

UNIVERSITÉ FRANÇOIS – RABELAIS DE TOURS

ÉCOLE DOCTORALE « Sciences de l'Homme et de la Société »

UMR - 7324 - Cités TERritoires Environnement Sociétés

THÈSE présentée par : Clémence CHAUDRON

soutenue le : 14 décembre 2016

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'université François – Rabelais de Tours**

Discipline/ Spécialité : Sciences de l'Environnement

La flore de l'interface route – champ cultivé : Influence des pratiques de gestion et de la structure du paysage

THÈSE dirigée par :

Mme DI PIETRO Francesca
Mr WANTZEN Karl Matthias

Maître de conférences HDR, Université François–Rabelais de Tours
Professeur des universités, Université François–Rabelais de Tours

RAPPORTEURS :

Mr DUTOIT Thierry
Mme MACHON Nathalie

Directeur de recherche, UMR CNRS IMBE
Professeur des universités, Muséum National d'Histoire Naturelle

JURY :

Mr CORDEAU Stéphane
Mr DANIEL Hervé
Mme DI PIETRO Francesca
Mr DUTOIT Thierry
Mr FRANCOIS Denis
Mme MACHON Nathalie
Mr MARTOUZET Denis
Mme VANPEENE Sylvie

Chargé de recherche, INRA de Dijon
Maître de conférences, Agrocampus Ouest d'Angers
Maître de conférences, Université François–Rabelais de Tours
Directeur de recherche, UMR CNRS IMBE
Directeur de recherche, IFSTTAR, Nantes
Professeur des universités, Muséum National d'Histoire Naturelle
Professeur des universités, Université François–Rabelais de Tours
Ingénieur chercheur (ICPEF), IRSTEA d'Aix-en-Provence

« Il y a des fleurs partout pour qui veut bien les voir »

Henri Matisse

Remerciements

Avant de terminer cette belle histoire, comment ne pas remercier tous ceux qui ont contribué à ce travail. Le tout maintenant c'est de n'oublier personne...

Mes remerciements vont en premier lieu à mes directeurs de thèse, Francesca Di Pietro et Karl Matthias Wantzen, qui m'ont ouvert les portes vers ce monde fascinant qu'est la recherche et m'ont apporté de précieux conseils. Je tiens à te remercier en particulier Francesca, pour la confiance que tu m'as accordée et pour m'avoir laissé explorer différentes pistes de recherche.

Un grand merci à Rémi Perronne, que j'ai rencontré à mon premier colloque ECOVEG et que je n'ai pas épargné avec toutes mes questions pendant ces années de thèse ! Mais c'est toi qui l'a dit : « il faut s'en poser des questions ! » Merci pour les échanges enrichissants, tes conseils lors des phases de terrain, pendant les analyses, les moments de doute... La liste serait bien trop longue ...

Je remercie également Bruno Chauvel, et oui je sais bien que tu n'aimes pas les remerciements mais un jour il faudra bien que tu les acceptes car crois le, tu as fait beaucoup. En passant par ton accueil au sein de ton labo, les nombreux échanges, et pour avoir cru en moi ! Merci aussi à Sébastien Bonthoux, qui m'a aiguillé tout au long de ces années, tant dans les stats que dans ma réflexion, l'écriture, et bien d'autres choses... Je remercie aussi Francis Isselin car même over booké tu as su prendre le temps qu'il fallait.

Mes remerciements vont également aux autres membres de mon comité de pilotage, Caroline Le Bris, Nathalie Machon et Didier Lecoer, qui m'ont aidée dans ma démarche scientifique.

Je remercie les membres du jury, Thierry Dutoit, Nathalie Machon, Denis François, Séphane Cordeau, Hervé Daniel et Sylvie Vanpeene, qui ont accepté de lire et d'évaluer ce travail.

Je remercie chaleureusement François Botté, pour son aide en botanique, les soirées et les week-ends devant la bino à regarder des bouts de plante... Qu'aurais-je fais sans toi ! On se la fera notre clef d'identification microscopique ! Merci aussi pour les parties de rigolade et les bons moments autour d'une bière ! Je tiens également à remercier Emilie Cadet pour m'avoir appris à identifier les graines. Merci aux étudiants sans qui la collecte des données n'aurait

pas été possible : Landeline, Florian, Camille, Leslie, Flavie, Mathieu, Luc, Nathan, Mathilde, Matthias, Mallauray, Venceslas, Mathieu, Ludovic et Quentin.

Mes remerciements vont aussi aux conseillers des groupements de développement agricole, Jean-Yves Laurandin et Franck Paineau, qui nous ont conseillés et aidés dans les enquêtes. Un grand merci à tous les agriculteurs qui nous ont renseignés sur leurs pratiques agricoles et nous ont permis de travailler dans leurs parcelles, en particulier, Mr Mullot, Mr Fuseau et Mr Denonnain. Merci au référent du service territorial d'aménagement du Sud-Est d'Indre-et-Loire, Ludovic Ridet, pour ses précieux renseignements sur les modalités de fauchage et son aide dans la mise en place des protocoles de terrain.

Merci à l'équipe de Grandmont ! Catherine, Nina et Sabine, pour les moments de partage et pour votre écoute. Et à toi Martine, merci pour ton soutien, tes conseils, ta joie de vivre, les moments de rigolade et bien d'autres choses... Je tiens à remercier chaleureusement tous les membres de l'équipe géol, qui m'ont accueillie dans leur belle famille. Un merci tout particulier à Isa, pour les fous rires et la petite place au frais l'été. Merci à Yann et Keyvan pour leur aide inconditionnelle en informatique !

Marion et Pauline, qui tant bien que mal ont essayé de me sortir de mon travail... Merci les filles pour les moments de décompression, pour votre soutien, les fous rires et les pétages de câble à trois ! Marion, on s'est soutenues dès le début, merci d'avoir été là jusqu'au bout...

Merci à Anne, Marie et Steph, qui m'ont apporté tout leur soutien pendant cette thèse. Françoise... comment vous remercier... Si ce travail est là aujourd'hui, c'est bien grâce à vous. Merci pour votre aide, votre présence et votre écoute.

Enfin, un grand merci à ma famille qui m'a épaulée lors de cette thèse. Merci Manuel, pour les week-ends de détente à l'improviste, les aides multiples que tu m'as apportées au cours de cette thèse. Merci Elise, english sister ! Et bien sûr, mes parents, merci pour votre écoute inconditionnelle, votre soutien et votre confiance ; le choix d'une voie n'arrive pas par hasard, vous m'avez appris à regarder la nature, à l'aimer, à l'appivoiser... elle est tellement belle que je ne pouvais passer à côté sans me questionner et l'étudier.

A mes parents
A Françoise

Résumé

Les bords de route constituent un des principaux habitats herbacés et linéaires des paysages agricoles de plaine cultivée, au sein desquels les patrons de biodiversité ont subi de profonds changements au cours du 20^{ème} siècle. Différentes espèces devenues rares ont trouvé refuge au sein de ces bordures et des programmes de gestion différenciée ont été mis en place pour conforter cette fonction d'habitat. Toutefois, les bords de route constituent également un habitat favorable à des populations d'espèces adventices concurrentes des plantes cultivées, se dispersant en grande partie au moyen de leurs graines. L'objectif de cette thèse est de mesurer les effets de la structure du paysage et des pratiques de gestion sur la flore de l'interface route – champ cultivé. Afin d'identifier et de comprendre les mécanismes impliqués dans l'assemblage des espèces sous contrainte des pratiques de gestion du bord de route, nous avons couplé l'étude de la végétation exprimée et l'évaluation du processus de dispersion des graines. Nous identifions trois compartiments de l'interface route – champ cultivé : la berme, le talus et la bordure intérieure du champ.

Les résultats montrent que la structure du paysage passé, comparativement à celle actuelle, explique davantage la richesse spécifique des trois compartiments, en particulier celle de la berme, dominée par des espèces pérennes. Ceci suggère que les communautés végétales de l'interface route – champ cultivé ont une réponse temporellement décalée vis-à-vis des changements paysagers, ce qui souligne l'importance des programmes de gestion actuels visant à maintenir la biodiversité.

