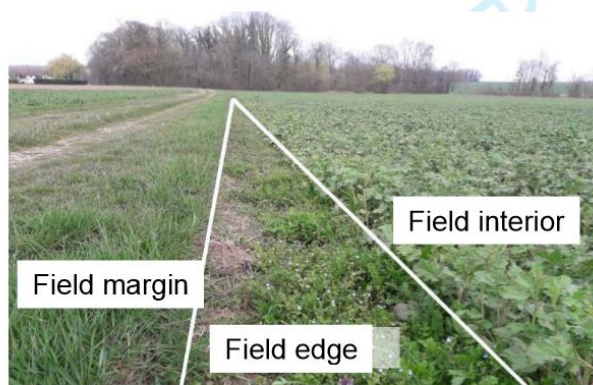


Figure 1: Field edges and field interiors harbour different weed communities.

It is also increasingly suggested that in-field weed diversity could alleviate weed:crop competition, notably because it could prevent weed community to be dominated by a few highly competitive, and /or herbicide-resistant weeds (Storkey and Neve, 2018). The idea that a diverse weed community will be less competitive is supported by several studies (Poggio and

Ghera, 2011; Cierjack et al., 2016). More recently, through a detailed analysis of the effect of weed communities on several components of crop yield in a multi-year and multi-site field experiment, Adeux et al. (2019b) demonstrated that high levels of weed diversity were always associated with low weed biomass and reduced interference with the crop. The authors observed a positive relationship between the evenness of weed communities and crop productivity at all the critical crop stages, i.e. stem elongation, heading, grain filling and maturity (Figure 2). Besides the effect of weed diversity/evenness, the composition of weed communities was also a main factor explaining variations in the degree of interference with the crop, with higher yield losses when competitive trait values were high at the community level.

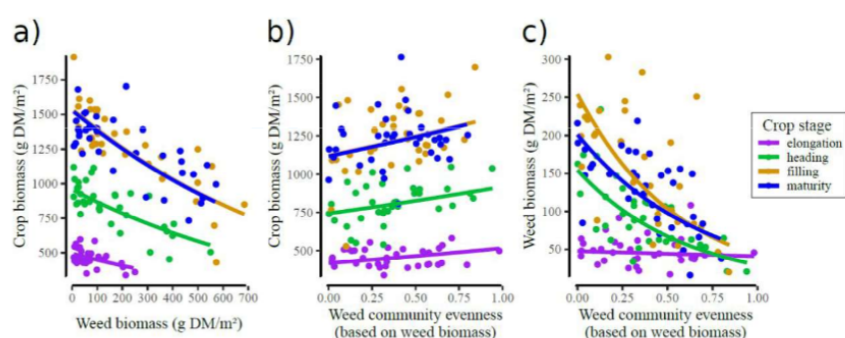


Figure 2 : Relationships between (A) weed and crop dry biomass (B) weed community evenness (calculated from biomass data and crop biomass) and (C) weed community evenness (calculated from biomass data) and weed biomass at four crop stages in un-weeded winter cereals (After Adeux et al, 2019b).

2.2 Adopting weed functional approaches

Approaches based on functional traits have allowed a shift in perspective that better reflects the ecological processes that drive weed communities. Similarly, functional trait diversity, rather than the diversity of species per se, is the dimension of biodiversity most directly related to ecosystem functioning. Relevant functional traits can inform our understanding of plant responses to environmental and management factors (response traits). They can also have an effect on ecosystem processes underlying ecosystem service delivery (effect traits). Trait-based approaches have been widely applied in semi-natural ecosystems yet their application to agriculture could help better identify the mechanisms underlying the role of agrobiodiversity in providing services. In agricultural systems, research on effect traits has initially focused on grasslands (e.g. see Manning et al. 2015). Lately, much effort has been devoted to arable systems and the identification of weed traits that are key for processes underlying the provision of agroecosystem services (Navas, 2012; Gaba et al., 2017; Cordeau et al., 2017). In parallel, weed mean trait values have become increasingly accessible in databases such as TRY (Küttge et al., 2011), LEDA Traitbase (Kleyer et al., 2008) or Bioflor (Klotz et al., 2002).

Functional approaches accounting for the pattern of weed productivity and weed competitive ability and the resulting impact on crop yield have been the focus of several studies (Storkey, 2006; Adeux et al., 2019b). A low competitive ability with the crop, a limited seed production capacity and short seed longevity are key factors, which when they are combined ensure a suitable weed management over the long-run in cropped fields (Table 1). Functional traits underlying the competitive ability of crops and weeds are several (Gunton et al., 2011), as they relate to different processes, e.g. seed size, early growth rate, soil resource uptake, light interception. A comprehensive review can be found in Gaba et al. (2017).

Weed functional effect traits can also help elucidate the complex interactions between weeds and other trophic levels that underly the delivery of services such as pollination or natural pest control (Table 1).

Here, analyses of large datasets composed of animal and plant records closely matched in time and space can provide valuable insights. For example, Brooks et al. (2012) established robust links between the functional traits of weeds and those of seed-eating carabids taxa and their trophic interactions. Autumn-germinating and small-seeded weeds were associated with small and spring-breeding carabids more specialised in seed feeding, whereas spring-germinating and large-seeded weeds were associated with a range of large autumn-breeding omnivorous carabids. Using a comparable approach, Storkey et al. (2013) modelled the variations in the abundance of phytophagous invertebrate groups using key functional traits of the co-occurring weed species. They found that more ruderal communities supported proportionally more invertebrates. Similarly, farmland bird adults, complementing their diet with seeds in autumn and winter when arthropods become scarce, express preferences for some weed species based on seed traits such as seed size but also seed energy content (Gibbons et al., 2006), lipid content (Greig-Smith and Wilson, 1985) or protein content (Valera et al., 2005).

Alternatively, the identification of relevant functional effect traits can be derived from in-depth knowledge of the ecological process at play. Gardarin et al. (2018) provide a comprehensive review of the contribution of a trait-based approach to understanding plant–arthropod interactions and improving the service of natural pest control. They highlight the importance of some key interaction traits related to resource provision. For example, the longevity of parasitoids and thus their efficiency as biocontrol agent can be enhanced by plant floral nectar in the field (Heimpel and Jervis, 2005). This resource must be abundant, accessible (matching of nectar depth in the corolla to the size of arthropod mouthparts) and available for long periods throughout the year to increase the growth rates of specialists during pest outbreaks (Welch and Harwood, 2014). Similarly, Petit and Bohan (2017) provide a detailed description of factors and weed species characteristics that affect weed seed predation by carabids, which are important biocontrol agents in arable fields. Carabid preferences are linked to the seed lipid content (Gaba et al., 2019), morphology and coat thickness (Lundgren and Rosentrater, 2007). Seed size can also be a limiting factor, e.g. a seed is rarely consumed by carabids if it is heavier than 3 mg (Petit et al., 2014). The plant traits that affect their interaction with pollinators are quite similar to those affecting other guilds of arthropods using floral resources, namely traits affecting flower attractivity (flower colour (Backhaus, 1992), the UV reflectance, the flower symmetry and the flower size). The form and the size of the corolla determines its accessibility. The quantity and the quality of the floral rewards in terms of pollen (Hass et al., 2019) and/or nectar (Pamminger et al., 2019) are also important factors.

