

**QUE SEMER DANS UNE BANDE FLEURIE POUR OBTENIR DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES
PÉRENNES À FORTE DIVERSITÉ FONCTIONNELLE ?**

A. GARDARIN et M. VALANTIN-MORISON

UMR Agronomie, INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78 850 Thiverval-Grignon, France

RÉSUMÉ

La richesse et la diversité des espèces végétales affectent la composition fonctionnelle et la diversité des niveaux trophiques supérieurs en fournissant des ressources et des habitats physiques. Dans un essai de quatre ans au champ, nous avons comparé les effets de la richesse des espèces semées et de la diversité fonctionnelle de différents mélanges de plantes. L'augmentation de la diversité fonctionnelle semée a été associée à un niveau plus faible de perte d'espèces au fil du temps. La diversité fonctionnelle est restée à des niveaux plus élevés au cours du temps lorsque la richesse des espèces semées a augmenté. Des mélanges de semences contenant un grand nombre d'espèces et une diversité fonctionnelle élevée sont nécessaires pour garantir des bandes fleuries pluriannuelles stables et favorisant les arthropodes.

Mots-clés

Bande fleurie ; diversité fonctionnelle ; redondance fonctionnelle ; richesse spécifique.

SUMMARY

Plant species richness and diversity affect the functional composition and diversity of higher trophic levels by providing resources and physical habitats. We investigated how the sown species richness and the sown functional diversity of different plant mixtures affect the temporal dynamics of their composition. By comparing different mixtures varying for their initial level of functional diversity and species richness, we found that the initial species richness and the initial level of functional diversity both explained the pluri-annual dynamics of the plant functional diversity. Species loss through time was reduced when the sown functional diversity was high and species evenness was maintained at higher levels. Because species rich mixtures displayed a higher functional redundancy, the functional diversity remained at higher levels through time when the sown species richness increased. This study provides useful insights for the design of perennial flower strips supporting biological control.

INTRODUCTION

La biodiversité joue un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes et dans les services qu'ils fournissent. De nombreuses études ont démontré le rôle positif de la richesse en espèces dans la fourniture de services individuels, dans la multifonctionnalité des écosystèmes et dans la garantie de la stabilité de ces services face aux perturbations et changements environnementaux (Isbell *et al.*, 2011). À la base de cet effet positif, l'augmentation de la richesse spécifique entraîne des changements dans la composition fonctionnelle des communautés. Plusieurs services écosystémiques, comme la régulation des phytophages, dépendent des interactions multitrophiques entre les communautés végétales et animales. La richesse des espèces végétales affecte fortement la composition fonctionnelle et la diversité des niveaux trophiques supérieurs (Ebeling *et al.*, 2018), en fournissant des ressources trophiques et des habitats physiques.

Des niveaux élevés de diversité fonctionnelle dans les communautés végétales devraient favoriser des communautés animales (par ex. de prédateurs et parasitoïdes) plus abondantes et plus diversifiées grâce à divers mécanismes. Cela comprend la fourniture d'habitats et de ressources complémentaires nécessaires aux organismes à différents stades de leur cycle de vie (Wäckers *et al.*, 2005), la fourniture d'une alimentation diversifiée, entraînant une meilleure condition physique, la fourniture de niches écologiques pour les consommateurs offrant davantage de possibilités pour le premier niveau trophique (Junker *et al.*, 2013) et la fourniture d'habitats plus complexes, réduisant le risque de prédation intra-gilde (Griffiths *et al.*, 2008). Certaines études ont signalé l'absence d'effet de la diversité fonctionnelle des plantes sur les arthropodes, en particulier lorsqu'une seule fonction ou un seul service est étudié (Balzan *et al.*, 2014 ; Uyttenbroeck *et al.*, 2017), mais l'effet de la diversité fonctionnelle devrait augmenter avec le nombre de fonctions considérées (Lefcheck *et al.*, 2015).

Les habitats situés en bord de champ, tels que des bandes fleuries, abritent des populations de prédateurs, de parasitoïdes et de pollinisateurs et sont bénéfiques en termes de biodiversité globale (Holland *et al.*, 2017). L'ampleur de leurs effets dépend de leur composition en espèces végétales (Haaland *et al.*, 2011). Cependant, la plupart des études précédentes se sont concentrées sur les effets de ces habitats sur les arthropodes, sans déterminer comment optimiser les communautés végétales elles-mêmes, de manière à favoriser les communautés d'arthropodes recherchées. Marshall *et al.* (1994) ont constaté, en comparant différents mélanges, que les habitats semés avec un grand nombre d'espèces se traduisaient par une richesse réalisée plus élevée que les habitats semés avec moins d'espèces. Cependant, peu d'études ont généré et comparé des mélanges présentant différents niveaux de diversité, en particulier vis-à-vis de la diversité fonctionnelle (Balzan *et al.*, 2014), et très peu ont cherché à savoir si le semis d'un mélange de semences aboutit à une composition d'espèces végétales présentant la diversité fonctionnelle souhaitée (Uyttenbroeck *et al.*, 2015).