Nous mettons en évidence qu'il existe un effet majeur des pratiques de fauche de la berme, en particulier de la fauche tardive, à la fois sur la flore de la berme et celle du bord de champ. Sur la berme, une fauche tardive favorise la dominance d'espèces nitrophiles, augmente le nombre d'espèces et l'abondance des graines dans la pluie de graine, mais n'augmente pas la richesse spécifique de la végétation exprimée. A contrario, nous constatons que cette pratique a pour effet d'augmenter la richesse spécifique de la végétation exprimée sur le talus et le bord de champ, et sur ce dernier, la dominance d'espèces compétitrices et l'abondance d'une espèce adventice jugée problématique (*Cirsium arvense* (L.) Scop.).

Si un retard de la première période de fauche peut permettre à un plus grand nombre d'espèces de produire des graines, nos résultats suggèrent qu'une seule espèce disperserait davantage de graines de la berme vers le bord de champ (*Dactylis glomerata* L.). Néanmoins, nous constatons que le matériel de fauche utilisé en bord de route pourrait jouer un rôle dans la dispersion des graines en direction de la parcelle cultivée.

Les pratiques de fauches effectuées sur le talus ne semblent pas présenter d'effet majeur sur la flore de ce compartiment, en revanche, nous montrons qu'une diminution de la fréquence de fauche sur ce dernier augmente l'abondance d'une espèce adventice jugée problématique au niveau du bord de champ (*Convolvulus arvensis* L.). Par ailleurs, nos résultats suggèrent qu'il existe une dérive d'herbicides du bord de champ vers le talus, qui n'atteindrait cependant pas la berme.

La complémentarité des approches utilisées ici nous invite à penser que la fauche tardive n'est pas le levier de gestion optimal pour favoriser la diversité végétale des communautés du bord de route, et que les pratiques de fauche influencent aussi la flore de la bordure intérieure du champ. Afin de limiter l'influence croisée des pratiques de gestion du bord de route et du bord de champ sur les communautés végétales, nous suggérons des stratégies de gestion réfléchies à l'échelle de l'ensemble de l'interface route – champ cultivé.

Mots-clés : Bord de route, Berme, Talus, Bord de champ, Communautés végétales, Dispersion des graines, Fauchage, Pratiques agricoles, Changements paysagers

Résumé en anglais

Road verges constitute the main herbaceous and linear habitats of crop field landscapes within which patterns of biodiversity have undergone dramatic changes throughout the 20th century. Different species which have become rare have found refuge in these verges and various management schemes have been set up to strengthen this habitat function. However, road-side verges also constitute a favourable habitat for populations of weed species which compete with arable crops and mainly disperse through their seeds. The aim of this thesis was to measure the effects of landscape structure and management practices on the flora of the road-field boundary. To identify and understand the mechanisms involved in the species assemblage under the pressure of managing roadside verges, we investigated both the vegetation expressed and the process of seed dispersal. We identified three road-arable field elements: the berm, the embankment and the inner field margin.

The results show that the landscape structure of the past compared to the present best explains the specific richness of the three elements, in particular that of the berm dominated by perennial species. This suggests that plant communities of road-field boundaries have a time lagged response to landscape changes, which underlines the importance of current management schemes aimed at maintaining biodiversity.

We highlighted that there was a major effect of berm mowing practices, in particular of late mowing, both on the flora of the berm and that of the inner field margin. Late mowing of the berm promoted the dominance of nitrophilous species, increased the number of species and the quantity of seeds in the berm seed rain, but did not increase the specific richness of the vegetation expressed. On the other hand, we noticed that this practice increased the specific richness of the vegetation expressed on the embankment and inner field margin, and for the latter the dominance of competitive species and the abundance of weeds considered problematic (*Cirsium arvense* (L.) Scop.).

Although delaying the first mowing can enable more species to set seed, our results suggest that only one species dispersed more seeds from the berm to the inner field margin (*Dactylis glomerata* L.). However, we noticed that the equipment used to mow roadside verges could play a role in seed dispersal towards the arable field.

The mowing practice on the embankment did not have a major effect on the flora of this zone. However, we did highlight that reducing the mowing frequency of the embankment increased the abundance of weed species considered problematic in the inner field margin

(*Convolvulus arvensis* L.). Furthermore, our results suggest that there is a drift of herbicides from the inner field margin to the embankment, which does not reach the berm.

The complementarity of the methods used here leads us to think that late mowing is not the optimal method to promote the diversity of plant communities of road verges and that mowing practices also influence the flora of inner field margin. To limit the cross-influence of management practices carried out on road verge and field margin on plant communities, we recommend well thought out strategies at the scale of the road-field boundary.

Keywords: Road verge, Berm, Embankment, Inner field margin, Plant communities, Seed dispersal, Mowing, Agricultural practices, Landscape changes

Table des matières

Liste des tableaux	19
Liste des figures	21
Liste des annexes.....	24
Liste des valorisations	25
Introduction : problématique, cadre théorique et objectifs de la thèse...	29
1 Les impacts du réseau routier sur la biodiversité	32
1.1 Qu'est-ce qu'une dépendance verte ?.....	33
1.1.1 Un espace étroit et compartimenté	33
1.1.2 Un espace géré	35
1.2 Les fonctionnalités écologiques du bord de route	36
1.2.1 Le bord de route : un habitat préférentiel pour certaines espèces	36
1.2.2 Le bord de route : un corridor facilitant le mouvement des espèces entre les éléments du paysage	37
1.2.3 Les fonctionnalités écologiques des bords de route dans les paysages agricoles : un enjeu pour la biodiversité.....	38
2 L'écologie des communautés : concepts et cadre théorique de réflexion	41
2.1 Caractériser la composition des communautés	41
2.2 L'assemblage des espèces au sein d'habitats perturbés : cadre théorique	42
2.2.1 De la théorie neutre à l'écologie du paysage.....	42
2.2.1.1 Apports de la théorie neutre de la biodiversité	42
2.2.1.2 Apports de l'écologie du paysage	43
2.2.2 De la théorie des niches écologiques à la théorie des perturbations	45
2.2.2.1 Apports de la théorie des niches écologiques	45
2.2.2.2 Apports de la théorie des perturbations	46
2.3 L'apport de l'approche fonctionnelle	48
2.4 Un cadre conceptuel unificateur.....	50
3 Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit.....	52
3.1 Objectifs généraux.....	52
3.2 Questions, hypothèses et organisation du manuscrit.....	53
3.2.1 Questions et hypothèses	53
3.2.2 Organisation du manuscrit	58

Méthode de collecte des données	61
1 Contexte territorial	63
1.1 Le département d’Indre-et-Loire : un territoire dominé par l’activité agricole	63
1.2 La gestion différenciée des bords de routes départementales	65
2 Stratégie d’échantillonnage	67
2.1 Choix de la zone d’étude	67
2.2 Choix des secteurs et des sites d’étude.....	69
3 Facteurs paysagers : sites étendus	71
3.1 Relevés botaniques	71
3.2 Etude cartographique.....	72
3.2.1 Occupation du sol passée	73
3.2.2 Occupation du sol actuelle	74
3.2.3 Classes d’occupation du sol communes aux deux périodes.....	74
4 Facteurs de gestion : sites restreints	75
4.1 Relevés botaniques.....	75
4.2 Enquêtes	76
5 Dispersion des graines : choix des parcelles	77
5.1 Mesure de la dispersion des graines en fonction de la période de fauche.....	77
5.2 Suivi de dispersion des graines par le matériel de fauche.....	78
 Partie 1 : Influence de la structure du paysage passé et actuel sur les communautés végétales de l’interface route – champ cultivé	 81
1 Introduction	86
2 Materials and methods	89
2.1 Study sites	89
2.2 Vegetation survey.....	90
2.3 Landscape variables	91
2.4 Statistical analyses.....	92
3 Results	93
3.1 Influence of past and current landscape structures on plant communities of road-field boundaries.....	94
3.2 Influence of buffer size on plant communities of road-field boundaries	98
3.3 Response of road-field elements to landscape structures.....	99
4 Discussion	100