Such knowledge is highly valuable to assess the contribution of individual species and weed communities to different services. For example, Mézière et al. (2015) developed an indicator estimating the contribution of weed communities to the maintenance of generalist insect predators that was based on traits (i.e. seed size and seed lipid content of individual weed species, Table 1) and used outputs of the FlorSys model, namely the amount of seeds produced per plant, weighted by the relative abundance within the community. Following a similar approach, Ricou et al. (2014) estimated the value of individual weed species for different types of pollinators using available knowledge describing the characteristics of flowers affecting their attractivity but also the quantity and quality of resources available and their accessibility to pollinators (Table 1).

Table 1: Examples of weed functional effect traits related to certain organ (column) that are relevant to assess the contribution of weeds to (dis)services (row), i.e. crop production (yield loss), pollination (resource provision to pollinators) and pest control (resource provision to natural enemies such as parasitoids and seed-eating birds).

		Plant organ		
		Stem and leaves	Flowers	Seed
Ecosystem service	Crop production	Relative growth rate Specific Leaf Area Nitrophily Height		Size Quantity Longevity
	Pollination		Colour UV reflectance Size and symetry Corolla form and size Nectar: quantity, sugar type(s) Pollen: quantity, protein content	
	Natural Pest control	Extra-floral nectar	Colour Type of inflorescence Corolla depth Nectar: quantity, sugar type(s)	Size Lipid content Energy content

2.3 Accounting for intraspecific variation in traits values

Trait values available in databases are mostly mean trait values, i.e. available trait values are averaged over multiple populations and/or over a wide range of habitats, with a sampling effort that is not necessarily representative of dominant land uses. Traits values can however strongly vary according to the growing conditions of individual plants and these variations can have important implications for the outcome of ecological interactions (Bolnick et al., 2011). Because they often collate data derived from a large numbers of studies, it is sometimes possible to broadly assess intraspecific trait variability in existing databases, although the factors that might explain it are not apparent. For example, Kazakou et al. (2014) found that, for most traits, inter-specific variability was higher than intra-specific variability, and species ranking was conserved across different data sets and spatial scales. However, they also

detected important differential responses in terms of intraspecific trait variability, depending on the trait examined: SLA, LDMC, seed mass, seed N concentration and onset of flowering were rather stable, whereas leaf chemical traits and reproductive plant height were more flexible traits.

A number of empirical studies have highlighted the impact of the growing environment on weed traits that are key to the provision of ecological functions. For example, Wulff et al. (1999) demonstrated that the seed germination rate of *Chenopodium album* varied significantly in response to the maternal and the grand-maternal nutrient environment. The growing environment will thus impact the potential harmfulness of this weed to the crop (as an early germination date means rapid growth and thus a better ability to compete with the crop at a later stage) but also the period over which non-germinated seeds remain available to seed predators. Specific leaf area (SLA) which is marker of plant resource use strategy was also shown to differ between plants located in field edges and those located in field interiors for common weed species such as *Fallopia convolvulus*, *Veronica hederifolia*, *Veronica persica* and *Viola arvensis* (Perronne et al., 2014). This high intraspecific variability in SLA values was also demonstrated to be responding to the crop type, possibly due to differences in crop canopy closure, SLA being sensitive to this factor (Borgy et al., 2016).

The impact of weed plant growing conditions on weed functions, and notably on their capacity to provide floral and seed resources to other organisms was recently examined (Yvoz et al., 2020a). The authors conducted a large-scale weed traits survey to estimate the intraspecific variation in floral and seed provision for 30 weed species, in response to within-field location (crop edge vs. field interior) and the crop grown in the field (6 crop types). They found that the flowering and fruiting success of most species were higher in field edges than in field interiors; they were also lower in cereal crops than in other crops, as was the amount of flowers produced (Figure 3). More, they show that weeds flowered and fruited earlier and the flowering period was longer in field edges than in field interiors. This study thus demonstrates that within individual weed species, plants growing in crop edges potentially contribute more to pest control and pollination services than their field interior counterpart.

These examples thus illustrate that the relation between traits and ecological functions are context dependent and will vary with management practices. Linking farming management to weed (dis)services through functional approaches thus requires integrating intraspecific variations in traits values. Many authors thus recommend using trait values derived from measures conducted under conditions that are consistent with the research context rather than using mean trait values extracted from global databases (Lavorel and Garnier, 2002; Cornelissen et al., 2003). This situation calls for conducting ambitious campaigns of field measurement of trait values under contrasting conditions (Kazakou et al., 2014; Wood et al., 2015).

8

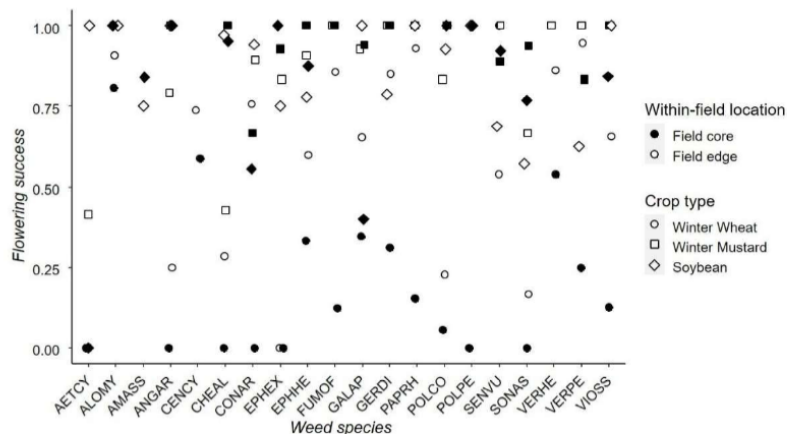


Figure 3: Flowering success of 20 weed species in different combinations of crop type and within-field location. (After Yvoz et al., 2020a)

2.4 Implementing the response-effect model

Functional traits respond to environmental and management factors (response traits) and affect ecosystem processes underlying ecosystem service delivery (effect traits). Trait-based approaches thus provide a robust framework for evaluating and predicting the impact of farming management on services provided by weeds through the original 'response-effect model', trait linkages of plants. Such linkages are built on the overlap or correlations between the 'response traits' that determine how the functional diversity of a community responds to an environmental factor and 'effect traits' that determine service delivery. Such extension of the response-effect model to capture indirect effects of environmental change on ecosystem services has been developed in grasslands (Lavorel et al., 2013). This framework could further be used to develop particular trait-based management strategies that can be implemented in farming systems to increase multiple ecosystem services as well as to manage trade-offs among ecosystem services in agriculture (Wood et al., 2015). This response-effect framework has been tested and successfully applied in grasslands to understand how the different intensity levels of land-use impact ecosystem services through the changes in vegetation (Gross et al., 2008; Minden and Kleyer, 2011). In cultivated systems, Kazakou et al. (2016) developed and tested such a model to assess how soil management practices in vineyards impacted the functional characteristics of weed communities, and how in turn weeds affected grapevine production. Although there was a high variability in the studied sites, their results suggest that intensive management practices, such as tillage, filter for weed species traits favouring high growth rates, rapid nutrient mobilization, rapid decomposition and mineralization. As a consequence, resource availability in the vineyard was high and vineyard yield increased.