Hatt *et al.* (2017) ont conçu plusieurs mélanges de plantes avec un gradient de diversité fonctionnelle des traits floraux, mais peu de correspondance a été trouvée entre la diversité fonctionnelle attendue et réalisée, en raison de l'arrivée spontanée d'autres espèces et de la forte dominance de quelques espèces hautement compétitives. Cet écart s'accroît avec le temps. En effet, une diminution constante du nombre d'espèces végétales semées a souvent été constatée au fur et à mesure de la succession (Fritch *et al.*, 2011), ce qui peut modifier la composition fonctionnelle des communautés végétales. Concevoir, restaurer et gérer des mélanges de plantes fonctionnellement diversifiés, supportant de multiples fonctions et services est donc un enjeu.

Ici, nous étudions comment la capacité de différentes communautés végétales à favoriser des interactions avec des niveaux trophiques supérieurs est affectée par la structure et la composition initiales des mélanges. Nous avons conçu des mélanges contrastés de plantes et analysé la dynamique de la diversité fonctionnelle réalisée sur plusieurs années. Nous nous demandons en particulier comment la richesse spécifique initiale et le niveau de diversité fonctionnelle initial des différents mélanges de plantes affectent la dynamique pluriannuelle de la diversité fonctionnelle réalisée. Nous émettons l'hypothèse que la richesse spécifique aurait un effet stabilisateur sur la dynamique temporelle de la diversité fonctionnelle réalisée. À un niveau donné de diversité fonctionnelle, une plus grande richesse spécifique est associée à une plus grande redondance fonctionnelle. La redondance fonctionnelle peut améliorer la stabilité temporelle des processus écosystémiques en fournissant une sorte d'assurance contre la perte d'espèces individuelles grâce à une compensation fournie par des espèces fonctionnellement équivalentes, connue sous le nom d'effet d'assurance, et en atténuant les fluctuations de la dynamique des espèces individuelles, connue sous le nom d'effet de portefeuille (Loreau *et al.*, 2003). Nous supposons qu'une plus grande redondance et une grande richesse spécifique seraient associées à une plus grande stabilité temporelle dans la capacité des mélanges à soutenir les niveaux trophiques supérieurs grâce à leur diversité fonctionnelle. Pour cette raison, des niveaux élevés de richesse spécifique devraient également empêcher certaines espèces de devenir dominantes au cours de la succession végétale.

MATERIEL ET METHODES

Conception de mélanges d'espèces contrastés

Nous avons cherché à créer des mélanges de plantes comprenant des espèces majoritairement pérennes, indigènes, fréquemment rencontrées sur les bords de champs et favorisant potentiellement les arthropodes. À partir de bases de données de traits (Kühn *et al.*, 2004), nous avons classé les espèces dicotylédones candidates en 12 groupes fonctionnels selon les principaux traits impliqués dans les interactions plantes-arthropodes : (1) les ressources florales, à savoir nectar floral et extrafloral et le pollen, (2) l'accessibilité de la ressource, en fonction de la forme de la fleur, (3) la disponibilité de la ressource, c'est-à-dire la durée de la période de floraison et (4) la structure de la végétation via la hauteur des plantes à floraison et la répartition des feuilles.

Nous avons conçu huit mélanges de plantes en faisant varier la richesse spécifique (trois modalités), la diversité fonctionnelle des traits impliqués dans les interactions plantes-arthropodes (deux modalités) et l'identité des espèces (deux ensembles d'espèces). En combinant les deux premiers facteurs, nous avons obtenu quatre catégories de mélanges (Tableau I) :

- D–Rm : faible diversité fonctionnelle (7 groupes) et richesse spécifique moyenne (14 espèces) ;
- D+R– : diversité fonctionnelle élevée (6 groupes parmi les plus contrastés) et faible richesse spécifique (9 espèces) ;
- D+Rm : diversité fonctionnelle élevée (10 groupes) et richesse spécifique moyenne (14 espèces) ;
- D+R+ : diversité fonctionnelle élevée (12 groupes) et forte richesse spécifique (29 espèces).

À diversité fonctionnelle constante, une augmentation de la richesse spécifique est théoriquement associée à une augmentation de la redondance fonctionnelle. Afin de tester l'effet de l'identité des espèces, ce processus a été réalisé avec deux listes d'espèces différentes, mais partageant les mêmes caractéristiques fonctionnelles, ce qui résulte finalement en la conception de huit mélanges différents (Tableau I). Nous avons ensuite ajouté les trois mêmes espèces de graminées cespiteuses à chaque mélange, en quantités similaires (Tableau I). Au sein de chaque mélange, les espèces étaient présentes dans les mêmes proportions en termes de nombre de graines. Plus loin, nous vérifions avec des traits réellement mesurés que cette méthode aboutit à des mélanges de plantes conformes à nos objectifs.