5	Conclusion.....	101
	Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur l'assemblage des espèces de l'interface route – champ cultivé	113
1	L'influence de la compartimentation et des pratiques de gestion sur la composition taxonomique des communautés végétales de l'interface route – champ cultivé.....	115
1.1	Introduction	118
1.2	Material and Methods.....	121
1.2.1	Study sites	121
1.2.2	Sampling design and vegetation surveys	122
1.2.3	Management practices.....	122
1.2.4	Statistical analyses.....	123
1.2.4.1	Plant communities within and between road-field elements	123
1.2.4.2	Influence of road-field management practices within and between elements	124
1.2.4.3	Influence of management practices on the abundance of generalist species in field margins	125
1.3	Results	126
1.3.1	Plant communities within and between road-field elements.....	126
1.3.2	Influence of road-field management practices on plant communities within and between elements	127
1.3.3	Influence of management practices on the abundance of generalist species in field margins.....	130
1.4	Discussion	131
1.4.1	Plant communities within and between road-field elements.....	131
1.4.2	Influence of road-field management practices on plant communities within and between elements	131
1.4.3	Influence of management practices on the abundance of generalist species in field margins.....	132
1.5	Conclusions	133
2	La réponse fonctionnelle des communautés végétales à la compartimentation et aux pratiques de gestion et de l'interface route – champ cultivé	147
2.1	Introduction	150
2.2	Material and Methods.....	156

2.2.1	Study site	156
2.2.2	Sampling design and vegetation survey	156
2.2.3	Functional traits and types.....	157
2.2.4	Management practices.....	157
2.2.5	Statistical analyses.....	158
2.2.5.1	Differences in taxonomic and functional diversity between road-field elements	158
2.2.5.2	Basic RLQ analyses to quantify relationships between element types or management practices and plant traits and types	158
2.2.5.3	Partial RLQ analyses to quantify relationships between element types or management practices and plant traits and types	160
2.2.5.4	Fourth-corner procedure on partial RLQ axes	160
2.3	Results	162
2.3.1	Differences in taxonomic and functional diversity between road-field elements	162
2.3.2	Relationships between element types and plant traits and types.....	163
2.3.3	Relationships between management practices and plant traits and types within each element.....	165
2.3.4	Management practices and plant traits and types responses within berms	165
2.3.5	Management practices and plant traits and types responses within embankments.....	165
2.3.6	Management practices and plant traits and types responses within field margins	166
2.4	Discussion	169
2.4.1	Plant trait responses to the type of element in road-field boundaries	169
2.4.2	Plant trait responses to management practices in each road-field element	170
2.5	Conclusion.....	171

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

.....	183
-------	-----

1	Influences de la fauche tardive sur la richesse spécifique de la végétation exprimée de la berme et sur la pluie de graines de l'interface route – champ cultivé	185
---	--	-----

1.1	Introduction	188
1.2	Material and Methods.....	191
1.2.1	Study sites	191
1.2.2	Sampling design	192
1.2.3	Seed rain.....	192
1.2.4	Standing vegetation	193
1.2.5	Statistical analyses.....	194
1.2.5.1	Influence of the mowing period on berm species richness.....	194
1.2.5.2	Influence of the mowing period on seed abundance.....	194
1.2.5.3	Influence of the mowing period on the contribution of the BSV to seed rains	194
1.2.5.4	Influence of the mowing period on the abundance of the most frequent species in the BSV at each sample point.....	195
1.3	Results	196
1.3.1	Influence of the mowing period on berm species richness	198
1.3.2	Influence of the mowing period on seed abundance	199
1.3.3	Influence of the mowing period on the contribution of the BSV to seed rains	200
1.3.4	Influence of the mowing period on the abundance of the most frequent species in the BSV at each sample point.....	201
1.4	Discussion	203
1.5	Conclusion.....	205
2	Le matériel de fauche augmente-t-il la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ ?	223
2.1	Introduction	225
2.2	Material and Methods.....	226
2.2.1	Study sites	226
2.2.2	Experimental design.....	227
2.2.2.1	Technique 1: fake plants with coloured seeds	227
2.2.2.2	Technique 2: in-situ marking of diaspores	228
2.2.3	Vegetation mowing	229
2.2.4	Seed sampling	229
2.2.5	Analysis of spatial pattern	231

2.3	Results	231
2.4	Discussion	236
	Discussion et perspectives	245
1	Synthèse des résultats et discussion	247
1.1	Les communautés végétales de l'interface : reflet d'un gradient de perturbations.....	248
1.2	Un effet prépondérant de la structure du paysage passé sur la richesse spécifique des compartiments	249
1.3	Un effet prépondérant des pratiques de fauche sur la flore de l'interface.....	251
1.3.1	Un effet majeur de la fauche tardive sur la flore des compartiments.....	251
1.3.2	Un effet prépondérant de l'apport d'herbicides sur la flore du bord de champ et du talus.....	253
2	Apports méthodologiques de la thèse.....	254
2.1	L'échantillonnage de trois compartiments adjacents	254
2.2	L'emploi d'approches complémentaires et de méthodes statistiques récentes sur un même jeu de données	255
2.3	Une étude diachronique du paysage pour appréhender la portée des pratiques de gestion.....	256
2.4	L'apport des études de dispersion des graines	257
3	Limites de la thèse.....	258
3.1	Un choix des sites d'étude en plusieurs étapes	258
3.2	Difficulté d'échantillonnage dans des milieux très gérés.....	259
4	Perspectives	260
4.1	Mesurer le poids relatif des gradients paysagers et de gestion	260
4.2	Prendre en compte la complexité de la structure de l'interface	261
	Conclusion. La place des bords de route dans les paysages agricoles :	
	Préconisations de gestion	263
	Bibliographie générale	269
	Annexes	291
	Résumé	314
	Résumé en anglais.....	314

Liste des tableaux

Les légendes sont simplifiées.

Tableau 1 : Eléments méthodologiques de la campagne botanique sur les sites étendus.	71
Tableau 2 : Procédures de traitement des photographies aériennes et logiciels utilisés.	73
Tableau 3 : Définition fine des éléments surfaciques en suivant deux procédures.....	73
Tableau 4 : Classes d'occupation du sol définies pour les deux périodes.....	74
Tableau 5 : Eléments méthodologiques et données collectées à partir des relevés botaniques effectués sur les sites d'étude restreints.	75
Tableau 6 : Eléments méthodologiques de l'étude de la dispersion des graines en mesurant la pluie de graines.....	78
Tableau 7 : Eléments méthodologiques du suivi de dispersion des graines par coloration.	79
Tableau 8 : Response of plant species richness of berms to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled, invariant variable regardless of the buffer size.	95
Tableau 9 : Response of plant species richness of embankments to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled, invariant variable regardless of the buffer size..	96
Tableau 10 : Response of plant species richness of field margins to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled, invariant variable regardless of the buffer size..	97
Tableau 11 : Characterisation of management practices carried out by local authority employees and farmers on each road-field element.	123
Tableau 12 : Influence of management practices conducted on berms (Be), embankments (Eb) and field margins (Fm) on (i) species richness and Simpson evenness within elements and (ii) species balanced variations and abundance gradients between pairs of elements (indicated by a slash).....	129
Tableau 13 : List of traits chosen, sources of data used and hypothesised influences of road-field elements and management practices, based on a review of the recent literature...	155
Tableau 14 : Pearson r correlations of management practices to axes 1 and 2 of the partial RLQ according to the fourth-corner statistic investigated in each element (i.e. berm, embankment and field margin).	167

Tableau 15 : Percentage contribution to total inertia and Pearson r correlations of trait and types for axes 1 and 2 of the partial RLQ according to the fourth-corner statistic investigated in each element (i.e. berm, embankment and field margin).....	168
Tableau 16 : Frequencies of the most frequent species in BSV and seed frequencies and abundances in the 252 samples of trapped seeds	197
Tableau 17 : Mean dry mass and morphological characteristics for most abundant seeds coloured in-situ.....	229
Tableau 18 : Distance (D, in meter) and deviation angles α ($^{\circ}$) between centroids or gravity centres of seed shadows and each centre of the block for seeds coloured in-situ.....	233
Tableau 19 : Distance (D, in meter) and deviation angles α ($^{\circ}$) between centroids or gravity centres of seed shadows and each centre of the block for fake plant method.....	235
Tableau 20 : Rappel des hypothèses de travail considérées dans chaque partie de ce manuscrit de thèse.....	247

Liste des figures

Les légendes sont simplifiées.