Further application of the framework to weeds appears promising. There is a substantial overlap between competitive traits that can be considered both as effect and response traits

(Andrews et al., 2015). Regarding weed interactions with other taxa, Storkey et al. (2013) demonstrated a strong overlap between the weed traits that respond to disturbance and those that affect the abundance of phytophagous invertebrates and the diet of farmland birds. They show that species with high Specific Leaf Area, a classic plant response trait to habitat disturbance, harbored a higher diversity of invertebrates. In another study, Mézière et al. (2015) used a trait-based approach to model the dynamic of weed communities in response to contrasting cropping systems and to predict the impact of the simulated weed communities on a set of weed (dis)services. In this modelling study, trait overlap included for example seed lipid content which affected both the response of weeds to cropping systems (rate/speed of weed germination) and the value of weed species for insects.

2.5 Towards assessments of weed multifunctionality

Because it is now better established that weeds can potentially contribute to a large number of ecological functions (Blaix et al., 2018), some studies have attempted to quantify multiple services delivered by weed communities. The added value of such approaches is the capacity to analyse potential synergies or antagonisms between services, but also to identify weed communities that would deliver interesting trade-offs between services. Such studies remain however scarce to date. We present here published results as well as a case study.

Gaba et al. (2020) conducted in-field measurements of several indicators for three functions (pollination, pest control and soil fertility) over more than 180 fields and analysed how these functions were related to observed weed communities. They found that weed abundance and/or weed richness were strongly correlated to individual functions and therefore that weed diversity was a strong contributor of ecosystem multifunctionality. Although the number of fields sampled was impressive, this approach remains correlative and the causality between weed communities and the diverse functions estimated remains to be tested.

Mézière et al. (2015) adopted quite a different approach which aimed at identifying farming management strategies that would deliver interesting trade-offs between weed harmfulness to crops and positive contribution of weeds to pest control and pollination. They simulated contrasting farming management using the FlorSys model and derived the 'functions' from the resulting weed communities using indicators. Despite a general tendency of antagonism between biodiversity and production, some simulated weed communities provided substantial biodiversity services and caused no negative impacts on crop production.

3. Case study: linking farming management to weed services

The identification of farming management strategies that would deliver a weed flora minimizing disservices and would bring added-value in terms of biodiversity and services that are key in agriculture has been one of the topic of the H2020 IWMPRAISE project. The analysis was conducted at the scale of a small territory in the arable region south of Dijon, Burgundy, France. It was built upon a long-term dataset describing the management practices, annually since 2004, of 22 farmers in 68 fields and where INRAE has been recording the associated weed flora for six consecutive years (2008-2013).

The analysis was developed according to a general framework that describes the links between long-term agricultural management implemented by each farmer on his fields, the resulting weed flora and associated (dis)services that weeds are expected to contribute to (Figure 4). One assumption is that the weed flora in the interior of arable fields will differ from the weed flora present in the field edge (i) in their response to agricultural management and (ii) in their contribution to the provision of (dis)services. The implementation of the framework involved four successive steps, described below.

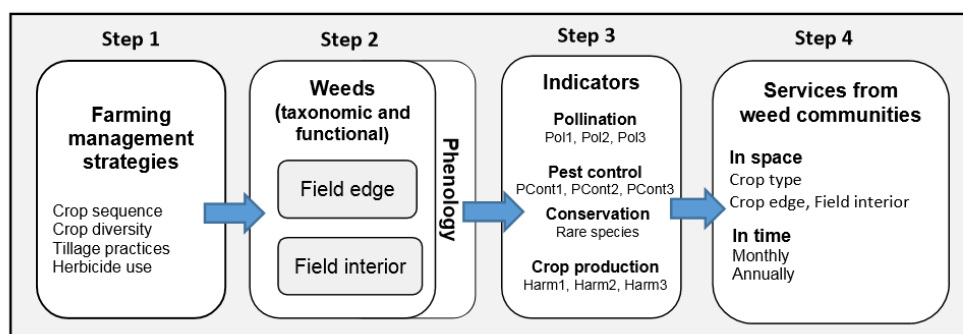


Figure 4: Framework linking farming strategies to weed services into four consecutive steps.

Step 1: Identifying farming management strategies

The first step of the framework implementation consisted in translating the detailed information on agricultural operations collected by farmers' interviews over the last 15 years within each field of the study area into farming strategies. Some indicators of farming intensity (e.g. treatment frequency index) were converted into ratios that translated the value of the practice for a specific field compared to the mean value of all the fields cultivated with the same crop in the same year. Based on 14 indicators, eight contrasted farming strategies were identified within the study area. These strategies differed at first in terms of crop diversity within the crop sequence and then in terms of tillage and herbicide regime (for a full report, see Yvoz et al., 2020b).

Step 2: Quantifying the effect of farming strategies on the weed flora

Overall, 155 weed taxa were identified in the study area during the 2008-2013 period and among those, 46 taxa were only found in crop edges, supporting the idea that these habitats provide refuge for weed species in intensive agricultural landscapes (Fried et al., 2009). Mean annual weed species richness was significantly higher in field edges than in field interiors, regardless of the crop type. The taxonomic and functional weed composition in field cores and in field edges were clearly different. Field edges harboured species with ecological strategies associated with field cores, such as ruderal (i.e. short life cycle, with rapid growth in habitat with high level of nutrient and low level of light, producing a lot of small seeds) and competitor (low SLA and LDMC, but high Seed.mass, Height, Ellenberg.N and Ellenberg.L values). However, field edges also harboured species with a conservative strategy (slow growth rate with persistent leaves) which could be explained by a spillover from the close boundary. The number of species within each strategy was consistently higher in the field edges, suggesting

the refugia role of crop edges for field core species. Crop management impacted field edge communities, though to a lesser extent, than field core communities whereas the functional difference between the two habitats was less marked when crop management intensity was lower.