Dispositif expérimental

L'essai a été réalisé entre 2013 et 2017 dans une parcelle de 13 ha à Grignon. La parcelle a été divisée en trois blocs pour tenir compte d'une hétérogénéité de profondeur du sol. Les mélanges ont été semés dans des bandes unitaires (traitements expérimentaux) de 6×44 m² avec six répétitions, chaque mélange étant semé deux fois dans chacun des trois blocs. Les mélanges de graines ont été semés manuellement, à la volée, à une densité de 240 graines/m² en octobre 2013. Les années suivantes, la végétation a été fauchée et exportée une fois par an en novembre.

Évaluations botanique et caractérisation fonctionnelle des bandes fleuries

Des relevés botaniques ont été réalisés annuellement en juin, entre 2014 et 2017. Dans chaque bande, la végétation a été observée sur une surface de 45 m² représentative de l'ensemble de la bande, généralement vers le centre pour éviter les effets de bordure. Le pourcentage du sol couvert par chaque espèce végétale (semée ou spontanée) a été estimé visuellement par un unique observateur. Les valeurs de traits des espèces semées et spontanées ont été soit mesurées, soit extraites de données publiées ou de bases de données. Les traits analysés sont liés aux interactions plantes-arthropodes (Gardarin *et al.*, 2018).

Les traits floraux ont été mesurés sur des plantes observées sur l'essai ou sur des plantes se trouvant dans les environs, pour les espèces semées qui n'ont pas levé. Entre 2015 et 2017, nous avons recensé la phénologie de floraison des différentes espèces à un pas de temps hebdomadaire. Nous avons ensuite déterminé deux traits : la semaine civile (numérotée de 1 à 52) au cours de laquelle la floraison a commencé et la durée de la floraison (en nombre de semaines). Nous avons calculé la moyenne de

ces valeurs sur les trois années d'observation sur le terrain. La présence de nectar extrafloral a également été notée.

Tableau I. Composition des huit mélanges contrastés par leur diversité spécifique et fonctionnelle
(Composition of the eight plant mixtures differing in functional diversity and species richness)

	Groupe	D-Rm1	D-Rm2	D+R-1	D+R-2	D+Rm1	D+Rm2	D+R+1	D+R+2
Diversité fonctionnelle initiale		Faible	Faible	Élevée	Élevée	Élevée	Élevée	Élevée	Élevée
Richesse spécifique initiale		Moyenne	Moyenne	Faible	Faible	Moyenne	Moyenne	Élevée	Élevée
Liste d'espèces		1	2	1	2	1	2	1	2
Redondance fonctionnelle		0.890	0.889	0.836	0.836	0.871	0.875	0.908	0.913
Espèces dicotylédones									
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	4	x						x	
<i>Arctium minus</i> (Hill) Bernh.	6	x						x	
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	1	x						x	
<i>Hesperis matronalis</i> L.	5	x						x	
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	3	x						x	
<i>Medicago sativa</i> L.	7	x						x	
<i>Securigera varia</i> (L.) Lassen	7	x						x	
<i>Trifolium pratense</i> L.	7	x						x	
<i>Achillea millefolium</i> L.	3	x		x		x		x	
<i>Alliaria petiolata</i> Cavara&Grande	2	x		x		x		x	
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	1	x		x		x		x	
<i>Cyanus segetum</i> L.	10			x		x		x	
<i>Trifolium repens</i> L.	8			x		x		x	
<i>Veronica hederifolia</i> L.	9			x		x		x	
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	6					x		x	
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	4					x		x	
<i>Hypericum perforatum</i> L.	11					x		x	
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	6					x		x	
<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol.	11					x		x	
<i>Ajuga reptans</i> L.	8							x	
<i>Bellis perennis</i> L.	9							x	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Med.	9							x	
<i>Echium vulgare</i> L.	12							x	
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	4							x	
<i>Malva sylvestris</i> L.	12							x	
<i>Potentilla reptans</i> L.	12							x	
<i>Carum carvi</i> L.	4		x						x
<i>Cynoglossum officinale</i> L.	5		x						x
<i>Daucus carota</i> L.	1		x						x
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	3		x						x
<i>Jacobaea vulgaris</i> L.	6		x						x
<i>Lotus corniculatus</i> L.	7		x						x
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop.	7		x						x
<i>Trigonella officinalis</i> (L.) Lam.	7		x						x
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	2		x		x		x		x
<i>Cota tinctoria</i> L.	3		x		x		x		x
<i>Pastinaca sativa</i> L.	1		x		x		x		x
<i>Medicago lupulina</i> L.	8				x		x		x
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	9				x		x		x
<i>Vicia sativa</i> L.	10				x		x		x
<i>Cichorium intybus</i> L.	6						x		x
<i>Galium mollugo</i> L.	4						x		x
<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	6						x		x
<i>Plantago lanceolata</i> L.	11						x		x
<i>Verbascum lychnitis</i> L.	11						x		x
<i>Geum urbanum</i> L.	4								x
<i>Glechoma hederacea</i> L.	8								x
<i>Lamium album</i> L.	12								x
<i>Ranunculus repens</i> L.	12								x
<i>Reseda luteola</i> L.	12								x
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	9								x
<i>Veronica persica</i> Poir.	9								x
Graminées									
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.)		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Dactylis glomerata</i> L.		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Schedonorus arundinaceus</i> Schreb.		x	x	x	x	x	x	x	x