Figure 1 : Exemple d'une dépendance verte latérale à la chaussée ou « bord de route », comprenant quatre compartiments, qui sont, de la chaussée jusqu'au milieu adjacent : la zone de sécurité, la berme, le fossé et le talus.....	34
Figure 2 : Les trois compartiments que nous étudierons à l'interface entre la route et le champ cultivé : la berme, le talus et la bordure intérieure du champ cultivé.	40
Figure 3 : Les différents filtres sélectionnant progressivement, à partir du pool global, les espèces les plus adaptées aux conditions environnementales de l'habitat. Les interactions biotiques définissent ensuite l'assemblage local des espèces en communautés.	51
Figure 4 : Facteurs paysagers et locaux étudiés dans le cadre de cette thèse : la composition et la configuration du paysage actuel et passé, les pratiques de gestion et la compartimentation de l'interface route – champ cultivé.....	53
Figure 5 : Représentation schématique de l'influence potentielle du matériel de fauche sur la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ.....	57
Figure 6 : Les facteurs paysagers et locaux étudiés dans les parties 1, 2 et 3 de cette thèse. ..	59
Figure 7 : Surface relative couverte par les terres arables, les prairies permanentes (PP) ainsi que les vignes et vergers, proportionnellement à la SAU.	63
Figure 8 : Délimitation des territoires gérés par les 5 services territoriaux d'aménagement (en bleu).....	66
Figure 9 : Pratiques de fauche effectuées par les STA sur les bords de routes gérées de façon conventionnelle ou raisonnée.	67
Figure 10 : Localisation de la zone d'étude.	68
Figure 11 : Secteurs et sites d'étude échantillonnés au sein de la zone d'étude.	70
Figure 12 : Evolution de l'assolement sur les sites d'étude étendus.	72
Figure 13 : Les deux techniques expérimentales conçues pour le suivi de dispersion des graines par le matériel de fauche, c'est-à-dire la coloration des graines de la végétation exprimée et la coloration de graines contenues dans des faux fruits.	80
Figure 14 : Areas studied and sampling design used, a) location of road-field boundaries in Central-western France, South-east Indre-et-Loire department b) schematic representation of one road-field boundary with the position of sample plots in the three adjacent elements studied.....	90

Figure 15 : Main changes of the landscape structure measured in a buffer of 1000 m radius buffer between 1980 and 2011 around each road-field boundary separately..	94
Figure 16 : For each ‘year × buffer size × road-field element’ combination, the percentage of deviance explained (or pseudo R^2) by the best model retained following the selection process based on AICc is specified (% D^2).	98
Figure 17 : Structure of a road verge (i.e. from the safety zone to the embankment) and the three road-field elements studied.	121
Figure 18 : Pairwise total Bray-Curtis dissimilarity index based on abundance data, proportion of shared species (i.e. $A/(A+B+C)$, Baselga 2013), pairwise balanced variation index and abundance gradient index between pairs of road-field elements ($n = 40$ per pair).	127
Figure 19 : Responses of four generalist species according to management practices made on berms, embankments and field margins.	130
Figure 20 : Functional diversity metrics (i.e. CWM for quantitative traits or proportion of the dominant class weighted by the relative abundance of species for qualitative traits) split by road-field elements ($n = 120$), with results of likelihood-ratio test based on the χ^2 distribution (top right of each figure).	163
Figure 21 : Score of significant trait or type attributes on the first partial RLQ axis representing linear combinations of berms (negative correlation) and field margins (positive correlation).	164
Figure 22 : Areas studied and sampling design used, a) position of the three transects from the berm, to the field margin b) focus on one transect with sample points in the four areas, from left to right: berm (Be), embankment (Eb), crop edge (F1) and field margin (F2 to F12).	190
Figure 23 : Variation in berm species richness according to the mowing period, a) berm standing vegetation (BSV), b) berm seed rain.	198
Figure 24 : Influence of the mowing period on the number of seeds trapped at each sample point ($n = 9$ per mowing period).	200
Figure 25 : Influence of the mowing period on Bray-Curtis’ dissimilarity index between BSV and seed rain at each sample point ($n = 9$ per mowing period).	201
Figure 26 : Influence of the mowing period on the number of seeds of the most frequent species observed in the BSV trapped at each sample point ($n = 9$ per mowing period).	202
Figure 27 : Fake parent plants within block. a) Design of fake fruits of one plant and b) Set up of the fake plants of the three species within one block.	228

Figure 28 : Design sampling of seed dispersal patterns. a) Top view of the site including the three blocks and the transects crossing the road verge and the first meters in the arable field and b) Position of sticky traps along one transect crossing the berm, ditch, embankment, crop edge and field margin. 230

Figure 29 : Influence potentielle de la hauteur relative entre la berme et la parcelle cultivée sur la quantité de graines dispersées en bord de champ. 262

Liste des annexes

Annexe 1 : Des bords de route aux pieds de pylônes.....	292
Annexe 2 : Questionnaire d'enquête avec les agriculteurs.	293
Annexe 3 : Les dépendances vertes dans les paysages agricoles.	295

Liste des valorisations

Articles scientifiques

Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S. & Di Pietro, F. 2016. Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 19: 644-654. (**Article 2, partie 2.1**)

Chaudron, C., Chauvel, B. & Isselin-Nondedeu, F. 2016. Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232: 218-226. (**Article 4, partie 3.1**)

Di Pietro, F., **Chaudron, C.** & Perronne, R. 2016. Les dépendances vertes dans les paysages agricoles: prendre en compte les milieux adjacents à la route. *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement*. (**Articel 6, annexe 3**)

Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., & Di Pietro, F. A stronger influence of past rather than present landscape structure on species richness of plant communities in road-field boundaries. *Acta oecologica, in prep.* (**Article 1, partie 1**)

Chaudron, C., Perronne, R. & Di Pietro, F. Functional response of plant assemblages of road-field boundaries to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment, submitted* (**Article 3, partie 2.2**)

Chaudron, C. & Isselin-Nondedeu, F. Does mowing machinery increase seed dispersal from road verges to arable fields? A test of two methods of seed tracking. *Plant Ecology, submitted* (**Article 5, partie 3.2**)

Rapport d'activité

Chaudron, C., Di Pietro, F. 2016. Interfaces Routes-Champs Cultivés : la gestion différenciée des bords de route induit-elle des problèmes particuliers d'adventices dans les champs cultivés ? Rapport final d'activité, Programme de recherche Infrastructures de Transports Terrestres, ECOsystèmes et Paysages (ITTECOP).

Diffusion des résultats de recherche

Chaudron, C. & Di Pietro, F. « Interfaces routes-champs cultivés : la gestion différenciée des bords de route induit-elle des problèmes particuliers d'adventices dans les champs cultivés ? » Journées Techniques Routes 2016, Nantes, France, 11 février 2016.

Chaudron, C., Di Pietro, F. & Isselin-Nondedeu, F. « Effet de la gestion du bord de route sur la végétation de l'interface route – champs cultivés. » 2^{ème} séminaire du groupe technique national agrifaune « bords de champs », Dry, France, 16 - 17 Octobre 2014.

Communications scientifiques orales

Chaudron, C., Perronne, R. & Di Pietro, F. « Influence of road-field boundary structure and management practices on the functional composition of road-field plant communities » 5th International Conference on Ecology and Transportation (IENE), Integrating Transport Infrastructure with Living Landscapes, Lyon, France, 30 Août - 2 Septembre 2016.

Chaudron, C. & Di Pietro, F. « Interfaces routes-champs cultivés : la gestion différenciée des bords de route induit-elle des problèmes particuliers d'adventices dans les champs cultivés ? » Congrès Infrastructures de Transports Terrestres, ECOsystèmes et Paysages (ITTECOP), Nice, France, 1 - 2 Octobre 2015.

Chaudron, C., Chauvel, B. & Isselin-Nondedeu, F. « Effet de la fauche tardive du bord de route sur la végétation et la pluie de graines de la bordure route/champ. » 11^{ème} congrès d'écologie des communautés végétales (ECOVEG 11), Grenoble, France, 25 - 27 Mars 2015.

Chaudron, C., Rongère, F. & Di Pietro, F. « Gestion et perception de l'interface route – champs cultivés dans deux paysages agricoles. » 7^{ème} journées françaises d'écologie du paysage (IALE France, International Association for Landscape Ecology), Dijon, France, 27 - 30 Octobre 2014.

Chaudron, C. « Effet de la gestion du bord de route sur la végétation de l'interface route – champs cultivés en fonction du contexte paysager. » 6^{ème} journée doctorale en paysage, Blois, France, 1 - 2 Octobre 2014.

Chaudron, C., Di Pietro, F. & Isselin-Nondedeu, F. « Etude de l'effet de la gestion du bord de route sur la végétation de l'interface route – champs cultivés en fonction du contexte paysager. » 10^{ème} congrès d'écologie des communautés végétales (ECOVEG 10), Lyon, France, 9 - 11 Avril 2014.