Step 3: Developing service indicators for weed species in different growing conditions

Six indicators of ecosystem services were developed that accounted for the contribution of weeds to the maintenance of pollinators (Pol1 for bees, Pol2 for bumblebees, Pol3 for hoverflies) and to the maintenance of pest natural enemies (PCont1 for birds, PCont2 for carabids, PCont3 for parasitoids). Three additional indicators of ecosystem disservices accounted for weed harmfulness (Harm1 for competition to crop, Harm2 for harvesting problems, Harm3 for soil seedbank built up).

The contribution of each weed species to different (di)services depended on their functional characteristics (functional effect traits) and as well as on their success and phenology which varied according to the growing conditions of each plant. Such response to growing conditions was measured in the study area for 30 weed species (see section 4 and Yvoz et al., 2020a). In order to be able to extrapolate to the 155 species observed on the area, the phenology and the flower and seed productions of missing species were imputed by using the closest species, through a clustering methodology using functional traits.

The computation of these nine indicators revealed that some species in some growing conditions were interesting contributors to pollination and pest control but did not cause much harm to the crop (Table 2). Among those *Cyanus segetum* offered an interesting bundle of services in many crop types, although there was a risk of seed bank built up in oilseed rape. Several species of the *Geranium* genus were also among the top contributors.

Table 2: Ranking of the twenty combinations of weed species x growing conditions that provide the most interesting combinations of services (i.e. high services and low disservices). For each service, values represent the relative contribution, ranging from 0 (best) to 1 (worst). WO: winter oilseed rape, WM: winter mustard, WB: winter barley, WW: winter wheat, SB: spring barley

Species	Growing conditions	Pol1	Pol2	Pol3	PCont1	PCont2	PCont3	Harm1	Harm2	Harm3
<i>Cyanus segetum</i>	S (edge)	0.018	0.019	0.075	0.660	0.660	0.073	0.284	0.001	0.001
<i>Geranium columbinum</i>	WO(core)	0.108	0.127	0.127	0.080	0.089	0.046	0.403	0.001	0.596
<i>Erodium cicutarium</i>	WO (edge)	0.086	0.107	0.091	0.142	0.130	0.024	0.395	0.001	0.671
<i>Kickxia spuria</i>	WM(edge)	0.219	0.105	0.578	0.660	0.660	0.315	0.132	0.001	0.001
<i>Geranium dissectum</i>	WO (core)	0.081	0.102	0.438	0.044	0.046	0.023	0.329	0.001	0.718
<i>Erodium cicutarium</i>	WM(edge)	0.064	0.082	0.062	0.086	0.082	0.016	0.482	0.001	0.740
<i>Geranium rotundifolium</i>	WO (core)	0.130	0.150	0.152	0.099	0.096	0.044	0.430	0.001	0.669
<i>Taraxacum officinale</i>	WO(core)	0.103	0.177	0.051	0.239	0.224	0.299	0.162	0.001	0.741
<i>Veronica hederifolia</i>	WO(edge)	0.075	0.081	0.104	0.091	0.101	0.058	0.431	0.001	0.782
<i>Echium vulgare</i>	SB (edge)	0.034	0.025	0.443	0.077	0.083	0.120	0.435	0.001	0.644
<i>Erodium cicutarium</i>	SB (edge)	0.143	0.161	0.161	0.236	0.222	0.068	0.406	0.001	0.574
<i>Cyanus segetum</i>	WO (core)	0.005	0.008	0.033	0.009	0.008	0.005	0.557	0.001	0.912
<i>Cyanus segetum</i>	WO(edge)	0.003	0.005	0.030	0.005	0.003	0.002	0.557	0.001	0.923
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	WM(edge)	0.248	0.243	0.183	0.115	0.109	0.097	0.230	0.001	0.793
<i>Kickxia spuria</i>	WO (core)	0.310	0.162	0.654	0.660	0.660	0.398	0.102	0.001	0.001
<i>Chaenorhinum minus</i>	WM(edge)	0.343	0.274	0.381	0.660	0.660	0.460	0.148	0.001	0.001
<i>Thlaspi perfoliatum</i>	WO (edge)	0.298	0.286	0.229	0.171	0.161	0.130	0.185	0.001	0.734
<i>Potentilla reptans</i>	WW(edge)	0.257	0.603	0.173	0.660	0.660	0.159	0.314	0.001	0.001
<i>Taraxacum officinale</i>	WO (edge)	0.161	0.245	0.084	0.302	0.293	0.369	0.168	0.001	0.677
<i>Potentilla reptans</i>	WB (edge)	0.254	0.602	0.169	0.660	0.660	0.155	0.347	0.001	0.001

Step 4: Assessing the contribution of weed communities to multiple services

The contribution of each weed species in each growing condition was used to estimate the nine indicators for the weed communities that were recorded in the study area between 2008 and 2013. Weed community contribution to services was the sum of contributions of individual species weighted by their abundance in the community. Indicators related to Pest Control and Pollination could be estimated several times over the crop growing season, by using data collected every two weeks during the phenological survey (Yvoz et al., 2020a). Indicators for weed harmfulness to the crop were evaluated yearly.

The dynamics of the indicators of Pest control and Pollination during the course of the crop growing season in the field edge and the field core is presented Figure 5. As could be expected, the contribution of weeds occurred later in the season in spring barley and in soya than in winter crops. The important finding here is more the estimated differences in the timing of the contribution of weeds of field edges and of field interiors within the same crop type. In many instances, field edge weed communities significantly increased the duration of the contribution to services, either by contributing for a longer period (PCont1 in winter mustard, Pol1 in winter barley) and/or by contributing before (Pol2, Pol3 in soya) or after (Pol3, PCont3 in oilseed rape) weed communities located in the field interior. This result suggests a complementarity between field edge and field core weed communities to the functioning of the agroecosystem.

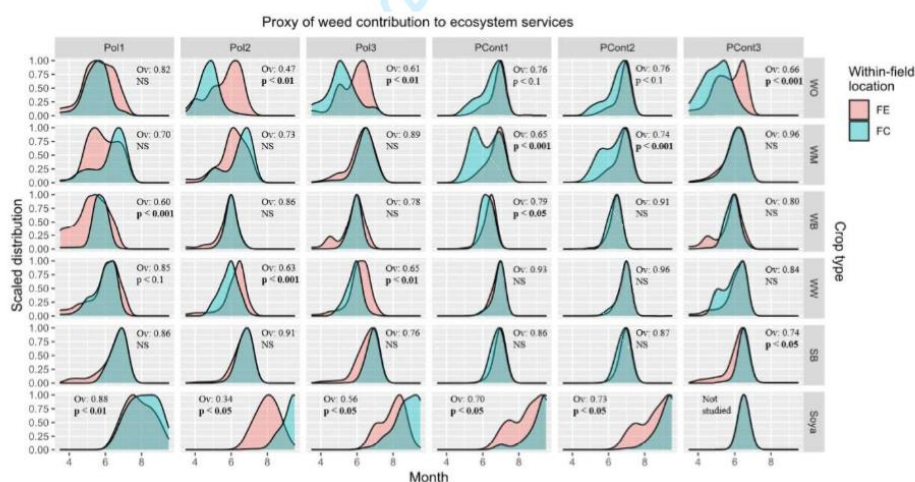


Figure 5: Distribution of the 6 indicators over time in the field edge (FE) and the field core (FC) and per crop type (WO: winter oilseed rape, WM: winter mustard, WB: winter barley, WW: winter wheat, SB: spring barley). Density distribution are scaled per within-field location. Overlap values (*OverlapTrue* function) and test against a null hypothesis using a one-tailed direct test of significance for non-random distribution (10 000 randomizations).