Les traits floraux ont été mesurés au pic de floraison de chaque espèce, sur au moins cinq ou dix fleurs prélevées sur des plantes distinctes, respectivement pour les espèces spontanées (non semées) et semées. Les fleurs ont été échantillonnées tôt le matin et placées dans l'eau pendant au moins une heure avant d'être observées. Les fleurs ont été disséquées sous une loupe binoculaire reliée à une caméra, puis mesurées avec un logiciel d'analyse d'images. Nous avons mesuré le diamètre de la fleur ou de l'inflorescence (pour les fleurs groupées) sous loupe binoculaire ou avec une règle pour les fleurs d'un diamètre supérieur à 20 mm. La quantité de nectar floral a été quantifiée sur une échelle à trois niveaux (0 = aucun, 1 = un peu, 2 = beaucoup). La profondeur du nectar a été mesurée comme étant la distance entre la partie supérieure du périanthe et la partie supérieure de la zone dans laquelle le nectar s'accumule. Ces mesures ont été complétées par des mesures de traits publiées dans la littérature. Ceci concerne la couleur principale des fleurs et la présence d'un motif de réflexion des UV (Kühn *et al.*, 2004). Chaque trait a pu être renseigné pour 95% des espèces au minimum (151 espèces observées), sauf pour la profondeur du nectar qui n'est renseignée que pour 81% des espèces mais qui représentent 99,6% de la couverture végétale totale.

Analyses statistiques

Caractérisation taxonomique et fonctionnelle des mélanges semés

Dans un premier temps, une analyse des coordonnées principales (PCOA) a été réalisée pour identifier les principales différences de composition taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales entre les différents mélanges sur la période d'étude. La PCOA a d'abord été réalisée sur les communautés décrites sur la base du pourcentage de couverture du sol (ou de la proportion de graines dans le mélange semé en 2013). Une deuxième PCOA a ensuite été réalisée sur la composition fonctionnelle des communautés, dans laquelle les communautés ont été décrites sur la base des moyennes des valeurs de traits listés précédemment pondérées par le recouvrement relatif de chaque espèce (CWM, community weighted-mean of traits). Les données relatives aux traits étant exprimées dans différentes unités, les valeurs des CWM ont été standardisées entre 0 et 1 afin de faciliter la comparaison des traits exprimés dans différentes unités. Nous avons utilisé la distance de Bray-Curtis comme mesure de dissimilarité.

Comment la richesse spécifique initiale et la diversité fonctionnelle des différents mélanges de plantes affectent-elles la dynamique pluriannuelle des communautés végétales ?

Nous avons comparé la capacité des différents mélanges à favoriser les interactions avec les niveaux trophiques supérieurs, en analysant la dynamique des communautés végétales sur une période de quatre ans. Les communautés végétales, composées des espèces initialement semées et des espèces arrivant spontanément, ont été caractérisées sur la base de la diversité fonctionnelle réalisée, de la richesse des espèces et de l'équitabilité des espèces de Simpson.

Nous avons caractérisé la diversité fonctionnelle en calculant la dispersion fonctionnelle, définie comme la distance moyenne pondérée par l'abondance des espèces individuelles par rapport au centroïde de toutes les espèces dans l'espace des traits. Cet indice reflète la diversité des niches écologiques. La redondance fonctionnelle initiale des mélanges a été calculée comme la différence entre l'indice de Simpson et la diversité quadratique de Rao (de Bello *et al.*, 2007). Cette caractérisation fonctionnelle a été étendue aux mélanges semés en 2013 sur la base de leur composition semencière. Nous avons analysé la capacité des mélanges de plantes à favoriser les arthropodes, en calculant la diversité fonctionnelle sur la base des traits suivants impliqués dans les interactions avec les arthropodes : diamètre de la fleur ou de l'inflorescence, quantité de nectar floral, profondeur du nectar, présence de nectar extrafloral, date du début de la floraison, durée de la floraison, couleur de la fleur, présence d'un motif de réflexion des UV, hauteur végétative, hauteur de floraison et distribution des feuilles (en rosette ou le long de la tige).

Méthode de sélection des modèles

Trois variables de réponse ont été étudiées : la diversité fonctionnelle réalisée, la richesse des espèces et l'équitabilité de Simpson des communautés végétales exprimées. Une procédure de sélection de modèle a été utilisée pour relier ces variables aux caractéristiques initiales du mélange : richesse spécifique initiale (faible, moyenne, élevée), diversité fonctionnelle initiale (faible ou élevée), liste d'identité des espèces (deux listes) et *temps* (en années depuis le semis) en tant que covariable.