Communications scientifiques affichées

Chaudron, C., Di Pietro, F. « A stronger influence of past than present landscape structure on plant communities of road-field boundary » 5th International Conference on Ecology and Transportation (IENE), Integrating Transport Infrastructure with Living Landscapes, Lyon, France, 30 Août - 2 Septembre 2016.

Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S. & Di Pietro, F. « Influence des pratiques de gestion des bords de route sur l'assemblage des communautés végétales de l'interface 'route-champ cultivé'. » 12^{ème} congrès d'écologie des communautés végétales (ECOVEG 12), Brest, France, 28 - 30 Mars 2016.

Chaudron, C. & Di Pietro, F. « Interfaces routes-champs cultivés : la gestion différenciée des bords de route induit-elle des problèmes particuliers d'adventices dans les champs cultivés ? » Congrès Infrastructures de Transports Terrestres, ECOSystèmes et Paysages (ITTECOP), Nice, France, 1 - 2 Octobre 2015. (**Annexe 1**)

Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S. & Di Pietro, F. « Influence des pratiques de gestion sur l'assemblage des communautés végétales de la bordure 'route-champ cultivé'. » Congrès Empirisme et Théorie en Écologie et Évolution, Gif-sur-Yvette, France, 28 - 30 Septembre 2015.

Perronne, R., **Chaudron, C.**, Di Pietro, F., Isselin-Nondedeu & F., Le Corre, V. « Capacité des espèces des bordures à coloniser les parcelles agricoles et à se disperser à l'échelle des paysages agricoles : apports de l'approche fonctionnelle. » 7^{ème} journées françaises d'écologie du paysage (IALE France, International Association for Landscape Ecology), Dijon, France, 27 - 30 Octobre 2014.

Chaudron, C., Di Pietro, F. & Isselin-Nondedeu, F. « Interactions bords de routes et mosaïques agricoles. Effet des modalités de gestion et du paysage sur la dispersion de la végétation de l'interface route – champs cultivés. » 9^{ème} congrès d'écologie des communautés végétales (ECOVEG 9), Tours, France, 3 - 5 Avril 2013.

INTRODUCTION : PROBLEMATIQUE, CADRE THEORIQUE ET OBJECTIFS DE LA THESE



La notion de biodiversité a été définie dans le cadre de la Convention sur la Diversité Biologique¹, comme la « variabilité des organismes vivants de toutes origines, y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes. ». La biodiversité ou « diversité biologique », intègre à la fois la diversité intra-spécifique, qu'elle soit génétique et phénotypique² et mesurée à l'échelle de l'individu ou de la population³, la diversité spécifique mesurée à l'échelle de la communauté⁴ et la diversité écologique à l'échelle de l'habitat et du paysage (Barbault 1995).

Durant les 500 derniers millions d'années, la biodiversité a subi cinq grandes crises ou « extinctions de masse » (au cours de l'Ordovicien, du Dévonien, du Permien, du Trias et du Crétacé; Barnosky et al. 2011). Si l'origine de ces extinctions reste encore aujourd'hui à l'état d'hypothèse, un grand nombre de scientifiques s'accordent à dire qu'une 6^{ème} extinction a débuté – à une échelle de temps différente – sous l'influence des activités humaines (Vitousek et al. 1997; Chapin III et al. 2000; Barnosky et al. 2011; Ceballos et al. 2015).

Les 50 dernières années furent notamment particulièrement marquées par la croissance rapide de la population, une intensification de l'agriculture, ainsi qu'une industrialisation et urbanisation accrues, engendrant de profondes modifications de la biodiversité (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Les activités d'origine anthropique ont, de manière générale, occasionné (a) une altération des cycles biogéochimiques (b) une exploitation excessive de certaines espèces (surpêche, chasse abusive), (c) l'introduction d'espèces invasives liée à l'explosion du commerce international, (d) les changements d'utilisation des terres, la destruction et la fragmentation des habitats (Sala & Huber-Sannwald 2001). Le rapport sur l'évaluation des écosystèmes (Millennium Ecosystem Assessment 2005) souligne notamment : 1/ un déclin de la diversité génétique, en particulier des espèces cultivées (Rauf et al. 2010), 2/ une diminution générale du nombre d'espèces⁵, 3/ une distribution plus homogène des espèces sur la terre (notamment du fait de l'introduction d'espèces invasives),

¹Traité international adopté lors du sommet de la terre à Rio de Janeiro en 1992.

²Phénotype = caractéristiques morphologiques, anatomiques et physiologiques d'un organisme donné qui sont l'expression observable de son génotype.

³Population = ensemble des individus appartenant à une même espèce, occupant un même lieu géographique et qui se reproduisent.

⁴Communauté = ensemble d'organismes écologiquement proches en interaction dans un même habitat.

⁵Au cours des 100 dernières années, le taux d'extinction des espèces engendré par l'homme serait 1000 fois supérieur à celui engendré par les crises précédentes (certitude moyenne, Millennium Ecosystem Assessment 2005). Selon la liste rouge de l'UICN, en 2014, 30% des espèces menacées sont en voie d'extinction.

4/ un déclin de la taille des populations de multiples espèces, 5/ la conversion et la perte d'un grand nombre de biomes (par exemple : une transformation des habitats secs en systèmes cultivés et une diminution des aires forestières).

Parmi les activités humaines, l'imperméabilisation des sols, via l'urbanisation et l'extension du réseau routier, ont largement modifié les patrons de biodiversité.

1 Les impacts du réseau routier sur la biodiversité

L'expansion du réseau routier a participé de manière plus ou moins directe à l'érosion de la biodiversité et, de façon parallèle, un champ disciplinaire c'est développé : la « *road ecology* » (Forman & Alexander 1998; Forman 1998; Van der Ree et al. 2015).

La construction d'une route conduit à une fragmentation d'habitats compacts et une modification des réseaux écologiques, notamment au sein des paysages boisés et prairiaux (Girvetz et al. 2008; Liu et al. 2008; Fu et al. 2010a; Fu et al. 2010b). Les routes constituent notamment une barrière physique, limitant ou empêchant la circulation d'un grand nombre d'espèces animales, surtout dans le cas des autoroutes clôturées (Holderegger & Di Giulio 2010).

Le réseau routier en lui-même, ainsi que son utilisation, perturbent par ailleurs de façon drastique la dynamique des populations, en particulier animales (Olson & van der Ree 2015). Ainsi, il a été observé chez de nombreuses populations d'oiseaux, d'amphibiens, de reptiles et de mammifères, 1/ un taux de mortalité accru du fait des collisions avec les véhicules (Hobday & Minstrell 2008; Bager et al. 2015; Collinson et al. 2015), 2/ une diminution du taux de reproduction, 3/ un déclin de la diversité génétique au sein des populations, 4/ une augmentation de la probabilité d'extinction locale (Ascensão et al. 2015; Epps et al. 2015; Goosem 2015). Les routes sont également sources de différentes formes de pollutions, telle que la pollution sonore qui occasionne un stress chez certains oiseaux, affectant leur capacité de reproduction et diminuant l'abondance des populations (Reijnen et al. 1997; Wiącek et al. 2015). Ces constats ont conduit à la mise en place de mesures compensatoires permettant le franchissement des routes par certains taxons via différents dispositifs adaptés aux amphibiens, aux reptiles (D'Amico et al. 2015) et aux grands mammifères (Epps et al. 2015). Les conséquences du rôle de barrière des routes sur les espèces animales peuvent par ailleurs avoir un effet indirect sur un grand nombre de populations d'espèces végétales dont les dynamiques de dispersion dépendent du transport de leurs graines par certains animaux dits

« clef de voûte », comme par exemple certains oiseaux frugivores (Moore 2007; Goosem 2015).

Par ailleurs, les routes participent à l'exploitation excessive des ressources naturelles en accélérant les phénomènes de déforestation au profit d'activités agricoles intensives basées sur des systèmes de culture simplifiés (Fearnside 2015), et en facilitant les activités de chasse, entraînant ainsi une diminution de l'abondance de certaines populations animales (Epps et al. 2015; Gadd 2015; Goosem 2015; Seshadri & Ganesh 2015).