The indicator profile of weed communities at the annual scale is presented in Figure 6, per location within the field and per crop type. The contribution of field edge weed communities was overall interesting, with high values for Pollination and Pest control and low values for

Harmfulness to the crop. For all services considered, indicators did not vary much among crop types, although the direct competition to crop (Harm1) was slightly higher in oilseed rape and winter mustard than in the other crops. Conversely, the profile of field interior weed communities varied between crop types. Cereals presented the least interesting profile, with low values for Pollination and Pest control, but high harmfulness to the crop. Oilseed rape and winter mustard field interior weed communities were also harmful but also contributed more to Pollination and Pest control. Soya had the most interesting profile, with less harmful weed communities contributing much to Pollination and Pest control, and quite similar to the profile of field edge communities.

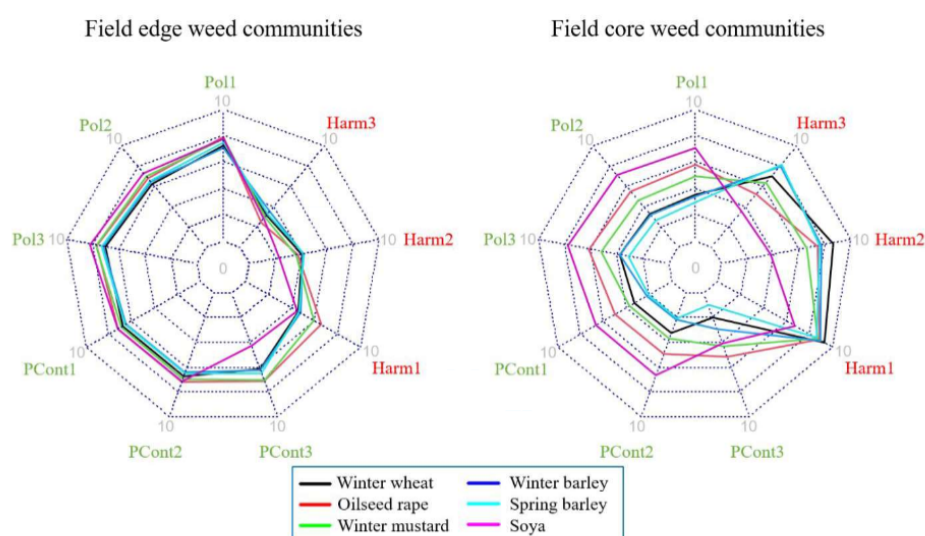


Figure 6: The contribution of the 6 main crop types to 9 indicators of (dis)services.

4. Summary

There is a critical need to assure future food security and increasing emphasis will be placed on greater crop productivity while reducing environmental impact and the reliance on chemical use in modern agriculture. This context, in addition to policy-driven changes in herbicide use, is fostering the emergence of farming management options that are less reliant on herbicides, and following the principles of integrated weed management (Swanton and Weise, 1991), sometimes including the biological regulations of weeds (Petit et al., 2018). This move away from farming relying solely on herbicides will trigger changes in the diversity and the composition of weed communities. These changes can be an opportunity to enhance the provision of weed functions that are beneficial for agriculture, such as the natural control of crop pests or crop pollination. They can also potentially represent a threat to crop production, through enhanced crop yield loss. For farmers to adopt alternatives to herbicides to manage weeds, it will be necessary to show that these management options can lead to enhanced,

stable and resilient ecological functions and services, with little or no additional risk to either crop yield or farm productivity in the long run. There is however to date little available evidence that demonstrates the reality of such a win-win situation. Moreover, the management principles that would lead to weed communities offering interesting trade-offs between services and disservices remain largely unexplored. Strengthening our capacity to assess weed multifunctionality over a large range of agronomic contexts is thus of primary importance if we are to identify management options that best reconcile the positive and negative aspects of weeds.

Research can contribute to this overarching goal. The role of weed diversity in the functioning of agroecosystems is being revisited. Functional approaches are offering a robust framework to quantify and understand the underlying mechanisms that link farming management to weed functions. Recent studies have provided strong evidence that weeds are truly multifunctional, and this considerably enlarges the scope of future research, far beyond the sole topic of weed-crop interaction. In recent years, the understanding of the role of key response and effect functional traits in weed communities and how they relate to specific functions has significantly progressed. We have started to uncover the sometimes predominant role of trait intraspecific variability, their cause and their effects. The implementation of response-effect model linking management to functions via weed functional traits has been initiated, although it remains to be further tested. Research aiming at quantifying weed multifunctionality will necessarily require a combination of approaches, from in-situ measures of functions but also of weed traits in a wide range of contexts to the development of indicators of functions and services derived from weed traits and the use of model, notably to predict weed community shifts in response to contrasting farming management. Such combination of approaches is necessary to generate the knowledge necessary to guide farming management strategies, by demonstrating that there are interesting weed functions trade-offs that can be achieved that are cost-effective and credible for farmers to adopt.

5. Future trends in research

Currently, we know that some management options seem to deliver interesting trade-offs in terms of weed functions, and reconcile the negative and positive aspects of weeds. Advancing our understanding of weed functions in response to farming management will require additional research in at least three directions.

First, the assessment of weed functions is often indirect, and based on indicators developed using weed functional traits. The development of these indicators are often expert-based and effort should be devoted to validate these in field situations. For example, Ricou et al. (2014) developed indicators of pollination value for weeds and provided a conclusive validation through in-field measures of pollinator visits on weed communities. Such approach remains to be developed to validate other indicators based on weed effect traits, for example the value of weeds for natural enemies of crop pests such as some parasitoid wasps. Recent advances in the determination of the diet of organisms in agroecosystems through molecular analysis of the gut content or weed consumers (Frei et al., 2019) can certainly be mobilised alongside field surveys to progress on this front. Besides, if weed functional traits underpinning ecological functions are relatively well understood for some ecological functions, they remain poorly documented for others. For example, investigating the impact of weed functional traits on crop

quality (grain size, protein, oil and metabolite composition) has been identified as a promising research avenue (Gibson et al., 2017).