Nous avons testé nos hypothèses avec des modèles mixtes linéaires pour les variables à réponse continue, et des modèles mixtes linéaires généralisés pour les variables discrètes. Les modèles comprenaient soit le traitement ($n = 8$ mélanges $\times$ 6 répétitions = 48), soit le nombre de répétitions (1 à 6) ou le nombre de blocs (1 à 3) comme effet aléatoire. Tous les modèles ont été exécutés trois fois et le modèle le plus parcimonieux (selon le critère d'information bayésien, BIC le plus bas) a été retenu. En utilisant une procédure d'inférence multimodèle, nous avons testé des modèles incluant toutes les combinaisons possibles des prédicteurs et leurs interactions avec le *temps*, en les classant selon le BIC ajusté par des méthodes de maximum de vraisemblance.

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R, version 3.1.3 (R Development Core Team, 2015) et les packages *vegan*, *FD*, *lme4*, *MuMin* et *emmeans*). Un diagnostic des résidus a été réalisé pour tous les modèles avec le package *DHARMA*.

RESULTATS

Caractérisation taxonomique et fonctionnelle des mélanges semés

En 2013, la diversité fonctionnelle semée basée sur la composition semencière diffère significativement entre les quatre types de mélange ($P = 9,9 \cdot 10^{-3}$), sans effet de la liste d'espèces ($P = 0,54$). Après les tests post-hoc de Tukey, la diversité fonctionnelle était la plus faible pour les mélanges D-Rm et la plus élevée pour les mélanges D+R-, D+Rm et D+R+ (Tableau I). Lorsque la diversité fonctionnelle était maintenue élevée lors de la construction des mélanges, une augmentation de la richesse spécifique a effectivement entraîné une augmentation de la redondance fonctionnelle, qui diffère de manière significative entre les quatre types de mélanges ($P = 2,19 \cdot 10^{-4}$).

Une première PCOA a été réalisée pour analyser la diversité de la composition botanique (pourcentage de couverture) dans les communautés végétales exprimées au cours des quatre années de l'étude. Les trois premiers axes représentent 49,3% de la variance totale observée entre les communautés végétales. Les axes 1 et 2 distinguent clairement les mélanges selon la liste d'espèces avec laquelle ils ont été élaborés. Les communautés observées la première année après le semis (2014) se distinguent de celles observées au cours des trois années suivantes. Il n'y a pas de distinction claire entre les types de mélanges. Lorsque la PCOA est réalisée sur la composition fonctionnelle des communautés végétales (CWM), les trois premiers axes représentent 67,5 % de la variance totale. Là encore, les communautés observées en 2014 se distinguent de celles observées les autres années sur l'axe 1, mais il n'y a plus de distinction selon la liste d'identité des espèces.

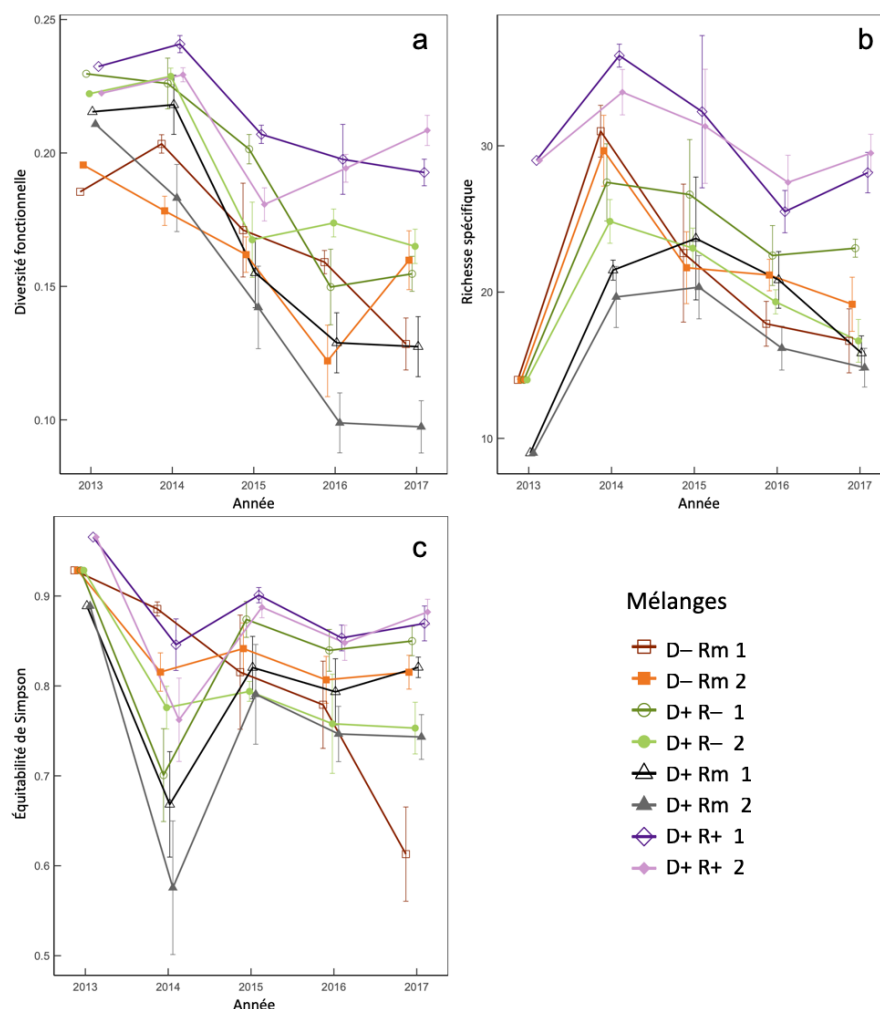
Comment la richesse spécifique et le niveau de diversité fonctionnelle des mélanges affectent-ils la dynamique pluriannuelle des communautés ?