Parallèlement aux effets néfastes associés à la construction des routes et leur utilisation, leurs dépendances vertes offrent un couvert herbacé permanent et linéaire non négligeable à l'échelle d'un territoire. A titre d'exemple, les routes et leurs dépendances routières représentent 1.7% de la surface des Pays Bas (Schaffers 2000), 0.9% de la surface du Royaume Uni (Way 1977), 0.5% de la surface des Etats-Unis (Forman 2003), ou encore 2,5% de la surface de l'état de Victoria en Australie (Straker 1998). En France, les dépendances vertes des réseaux routiers et autoroutiers représentent 0,5% de la surface nationale, soit une surface à peu près équivalente à celle représentée par l'ensemble des parcs nationaux (Association Nord-Nature Chico Mendès 2008).

1.1 Qu'est-ce qu'une dépendance verte ?

1.1.1 Un espace étroit et compartimenté

L'emprise routière correspond à la surface du terrain appartenant à la collectivité et affectée à la route, ainsi qu'à ses dépendances. La chaussée correspond à la surface goudronnée de la route, sur laquelle circulent les véhicules (Figure 1). Les dépendances routières font partie du domaine public et correspondent à l'ensemble des surfaces végétalisées faisant partie de l'emprise routière, à l'exception de la chaussée.

Les dépendances vertes peuvent être recouvertes par de la végétation spontanée ou issue de semis ou de plantations (graminées, buissons, arbustes...). Selon le type de route et le contexte environnemental, différents types de dépendances vertes peuvent être distingués (comme par exemple un accotement ou encore un terre-plein central végétalisé).

Dans la suite de cette thèse, nous nous intéresserons aux dépendances vertes latérales à la route, ou bords de route, dont un exemple est illustré sur la Figure 1. Le bord de route peut comprendre généralement, de la chaussée au milieu adjacent : un accotement (comprenant la zone de sécurité puis la berme), un fossé et un talus (Figure 1). L'accotement et le fossé sont

directement associés au fonctionnement de la route (par exemple pour assurer la sécurité routière et l'évacuation des eaux de ruissellement).

La largeur d'un bord de route est variable mais reste généralement limitée dans de nombreux pays européens à une bande de terre relativement étroite, à titre d'exemple : 1,9 m en moyenne en Norvège (Hovd & Skogen 2005) et au Danemark (Henriksen & Langer 2013), entre 1,1 et 6,7 m en Pologne (Skórka et al. 2013), 6 m en moyenne pour les routes rurales en Finlande (Saarinen et al. 2005), et au Pays-Bas (Vermeulen 1993), moins de 10 m en Ecosse (Truscott et al. 2005).

Dans la suite de cette thèse, nous utiliserons le terme de « compartiment » pour désigner les différentes parties du bord de route que sont : la zone de sécurité, la berme, le fossé et le talus (Figure 1).

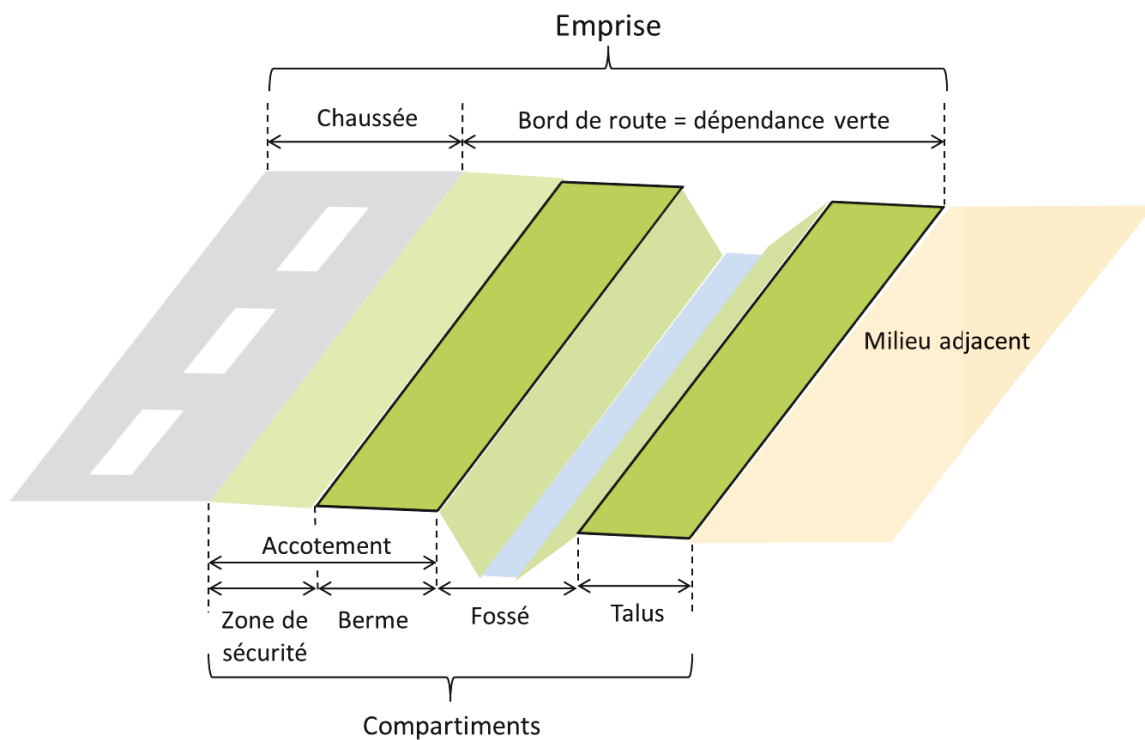


Figure 1 : Exemple d'une dépendance verte latérale à la chaussée ou « bord de route », comprenant quatre compartiments, qui sont, de la chaussée jusqu'au milieu adjacent : la zone de sécurité, la berme, le fossé et le talus.

1.1.2 Un espace géré

Le bord de route fait l'objet de pratiques de gestion qui ont évolué au cours du temps. On peut noter une première phase d'intensification des pratiques en relation avec les avancées techniques, puis une phase de gestion dite « écologique » des bords de routes, visant à préserver la biodiversité (Encadré 1).

Encadré 1 : Bref historique des pratiques de gestion en bord de route.

(Sur la base de différents rapports Européens et d'un rapport Américain, Pronatura-Genève 1996; Agence Régionale pour l'Environnement de Haute-Normandie 2003; Transportation research board 2005; Association Nord-Nature Chico Mendès 2008; Association Hommes et Territoires 2011)

**Phase 1 : une intensification des pratiques en relation avec les avancées techniques*

Il y a plusieurs décennies, les bords de routes étaient, tout comme les prairies, entretenus par pâturage ou fauchés et exploités par les agriculteurs riverains. Avec la motorisation et l'augmentation de la vitesse sur la route, la sécurité routière est devenue un enjeu prioritaire dans la gestion des bords de routes, ce qui a conduit à une coupe plus régulière de la végétation en bordure, et ce d'autant plus que les feux accidentels le long de ces emprises linéaires se répandaient. En relation avec les progrès techniques et afin de limiter le temps de travail, on adopte en 1970 une gestion mécanique systématique du bord de route. A l'entretien mécanique s'ajouta, du fait de l'avènement des herbicides, un contrôle chimique de ces bordures.

**Phase 2 : vers une gestion écologique des bords de routes*

En 1969 se tient à Londres le 1^{er} symposium sur les bords de routes « *Road verges, their function and management* », au cours duquel il fut mis en exergue que la superficie des dépendances routières en Angleterre est plus importante que celle des réserves naturelles nationales. L'Allemagne et l'Angleterre initièrent alors une gestion dite « écologique » des bords de route en réduisant l'usage des herbicides, la fréquence de tonte, et en introduisant la tonte tardive. A titre d'exemple, en 1977 dans le Lothian (Grande Bretagne), 50 talus routiers étaient entretenus tardivement. Une gestion moins intensive des bords de route se développa ensuite aux Pays-Bas à la fin des années 1970, en Suisse à la fin des années 1980 et en Belgique, où une limitation de l'utilisation des herbicides est mise en place à partir de 1984. C'est en 1986 qu'un changement des pratiques de gestion se développa en France, d'abord dans le Bas-Rhin et le Calvados. Le Bas-Rhin fut notamment l'un des premiers départements à appliquer la tonte tardive.

Les programmes de gestion « écologique » du bord de route concerneront les compartiments de la berme, du fossé et du talus, la zone de sécurité étant régulièrement entretenue pour assurer la sécurité des usagers.

Concrètement, les programmes de gestion actuels reposent, de manière générale, sur : (i) une application localisée d'herbicides, et (ii) une différenciation dans l'espace et dans le temps des pratiques de tonte (gestion différenciée).