Second, weeds contribute to multiple functions and when studies focus on several weed functions, each function is usually considered as independent from the others. Yet, there are interactions between functions and agroecosystems shelter networks of services (Bohan et al., 2016). For example, weed seeds removed by seed-eating organisms will no longer be available to others, but will also not contribute to the seed bank built up. More generally, the contribution of weeds to enhanced pollination and pest control services should translate into a positive feed-back on crop yield, although the strength of such feed-backs can be highly variable (Tamburini et al., 2019). These interactions are not necessarily easy to account for in the evaluation of weed multifunctionality but current progresses in the scientific field of ecosystem services assessment could be mobilised in the near future.

Finally, a key issue is the identification of management options that can deliver weed communities offering interesting trade-offs. Here, multiple spatial scales could be considered (Duru et al., 2015). Within farmed fields, available knowledge suggests that field edges are key habitats to maintain weed diversity and strongly contribute to the provision of floral and seed resources for mobile organisms that provide services to agriculture. This calls for revisiting the principles of field edge management and functional approaches could help anticipate whether a relaxed field edge management to enhance the provision of resources would lead to weed infestation in-field. At the scale of farmed landscapes, interesting weed trade-offs could be achieved by increasing the total length/area of field edge habitats or by increasing the diversity of crop types and crop management strategies, as such diversification options would enable the expression of complementary weed functions within a small landscape (Colbach et al., 2018).

6. Where to look for further information

A number of key papers presenting reviews or syntheses on the application of plant functional approaches to weeds are provided in this chapter.

The topic of weeds functions is present in large organisations in ecology (British Ecological Society; Ecological Society of America) but also in organisations gathering agronomists (European Society of Agronomy). Discussion of weed services can be found across a variety of international societies and their meetings. Primary amongst these are the European Weed Research Society – and notably the Weeds and Biodiversity working group (<http://www.ewrs.org>). The recent review by Blaix and colleagues (2018) on weed services originates from this group.

References

- Adeux, G., Munier-Jolain, N., Meunier, D., Farcy, P., Carlesi, S., Barberi, P., Cordeau, S. (2019a). Diversified grain-based cropping systems provide long-term weed control while limiting herbicide use and yield losses. *Agron. Sustain. Dev.* 39, 42.
- Adeux, G., Vieren, E., Carlesi, S., Barberi, P., Munier-Jolain, N., Cordeau, S. (2019b) Mitigating crop yield losses through weed diversity. *Nat. Sustain.* 2, 1018–1026.
- Andrew, I.K., Storkey, J., Sparkes, D.L. (2015) A review of the potential for competitive cereal cultivars as a tool in integrated weed management. *Weed Res.* 55, 239–248.
- Backhaus, W. (1992) Color vision in honeybees. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* 16, 1–12.
- Bastiaans L., Kropff M.J., Goudriaanb J., van Laar H.H. (2000) Design of weed management systems with a reduced reliance on herbicides poses new challenges and prerequisites for modeling crop-weed interactions. *Field Crop. Res.* 67, 161–179.
- Bohan, D.A. and Quintessence consortium (2016) Networking Our Way to Better Ecosystem Service Provision. *Trends Ecol. Evol.* 31, 105–115.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Volker H.W. Rudolf, W.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., Vasseur, D. (2011) Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol. Evol.* 26, 183–192
- Borgy, B., Peronne, R., Kohler, C., Grison, A-L., Amiaud, B., Gaba, S. (2016) High importance of intraspecific functional variability in weed response. *Weed Res.* 56, 102–113.
- 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 Res.* 58, 151–164.
- Bretagnolle, V., Gaba, S. (2015). Weeds for bees? A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 891–909.
- Brooks, D.R., Storkey, J., Clark, S.J., Firbank LG, Petit, S. & Woivod IP. (2012). Trophic links between functional groups of arable plants and beetles are stable at a national scale. *J. Animal Ecol.* 81, 4–13.
- Carvell, C., Roy, D.B., Smart, S.M., Pywell, R.F., Preston, C.D., Goulson, D. (2006). Declines in forage availability for bumblebees at a national scale. *Biol. Cons.* 132, 481–489.
- Cierjacks, A., Pommeranz, M., Schulz, K., Almeida-Cortez, J. (2016) Is crop yield related to weed species diversity and biomass in coconut and banana fields of northeastern Brazil? *Agric. Ecosyst. Environ.* 220, 175–183.
- Cirujeda, A., Aibar, J. Zaragoza, C. (2011) Remarkable changes of weed species in Spanish cereal fields from 1976 to 2007. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 675–688.
- Colbach, N., Cordeau, S., Garrido, A., Granger, S., Laughlin, D., Ricci, B., Thomson, F., Messéan, A. (2018) Landsharing vs landsparing: How to reconcile crop production and biodiversity? A simulation study focusing on weed impacts. *Agric. Ecosyst. Environ.* 251, 203–217.
- Colbach, N., Petit, S., Chauvel, B., Deytieux, V., Lechenet, M., Munier-Jolain, N., Cordeau, S. (2020). The pitfalls of relating weeds, herbicide use and crop yield: don't fall into the trap! A critical review. *Frontiers in Agronomy*.
- Cordeau, S., Ryan, M.R., Bohan, D.A., Reboud, X., Chauvel, B. (2017). Which traits allow weed species to persist in grass margin strips? *Weed Sci.*, 65, 381–394.

- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Ter Steege, H., Morgan, H., & Van Der Heijden, M. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335–380.
- Frei, B., Guenay, Y., Bohan, D.A., Traugott, M., Wallinger, C. (2019) Molecular analysis indicates high levels of carabid weed seed consumption in cereal fields across Central Europe. *J. Pest Sci.* 92, 935–942.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X. (2009). Arable weed decline in Northern France: Crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Cons.* 142, 238–243.
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., Cordeau, S., Fernández-Aparicio, M., Gauvrit, C., Gibot-Leclerc, S., Guillemin, J.-P., Moreau, D., Munier-Jolain, N., Strbik, F., Reboud, X. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agroecosystems: a review of current knowledge. *Weed Res.* 57, 123–147.
- Gaba, S., Deroulers, P., Bretagnolle, F., Bretagnolle, V. (2019). Lipid content drives weed seed consumption by ground beetles (Coleoptera, Carabidae) within the smallest seeds. *Weed Res.* 59, 170–179.
- Gaba, S., Cheviron, N., Perrot, T., Piutti, S., Gautier, J.-L., Bretagnolle, V. (2020). Weeds Enhance Multifunctionality in Arable Lands in South-West of France. *Frontiers in Sustainable Food Systems* 4, 71 doi:10.3389/fsufs.2020.00071
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A. *et al.* (2018). Understanding plant–arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *J. Pest Sci* 91, 943–955.
- Gibbons, D.W., Bohan, D.A., Rothery, P., Stuart, R.C., Haughton, A.J., Scott, R.J., Wilson, J.D., Perry, J.N., Clark, S.J., Dawson, R.J.G., Firbank, L.G. (2006). Weed seed resources for birds in fields with contrasting conventional and genetically modified herbicide-tolerant crops. *Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biological Sciences* 273, 1921–1928.
- Gibson, D.J., Young, B.G., Wood, A.J. (2017) Can weeds enhance profitability? Integrating ecological concepts to address crop-weed competition and yield quality. *J. Ecol.* 105, 900–904.
- Greig-Smith, P.W., Wilson, M.F. (1985). Influences of Seed Size, Nutrient Composition and Phenolic Content on the Preferences of Bullfinches Feeding in Ash Trees. *Oikos* 44, 47–54.
- Gross, N., Robson, T. M., Lavorel, S., Albert, C., Le Bagousse-Pinguet, Y., Guillemin, R. (2008). Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist* 180, 652–662.
- Gunton, R.M., Petit, S., Gaba, S. (2011). Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *J. Veg. Sci.* 22, 541–550.
- Hass, A.L., Brachmann, L., Batáry, P., Clough, Y., Behling, H., Tscharntke, T. (2019). Maize-dominated landscapes reduce bumblebee colony growth through pollen diversity loss. *J. Appl. Ecol.* 56, 294–304.
- Heimpel, G.E., Jervis, M.A. (2005). Does floral nectar improve biological control by parasitoids? In: *Plant-Provided Food and Plant-Carnivore Mutualism*. Wäckers F., van Rijn P., Bruin J., Cambridge, pp. 267–304.
- Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S. *et al.* (2011) TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17, 2905–2935.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M. L., Vile, D., Kattge, J., Garnier, E. (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *J. Veg. Sci.* 25, 235–247.

- 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*, DOI: 10.1080/23818107.2016.1232205
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P. et al. (2008) The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *J. Ecol.* 96, 1266–1274.
- Klotz, S., Kuhn, I., Durka, W. (2002) *Biolflor: Eine Datenbank zu Biologisch-Ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde* 38. Bundesamt für Naturschutz. 334 S, Bonn, Germany.
- Lavorel, S., Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct. Ecol.* 16, 545–556.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., de Bello, F., Berg, M.P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R.J., Diaz, S. and Harrington, R. (2013), A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *J. Veg. Sci.* 24, 942–948.
- Lundgren, J.G., Rosentrater, K.A. (2007). The strength of seeds and their destruction by granivorous insects. *Arthropod-Plant Interactions* 1, 93–99.
- Manning, P., de Vries, F.T., Tallowin, J.R.B., Smith, R., Mortimer, S.R., Pilgrim, E.S., Harrison, K.A., Wright, D.G., Quirk, H., Benson, J., Shipley, B., Cornelissen, J.H.C., Kattge, J., Bönsch, G., Wirth, C. and Bardgett, R.D. (2015), Simple measures of climate, soil properties and plant traits predict national-scale grassland soil carbon stocks. *J. Appl. Ecol.* 52, 1188–1196.
- Martin, A.R., Isaac, M.E. (2015) Plant functional traits in agroecosystems: a blueprint for research. *J. Appl. Ecol.* 52, 1425–1435.
- 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 Res.* 43, 77–89.
- Mézière, D., Petit, S., Granger, S., Biju-Duval, L., Colbach, N. (2015) Developing a set of simulation-based indicators to assess harmfulness and contribution to biodiversity of weed communities in cropping systems. *Ecol. Ind.* 48, 157–170.
- Milberg, P., & Hallgren, E. (2004). Yield loss due to weeds in cereals and its large-scale variability in Sweden. *Field Crops Res.* 86, 199–209.
- Minden, V., Kleyer, M. (2011). Testing the effect–response framework: key response and effect traits determining above-ground biomass of salt marshes. *J. Veg. Sci.* 22, 387–401.
- Moonen A.C., Barberi P. (2008). Functional biodiversity: An agroecosystem approach. *Agric. Ecosyst. Environ.* 127, 7–21.
- Navas, M.-L. (2012). Trait-based approaches to unravelling the assembly of weed communities and their impact on agro-ecosystem functioning. *Weed Res.* 52, 479–488
- Norris, R. F., Kogan, M. (2000). Interactions between weeds, arthropod pests, and their natural enemies in managed ecosystems. *Weed Sci.* 48, 94–158.
- Oerke, E. (2006). Crop losses to pests, *The Journal of Agricultural Science* 144, 31–43.
- Palmer, M. W., Maurer, T. A. (1997). Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *J. Veg. Sci.* 8, 235–240.
- Pamminger, T., Becker, R., Himmelreich, S., Schneider, C.W., Bergtold, M. (2019). The nectar report: quantitative review of nectar sugar concentrations offered by bee visited flowers in agricultural and non-agricultural landscapes. *PeerJ* 7, e6329.
- Perronne, R., Gaba, S., Cadet, E., Le Corre, V. (2014). The interspecific and intraspecific variation of functional traits in weeds: diversified ecological strategies within arable fields. *Acta Bot. Gal.* 161, 243–252.