Le modèle expliquant le mieux la dynamique de la diversité fonctionnelle sur toute la période d'étude, sélectionné avec la procédure d'inférence multimodèle, comprenait la diversité fonctionnelle initiale ($P = 2,24 \cdot 10^{-3}$), l'interaction « temps $\times$ richesse initiale des espèces » ($P < 10^{-4}$) et la richesse initiale des espèces, mais ce dernier effet n'est pas significatif. En général, les mélanges présentant une diversité fonctionnelle initiale élevée et faible (D+ comparé à D-) sont restés significativement différents. Cependant, la diversité fonctionnelle a diminué à un rythme dépendant de la richesse spécifique initiale semée (Figure 1a). La diminution de la diversité fonctionnelle a été la plus importante pour les mélanges présentant la plus faible richesse spécifique initiale (R-), intermédiaire pour ceux présentant une richesse intermédiaire (Rm) et la plus faible pour ceux présentant la plus grande richesse spécifique (R+). L'effet « identité » de liste des espèces n'a pas été retenu. Quelle que soit donc la liste

des espèces utilisée pour créer les mélanges, une grande richesse spécifique garantit le maintien d'un niveau élevé de diversité fonctionnelle.

Figure 1. Dynamique de la structure taxonomique et fonctionnelle des mélanges (moyenne+ erreur standard). Les données de 2013 sont basées sur les mélanges de semences, et celles des années suivantes concernent les communautés végétales exprimées. Les mélanges ont une diversité fonctionnelle initiale faible ou élevée (D– ou D+), une richesse spécifique initiale faible, moyenne ou élevée (R–, RM ou R+) et sont composés de deux listes d'espèces distinctes (1 ou 2).

(Dynamics of the taxonomic and functional structures of the plant assemblages (means $\pm$ standard errors). The data for 2013 are based on the seed mixtures sown, and the data for the next four years were obtained from field observations. Plant mixtures have a low or high initial functional diversity (LF or HF), a low, medium or high initial species richness (LS, MS or HS) and are composed of species from two different lists (1 or 2).



La richesse spécifique observée dans les communautés varie significativement avec le temps, la richesse spécifique initiale et la diversité fonctionnelle initiale en interaction avec le temps. Aucun effet de la liste d'identité des espèces n'a été détecté. Le nombre d'espèces semées a un effet majeur, et les mélanges R+ contenant initialement 29 espèces sont restés les plus riches tout au long de l'essai (Figure 1b). Les premières années, les communautés végétales se distinguent nettement selon leur richesse initiale, mais cette richesse décroît ensuite à un rythme dépendant de la diversité fonctionnelle initiale. La perte d'espèces est moins marquée dans les mélanges présentant une grande diversité fonctionnelle initiale ($P = 3,05 \cdot 10^{-3}$).

Comme toutes les espèces ont été semées en proportions équivalentes, en termes de nombre de graines, l'équitabilité des espèces de Simpson est très élevée dans chacun des mélanges de graines semés, mais des différences sont apparues sur les communautés exprimées (Figure 1c). En général, l'équitabilité est la plus élevée dans les mélanges R+ et la plus faible dans les mélanges R- ($P < 10^{-4}$). Comme la richesse des espèces, l'équitabilité a diminué avec le temps. La diversité fonctionnelle initiale a eu un léger effet négatif ($P < 10^{-4}$) mais l'équitabilité a moins diminué au fil du temps dans les mélanges D+ que dans les mélanges D-, en raison d'une interaction négative entre la diversité fonctionnelle et le temps ($P < 10^{-4}$).

DISCUSSION

Nous avons conçu huit mélanges de plantes qui diffèrent en termes de richesse spécifique et de diversité fonctionnelle et comparé la dynamique des communautés exprimées durant quatre ans. La bonne correspondance entre la diversité fonctionnelle théoriquement souhaitée et celle réalisée au début de l'expérience contraste avec d'autres travaux (Hatt *et al.*, 2017) et peut refléter le fait que les espèces ont été semées en proportions égales en terme de nombre de graines plutôt qu'en termes de masse. Dans la littérature scientifique, la majorité (82 %) des travaux sur les bandes fleuries n'a pas duré plus de deux ans (Holland *et al.*, 2017). Notre étude de quatre ans a permis de saisir la dynamique de succession à moyen terme des mélanges semés et les conséquences sur la structure et la composition fonctionnelles. En général, nous avons constaté de forts effets de la richesse spécifique initiale sur la dynamique fonctionnelle des mélanges, notamment en termes de diversité fonctionnelle exprimée, probablement en raison des effets stabilisateurs de la redondance générée par une plus grande richesse en espèces. Nos résultats étaient valables pour deux listes d'espèces distinctes, ce qui renforce le caractère générique de nos résultats.