La gestion différenciée intègre généralement un retard de la première date de tonte – plus communément appelé « fauchage tardif » – afin de permettre aux espèces végétales

d'accomplir leur cycle de vie et de favoriser le développement de la faune et de la flore (ADSTD et al. 2009).

Selon le territoire, les opérations de tonte peuvent être effectuées de différentes façons, par exemple par broyage (opération consistant à diviser l'herbe) ou par fauchage (opération consistant à couper l'herbe), la hauteur de coupe étant variable.

Dans la suite du manuscrit, nous conserverons le terme générique de fauchage pour désigner « l'ensemble des opérations consistant à réduire la hauteur de l'herbe des dépendances vertes : coupe, broyage, et évacuation éventuelle des déchets » (ADSTD et al. 2009).

1.2 Les fonctionnalités écologiques du bord de route

1.2.1 Le bord de route : un habitat préférentiel pour certaines espèces

Le bord de route est généralement un milieu riche et diversifié en espèces (Forman 1998; Tanghe & Godefroid 2000). Il constitue **un refuge** pour de nombreuses espèces végétales prairiales (Cousins 2006; Huijser & Clevenger 2006), ainsi que pour de nombreuses espèces animales tels que certaines populations de papillons (Saarinen et al. 2005), des petits mammifères (Ascensão et al. 2012; de Redon de Colombier et al. 2015), des amphibiens et des reptiles (Carthew et al. 2013) ainsi que des carabes et des insectes pollinisateurs (Vermeulen 1993; Noordijk et al. 2009; Noordijk et al. 2011).

Les fonctions de cet habitat sont cependant influencées par des facteurs locaux (Encadré 2) tels que (i) la fréquence et la date de fauche, dont les effets sont cependant dépendants du contexte environnemental, (ii) les caractéristiques structurales du bord de route, comme sa compartimentation interne qui crée des conditions abiotiques particulières, (iii) les perturbations associées à la route, qui modifient les conditions abiotiques du bord de route.

De plus, de par leur faible ratio aire / périmètre, ces bordures sont particulièrement influencées par les habitats composant le paysage environnant, ce qu'on appelle « effet de lisière » (Le Coeur et al. 1997; Aavik & Liira 2010; Poggio et al. 2010). A titre d'exemple, la présence d'habitats prairiaux ou forestiers à proximité des bords de routes a tendance à augmenter le nombre d'espèces végétales au sein de ces bordures (Cousins 2006; de Redon de Colombier 2008).

Au cours de cette thèse nous nous intéresserons en particulier à trois facteurs : le paysage environnant, les pratiques de gestion et la compartimentation.

Encadré 2 : Facteurs locaux influençant la fonctionnalité écologique du bord de route en tant qu'habitat

Les pratiques de gestion de fauche du bord de route modifient généralement la composition taxonomique des communautés végétales, toutefois, les effets de la fréquence et de la période de fauche semblent être largement dépendants du contexte environnemental (par exemple Parr & Way 1988; Schaffers 2002; Auestad et al. 2011; Humbert et al. 2012). A titre d'exemple, la richesse en espèces végétales (nombre d'espèces), peut ne pas être affectée si la première période de fauche est décalée du printemps à l'été, et peut être diminuée lorsqu'elle est décalée du début à la fin de l'été (Humbert et al. 2012). Néanmoins, cette pratique peut permettre à davantage d'espèces d'atteindre leur succès reproducteur (Jantunen et al. 2007; Leng et al. 2011), ce qui pourrait en outre permettre une plus grande diversité et abondance de populations de carabes, de pollinisateurs et de certains lépidoptères (Valtonen et al. 2006; Noordijk et al. 2009; Noordijk et al. 2011).

Les caractéristiques structurales du bord de route influencent sa qualité en tant qu'habitat pour la flore (O'Farrell & Milton 2005; Karim & Mallik 2008). Par exemple, les bords de route de faible largeur sont généralement moins riches et diversifiés en espèces végétales (Hogbin et al. 1998; Cousins & Eriksson 2002; Spooner et al. 2004; Huijser & Clevenger 2006). De plus, la compartimentation interne du bord de route crée des conditions abiotiques particulières, et forment des micro-habitats plus ou moins stables pour la flore. A titre d'exemple, la largeur du fossé, l'angle de la pente et le niveau d'eau sont des facteurs influençant sensiblement la composition spécifique de la flore de ce compartiment (Karim & Mallik 2008; Leng et al. 2011).

Les perturbations associées à la route modifient les conditions abiotiques du bord de route et ainsi la composition des communautés végétales. On notera par exemple un couvert relativement important d'espèces nitrophiles du fait des émissions automobiles, et d'espèces tolérantes au sel du fait des activités de maintenance des routes (Truscott et al. 2005; Akbar et al. 2009). Les conditions microclimatiques locales engendrées par la route facilitent par ailleurs la prolifération d'espèces végétales pionnières, parmi lesquelles certaines espèces exotiques qui peuvent limiter le développement des espèces natives (Goosem 2015).

1.2.2 Le bord de route : un corridor facilitant le mouvement des espèces entre les éléments du paysage

De par leur structure linéaire, les bords de route facilitent le déplacement longitudinal de différentes espèces animales comme certains petits mammifères (de Redon de Colombier et al. 2015) et des carabes (Vermeulen 1993). Les bords de routes sont reconnus pour faciliter la dispersion d'espèces végétales invasives comme l'ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia* L., Vitalos & Karrer 2009; Joly et al. 2011) et de différentes espèces végétales prairiales comme la fléole des prés (*Phleum pratense* L., Tikka et al. 2001).

Nous noterons que la dispersion des espèces végétales – c'est-à-dire le mouvement d'un organisme depuis sa source parentale (Nathan 2001) – est facilitée :

- **le long des routes** : par le transport des propagules par les véhicules ou le matériel de fauche du bord de route (Vitalos & Karrer 2009; Taylor et al. 2012; Auffret & Cousins 2013), ou par le flux d'air occasionné par le trafic routier (Von der Lippe et al. 2013) ;

- **entre les éléments du paysage** : par le transport des propagules par les engins de gestion allant d'habitats en habitats, comme les machines de fauche des prairies (Strykstra et al. 1996; Strykstra et al. 1997).

Les fonctionnalités écologiques du bord de route seraient donc incontestables pour différentes espèces et leur importance peut être particulièrement exacerbée au sein des paysages très perturbés, pauvres en habitats herbacés et linéaires, comme les paysages agricoles (de Redon de Colombier et al. 2015).

1.2.3 Les fonctionnalités écologiques des bords de route dans les paysages agricoles : un enjeu pour la biodiversité

En lien avec la modernisation de l'agriculture et l'intensification des pratiques, les paysages agricoles ont connu des changements importants de leurs patrons de biodiversité (Encadré 3).

Encadré 3 : Bref rappel sur l'intensification des pratiques agricoles et ses conséquences.

Les plaines cultivées ont subi de profondes modifications depuis les années 1950, en lien avec une modernisation de l'agriculture et l'intensification des pratiques. On constate ainsi une spécialisation de la production agricole (Mignolet et al. 2007), un agrandissement de la taille du parcellaire par exploitation, une diminution de la proportion d'habitats semi-naturels comme les prairies permanentes et les haies. De plus, on remarque une utilisation accrue de pesticides et d'engrais minéraux, un entretien plus intensif des bordures de champ et une diminution de la fréquence de pâturage et de fauche au sein des prairies (Tikka et al. 2000; Stoate et al. 2001; Le Coeur et al. 2002; Stoate et al. 2009; Xiao et al. 2015).

Ces modifications ont engendré des changements de la biodiversité au sein des espaces cultivés et notamment une diminution des populations d'oiseaux, de l'abondance d'insectes pollinisateurs, une augmentation de l'abondance d'espèces végétales annuelles et nitrophiles au sein des bordures et une diminution de la richesse et de la diversité de la flore adventice (Robinson & Sutherland 2002; Stoate et al. 2009; Richner et al. 2015). L'intensification des pratiques a par ailleurs augmenté les cas de résistance aux herbicides (Délye et al. 2013; Heap 2014).

Dans le contexte actuel, les enjeux en termes de gestion durable des paysages agricoles sont particulièrement complexes car il s'agit à la fois de maintenir la production agricole et de préserver la biodiversité.