- Petit S., Boursault, A., Guilloux, M., Munier-Jolain, N., Reboud, X. (2011) Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 309–317.
- Petit, S., Boursault, A., Bohan, D.A. (2014) Weed seed choice by carabid beetles: linking field measurements and laboratory diet assessments. *Europ. J. Entomol.* 111, 615–620.
- Petit, S., Munier-Jolain, N., Bretagnolle V., Bockstaller C., Gaba, S., Mézière D., Colbach N. (2015) Ecological intensification through pesticide reduction: weed control, weed biodiversity and sustainability in arable farming. *Env. Manag.* 56, 1078–1090.
- Petit, S., Bohan, D.A. (2017). The use of insects in Integrated Weed Management. In: Integrated weed management for sustainable agriculture, Prof R. Zimdhal Ed. Burleigh Dodds Science Publishing, 480p. ISBN-13: 9781786761644
- Pocock, M.J.O., Evans, D.M., Memmott, J. (2012). The Robustness and Restoration of a Network of Ecological Networks. *Science* 335, 973–977
- Poggio, S. L., Ghersa, C. M. (2011) Species richness and evenness as a function of biomass in arable plant communities. *Weed Res.* 51, 241–249.
- Ricou, C., Schneller, C., Amiaud, B., Plantureux, S., Bockstaller, C. (2014). A vegetation-based indicator to assess the pollination value of field margin flora. *Ecol. Ind.* 45, 320–331.
- Shennan, C. (2008) Biotic interactions, ecological knowledge and agriculture. *Phil. Trans. Roy. Soc. B: Biological Sciences* 363, 717–739.
- Smart, S.M., Firbank, L.G., Bunce, R.G.H, Watkins, J.W. (2000). Quantifying changes in abundance of food plants for butterfly larvae and farmland birds. *J. Appl. Ecol.* 37, 398–414.
- Storkey, J., Neve, P. (2018). What good is weed diversity? *Weed Res.* 58, 239– 243.
- Storkey, J., Brooks, D., Haughton, A., Hawes, C., Smith, B.M. and Holland, J.M. (2013) Using functional traits to quantify the value of plant communities to invertebrate ecosystem service providers in arable landscapes. *J Ecol.* 101, 38–46.
- Storkey, J. (2006). A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Res.* 46, 513–522.
- Sutcliffe O. L., Kay Q. (2000). Changes in the arable flora of central southern England since the 1960s, *Biol. Cons.*, 93, 1–8.
- Swanton, C.J., Weise, S.F. (1991). Integrated weed management: the rationale and approach. *Weed Technology* 5, 657–663.
- Tamburini, G., Bommarco, R., Kleijn, D., van der Putten, H.W. Marini, L. (2019). Pollination contribution to crop yield is often context-dependent: A review of experimental evidence. *Agric. Ecosyst. Environ.* 280, 16–23.
- Valera, F., Wagner, R.H., Romero-Pujante, M., Gutiérrez, J.E., Rey, P.J. (2005). Dietary Specialization on High Protein Seeds by Adult and Nestling Serins. *The Condor* 107, 29–40.
- Welch, K.D., Harwood, J.D. (2014) Temporal dynamics of natural enemy pest interactions in a changing environment. *Biol. Control* 75, 18–27.
- Wood, S.A., Karp, D.S., DeClerck, F., Kremen, C., Naeem, S., Palm, C.A. (2015) Functional traits in agriculture: agrobiodiversity and ecosystem services. *Trends Ecol Evol* 30, 531–539.
- Wulff, R. D., Causin, H. F., Benitez, O., & Bacalini, P. A. (1999). Intraspecific variability and maternal effects in the response to nutrient addition in *Chenopodium album*. *Can. J. Bot.* 77, 1150–1158.
- Yvoz, S. Cordeau, S., Zuccolo, C., Petit, S. (2020a). Crop type and within-field location as sources of intraspecific variations in the phenology and the production of floral and fruit resources by weeds. *Agric. Ecosyst. Environ.* 302, 107082.
- Yvoz, S., Petit, S., Biju-Duval L., Cordeau, S. (2020b) A framework to type farming strategies within production situations to improve the comprehension of weed communities. *Eur. J. Agron.* 115, 126009.

Titre : Analyse multi-échelles des compromis entre services écosystémiques fournis par la flore adventice

Mots clés : stratégies agricoles, contrôle biologique, pollinisation, nuisibilité, multifonctionnalité

Résumé : La flore adventice contribue à la fourniture de services écosystémiques, négatifs s'ils sont liés à une nuisibilité pour la culture (disservices), ou positifs via la fourniture de ressources trophiques (ressources florales, graines) favorisant des pollinisateurs et auxiliaires de cultures. Dans cette thèse, nous avons analysé comment les stratégies agricoles (combinaisons logiques de successions de cultures et de pratiques agricoles associées) mises en place par les agriculteurs à l'échelle d'un petit territoire, modulent la contribution des adventices à la fourniture de (dis)services. Nous avons également considéré la contribution relative des flores de plein champ et d'interface (zone étroite entre le 1^{er} rang de culture et la bordure pérenne) à ces services. A l'échelle annuelle, nous mettons en évidence que le type de culture affecte fortement la fourniture de services, en déterminant non seulement la composition floristique, mais aussi la croissance des individus et leur probabilité d'atteindre les stades de floraison et de grenaison. Les services sont ainsi plus élevés et plus stables dans les cultures les moins compétitives. Par ailleurs, et malgré la faible superficie qu'elles occupent, les interfaces jouent un rôle important dans la fourniture de services à l'échelle de la parcelle, du fait d'une abondance et d'une richesse spécifique en adventices plus grandes, mais aussi d'une contribution par plante plus importante que dans le plein champ. A l'échelle pluriannuelle, nous montrons que la stratégie agricole, et notamment la succession de cultures, module le niveau de fourniture de services. L'étude des compromis entre services révèle une corrélation positive entre services et disservices, mais nous avons cependant identifié des espèces adventices qui, dans certaines conditions (type de culture, interface ou plein champ), fournissent les meilleurs bouquets de services. Un travail de simulation de l'effet de différents assolements, à l'échelle du petit territoire étudié, suggère que la coexistence d'un grand nombre de stratégies agricoles en proportion équitable est le scénario le plus favorable pour obtenir les meilleurs compromis. Les scénarios impliquant une réduction de la taille des parcelles (conduisant à une part d'interfaces plus importante) indiquent quant à eux une augmentation conjointe des services et disservices mais une plus grande stabilité temporelle de la fourniture de services. Ces résultats suggèrent qu'une diversification des cultures, dans l'espace et le temps, permet d'augmenter la contribution des adventices à la fourniture de services écosystémiques sans engendrer de disservices majeurs.

Title: Multi-scale analysis of the trade-offs between ecosystem services provided by weeds

Keywords: crop management strategy, pest control, pollination, harmfulness, multifunctionality

Abstract: Weeds contribute to the provision of various ecosystem services, negative when linked to their harmfulness (disservices) and positive due to the provision of trophic resources (floral resources, seeds) to pollinators and pest natural enemies (services). In this PhD thesis, we analysed how crop management strategies (coherent crop sequences and associated farming practices) implemented by farmers within a small agricultural landscape modulate the weed contribution to (dis)services provision. We also assessed the relative contribution of field cores and field edges (narrow area between the 1st row of the crop and the boundary) to these services. At the annual scale, we show that crop type highly impacts the (dis)services provision, through an effect on the composition of the weed assemblages, but also on the growth rate of individual weed plants and their probability to reach the flowering and seeding stages. Services are thereby higher and more stable within year in the less competitive crops. Similarly, and despite the small area they cover, field edges play a major role in the provision of services at the field scale because they harbour higher weed abundance and richness with individual plants that contribute more to services than the plants located in field cores. At the pluriannual scale, crop management strategy (and notably the crop sequence), drives the level of (dis)services provision. We observe positive correlations between services and disservices, however we managed to identify weed species which provide, in specific growing conditions (crop type, location in the field), the best (dis)service bundles. By a statistical simulation method focussing on the effect of the crop management strategy assemblage at the studied small landscape scale, we show that scenarios composed of a large number of strategies in even proportions are those that deliver the best compromises. Scenarios in which field size was reduced (and which therefore increased the area of field edges in the landscape) resulted in the increase of both services and disservices provision but a higher temporal stability in the provision of services. These results suggest that crop diversification, in space and time, could be an interesting solution to increase weed contribution to ecosystem services provision, without producing too much disservices.