La diversité fonctionnelle exprimée, basée sur les traits impliqués dans les interactions plantes-arthropodes, est restée plus élevée tout au long de l'essai dans les mélanges riches en espèces (R+) que dans les mélanges pauvres en espèces (R-), confirmant la première de nos hypothèses. Les trois types de mélanges à forte diversité fonctionnelle (D+) avaient une diversité fonctionnelle initiale plus élevée que les mélanges D- ; leur diversité fonctionnelle a décru moins rapidement lorsqu'ils étaient initialement riches en espèces. Après quatre ans, la diversité fonctionnelle exprimée des mélanges D+R- (diversité fonctionnelle initiale élevée, richesse initiale faible) était encore plus faible que celle des mélanges D-Rm, qui présentaient une faible diversité fonctionnelle initiale mais une richesse spécifique intermédiaire.

Dans nos mélanges, la richesse initiale a été manipulée de manière à maintenir la diversité fonctionnelle constante, de sorte qu'un gradient de redondance fonctionnelle a été établi. Ainsi, tous les mélanges ont progressivement perdu des espèces au cours de la période de quatre ans, mais ceux qui présentaient un degré plus élevé de redondance fonctionnelle ont maintenu leurs fonctions pendant cette période. Cet effet d'assurance explique le maintien de niveaux plus élevés de diversité fonctionnelle au cours du temps.

En outre, moins d'espèces ont été perdues au fil du temps pour des niveaux plus élevés de diversité fonctionnelle semée. De même, alors que l'équitabilité des espèces était initialement élevée pour les huit mélanges, elle a moins diminué au cours du temps dans les situations où la diversité fonctionnelle semée était élevée. Cela suggère qu'il y a une plus grande probabilité que certaines espèces deviennent dominantes dans les mélanges pauvres en espèces, les abondances restantes plus uniformément réparties dans les mélanges riches. Cette dynamique temporelle de la richesse et de l'équitabilité des espèces a renforcé l'effet d'assurance de la redondance fonctionnelle et a eu un effet stabilisateur global sur la diversité fonctionnelle des mélanges et leur capacité supposée à favoriser les interactions avec les niveaux trophiques supérieurs.

Dans des études précédentes (Roscher *et al.*, 2014), des communautés expérimentales semées initialement avec différentes diversités de plantes et compositions d'espèces ont montré une convergence de la richesse et de la composition fonctionnelle au cours du temps. Dans nos travaux, ce n'était le cas que pour les mélanges présentant une richesse spécifique faible ou intermédiaire (9 ou 14 espèces). Les mélanges D+R+, qui ont été semés avec les niveaux les plus élevés de richesse (29 espèces) et de diversité fonctionnelle, sont restés remarquablement distincts des autres mélanges et ont conservé leur grande diversité. Ce résultat inattendu peut provenir du fait que nous avons exploré une gamme plus large de richesse spécifique (de 9 à 29) que dans les études précédentes (par exemple de 1 à 16 dans l'expérience de Léna, Roscher *et al.*, 2014). Ce résultat a des implications importantes pour la création d'habitats fonctionnellement diversifiés dans les agroécosystèmes, comme des bandes fleuries, car il montre qu'il est possible d'obtenir des communautés végétales fonctionnellement diversifiées sur plusieurs années en semant un nombre d'espèces suffisamment important. Ici, nous avons utilisé les traits fonctionnels des plantes pour appréhender la capacité des bandes fleuries à soutenir des niveaux trophiques supérieurs, sans caractériser directement ces interactions. Il reste néanmoins nécessaire de caractériser comment ces bandes ont favorisé en réalité les arthropodes, tels que les prédateurs et parasitoïdes, et leurs conséquences en terme de contrôle biologique dans les cultures adjacentes.

CONCLUSIONS

Nous avons étudié les effets de la richesse des espèces semées et de la diversité fonctionnelle des différents mélanges sur leur capacité à fournir des ressources et des habitats diversifiés pour les niveaux trophiques supérieurs, comme des arthropodes prédateurs et parasitoïdes. En comparant des mélanges présentant différents niveaux initiaux de diversité fonctionnelle et de richesse des espèces, nous constatons que la richesse initiale des espèces et la diversité fonctionnelle initiale contribuent toutes deux à la dynamique pluriannuelle de la diversité fonctionnelle. Premièrement, la perte d'espèces au fil du temps était plus faible pour les mélanges présentant une grande diversité fonctionnelle semée, dans lesquels l'équitabilité des espèces s'est maintenue à des niveaux élevés. Deuxièmement, les mélanges riches en espèces présentaient un degré plus élevé de redondance fonctionnelle et leur diversité fonctionnelle est restée plus élevée au cours du temps. Outre les effets des conditions initiales, nous n'avons pas étudié l'effet de la gestion de ces habitats. La date et la fréquence de fauche sont par exemple des leviers efficaces à long terme pour gérer les espèces compétitives, limiter le taux de perte des espèces semées et limiter l'expansion des espèces arrivant spontanément (Kirmer *et al.*, 2018).

Ce travail fournit des informations utiles sur la création et la restauration de communautés végétales multifonctionnelles et pluriannuelles qui soutiennent les niveaux trophiques supérieurs, comme des bandes fleuries, et le service de lutte biologique associé. Les communautés végétales présentant des niveaux élevés de diversité taxonomique et fonctionnelle renforcent la diversité et la multifonctionnalité à tous les niveaux trophiques (Lefcheck *et al.*, 2015). Ces objectifs peuvent être atteints en semant des mélanges présentant un niveau initial élevé de diversité des espèces et de diversité fonctionnelle, garantissant une plus grande stabilité des communautés exprimées.

RÉFÉRENCES

- Balzan, M., Bocci, G., Moonen, A.-C., 2014 - Augmenting flower trait diversity in wildflower strips to optimise the conservation of arthropod functional groups for multiple agroecosystem services. *J. Insect Conserv.*, 18, 713-728.
- de Bello, F., Leps, J., Lavorel, S., Moretti, M., 2007 - Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities. *Community Ecology* 8, 163-170.
- Ebeling, A., Rzanny, M., Lange, M., Eisenhauer, N., Hertzog, Weisser, W.W., 2018 - Plant diversity induces shifts in the functional structure and diversity across trophic levels. *Oikos*, 127, 208-219.
- Gardarin, A., Plantegenest, M., Bischoff, A., Valantin-Morison, M., 2018 - Understanding plant-arthropod interactions in multitrophic communities to improve conservation biological control: useful traits and metrics. *J. Pest Sci.*, 91, 943-955.
- Griffiths, G.J.K., Holland, J.M., Bailey, A., Thomas, M.B., 2008 - Efficacy and economics of shelter habitats for conservation biological control. *Biol. Control*, 45, 200-209.
- Haaland, C., Naisbit, R.E., Bersier, L.F., 2011. Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conserv. Divers.*, 4, 60-80.
- Hatt, S., Lopes, T., Boeraeve, F., Chen, J., Francis, F., 2017. Pest regulation and support of natural enemies in agriculture: Experimental evidence of within field wildflower strips. *Ecol. Eng.*, 98, 240-245.
- Holland, J.M., 2004 - The environmental consequences of adopting conservation tillage in Europe: reviewing the evidence. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 103, 1-25.
- Holland, J.M., Douma, J.C., Crowley, L., James, L., Kor, L., Stevenson, D.R.W., Smith, B.M., 2017 - Semi-natural habitats support biological control, pollination and soil conservation in Europe. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 37, 23.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, *et al.*, 2011 - High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature*, 477, 199-U196.
- Junker, R.R., Blüthgen, N., Brehm, T., Binkenstein, J., Paulus, J., Schaefer, H.M., Stang, M., 2013 - Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Funct. Ecol.*, 27, 329-341.
- Kirmer, A., Rydgren, K., Tischew, S., 2018 - Smart management is key for successful diversification of field margins in highly productive farmland. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 251, 88-98.
- Kühn, I., Durka, W., Klotz, S., 2004 - BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. *Divers. Distrib.*, 10, 363-365.
- Lefcheck, J.S., Byrnes, J.E.K., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J.N., Eisenhauer, N., Hensel, M.J.S., Hector, A., Cardinale, B.J., Duffy, J.E., 2015 - Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 6, 7.
- Loreau, M., Mouquet, N., Gonzalez, A., 2003. Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 100, 12765-12770.
- Marshall, E., Thomas, C.F., Joenje, W., Kleijn, D., Schippers, P., Burel, F., le Coeur, D., 1994 - Extending field boundary habitats to enhance farmland wildlife and improve crop and environmental protection in arable farming systems. Proceedings of the third congress of the European Society for Agronomy, Padova, Padova, 1994.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gerighausen, U., Schmid, B., 2014- Different assembly processes drive shifts in species and functional composition in experimental grasslands varying in sown diversity and community history. *Plos One*, 9, 12.
- Uyttenbroeck, R., Hatt, S., Piqueray, J., Paul, A., Bodson, B., Francis, F., Monty, A., 2015 Creating perennial flower strips: think functional! In: Cimpeanu, S.M., Fintineru, G., Beciu, S. (Eds.), Conference Agriculture for Life, Life for Agriculture. Elsevier Science Bv, Amsterdam, pp. 95-101.
- Uyttenbroeck, R., Piqueray, J., Hatt, S., Mahy, G., Monty, A., 2017 - Increasing plant functional diversity is not the key for supporting pollinators in wildflower strips. *Agr. Ecosyst. Environ.*, 249, 144-155.
- Wäckers, F.L., van Rijn, P.C.J., Bruin, J., 2005 - *Plant-provided food for carnivorous insects*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.