Au sein de ces paysages, caractérisés par de rares îlots de prairies permanentes entourées de parcelles cultivées où le travail du sol est régulier, les bords de routes constituent les principaux habitats linéaires pérennes et non retournés ; un habitat de substitution pour différentes espèces végétales prairiales (Jantunen et al. 2006) qui peuvent y persister durant plusieurs décennies (Cousins 2005).

De plus, dans ces paysages où les bordures herbacées sont rares, notamment entre parcelles cultivées (Le Coeur et al. 2002), les bords de routes constituent fréquemment les principales bordures des parcelles cultivées (Di Pietro et al. 2003; Aavik & Liira 2010) et pourraient ainsi rendre de précieux services pour l'agriculture, tel que le maintien de populations d'insectes pollinisateurs en déclin (Hopwood 2008; Le Féon et al. 2010).

Dans ce contexte, les programmes de gestion mis en place au niveau des bords de route constituent alors un enjeu capital pour le maintien de la biodiversité au sein des paysages agricoles.

Toutefois (i) la présence avérée en bord de route de populations d'espèces adventices jugées problématiques (Hovd & Skogen 2005; Aavik et al. 2008; Aavik & Liira 2009), (ii) l'existence d'échanges d'espèces végétales s'opérant entre les bordures herbacées et les parcelles cultivées (Theaker et al. 1995; Rew et al. 1996; Petit et al. 2013) et (iii) la crainte des agriculteurs à l'égard d'un risque malherbologique occasionné par les bordures herbacées adjacentes (Mante & Gerowitt 2009; Cordeau et al. 2011b), nécessitent de réfléchir sur les programmes de gestion des bords de routes permettant de concilier les différents points de vue.

En se basant sur les éléments précédemment introduits, cette thèse se focalisera sur l'interface entre la route et le champ cultivé en considérant trois compartiments adjacents (Figure 2) : deux compartiments du bord de route présentant des conditions abiotiques comparables – la berme et le talus – ainsi que la bordure intérieure du champ cultivé, définie à partir du bourrelet de culture. Dans la suite de cette thèse, nous appellerons « bord de champ » la bordure intérieure de champ.

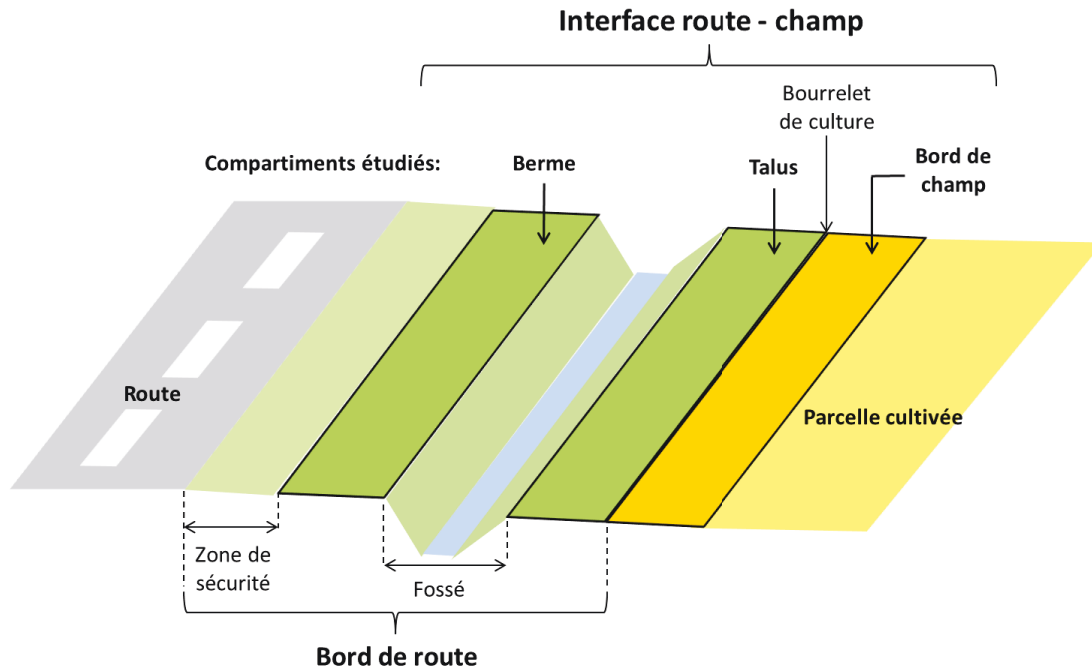


Figure 2 : Les trois compartiments que nous étudierons à l'interface entre la route et le champ cultivé : la berme, le talus et la bordure intérieure du champ cultivé.

Le modèle d'étude que nous avons choisi est le groupe taxonomique de la flore vasculaire.

Les plantes ont un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes. Elles sont à la base des réseaux trophiques, elles constituent l'habitat de nombreux organismes avec lesquels elles interagissent, en fournissant par exemple des ressources pour les insectes granivores et les pollinisateurs (Marshall et al. 2003). De plus, les plantes constituent un bon indicateur des conditions abiotiques d'un habitat et répondent de manière marquée à différentes formes de perturbations telles que les pratiques de gestion et les apports de polluants.

Au sein des agroécosystèmes, l'étude de la flore renvoie nécessairement à la notion d'adventice. La flore adventice ne se réfère pas à un habitat particulier et comprend une grande diversité d'espèces végétales. A titre d'exemple en France, environ 1200 espèces ont été définies comme adventices (Jauzein 2001). De nombreuses définitions ont été proposées pour qualifier une espèce d'adventice, nous retiendrons la suivante « une espèce végétale qui se développe spontanément dans des milieux modifiés par l'homme » (Godinho 1984). Nous parlerons d'espèces adventices « problématiques » pour faire référence à celles qui peuvent sensiblement diminuer le rendement, comme par exemple en entrant en compétition avec les plantes cultivées pour de nombreuses ressources (Oerke 2006; Zimdahl 2013).

La flore de cette interface, dont les communautés seront décrites dans les études présentées ultérieurement, n'intégrera pas l'espèce dominante du bord de champ : la plante cultivée.

Comme il a été précisé précédemment, nous nous intéresserons aux pratiques de fauche effectuées sur le bord de route, mais également aux traitements herbicides et aux apports de fertilisants appliqués en bord de champ. En effet le bord de route étant un milieu étroit, une influence d'une dérive de ces produits est probable (Kleijn & Snoeijs 1997; de Snoo & Van der Poll 1999; Kleijn & Verbeek 2000) et ce, en particulier entre le bord de champ et le talus.

2 L'écologie des communautés : concepts et cadre théorique de réflexion

Nous retiendrons la définition de communauté proposée par Looijen (2000) c'est-à-dire : « l'ensemble des individus de différentes espèces qui coexistent dans une même aire, se caractérisant par une composition taxonomique homogène ».

Au cours de cette thèse, nous ne distinguerons pas les termes « communautés », « patrons de coexistence » et « assemblage d'espèces ».

2.1 Caractériser la composition des communautés

La composition taxonomique d'une communauté peut être caractérisée de différentes façons, c'est-à-dire en prenant en compte (i) l'identité des espèces ou (ii) l'identité des espèces et leurs abondances.

De plus, la composition taxonomique des communautés peut être décrite à différentes échelles d'observation (Whittaker 1972; Lande 1996) :

- l'échelle alpha, qui permet de mesurer la composition à l'intérieur d'une communauté ;
- l'échelle beta, qui mesure les différences ou les similitudes de composition entre les communautés ;
- l'échelle gamma, qui mesure la composition spécifique totale d'un ensemble de communautés.

Nous utiliserons deux échelles d'observation, qui sont :

- l'échelle intra communauté, mesurée à l'échelle locale d'un compartiment, c'est-à-dire au sein d'une unité d'échantillonnage (échelle α) ;
- l'échelle inter communautés, mesurée entre deux compartiments (échelle β).

Dans les différentes études de cette thèse, nous utiliserons couramment ces deux échelles d'observation en nous basant notamment sur des indices synthétiques de mesure des communautés, intégrant ou non l'abondance des espèces. Nous nommerons ces indices diversité α et diversité β (Lande 1996).

2.2 L'assemblage des espèces au sein d'habitats perturbés : cadre théorique

L'écologie des communautés s'intéresse à l'étude des patrons de diversité, d'abondance et de composition des espèces en communautés ainsi que des processus sous-jacents à cet assemblage (Vellend 2010).

Différentes théories ont été proposées afin d'expliquer la composition des communautés, qui restent à l'heure actuelle largement discutées.

Parmi les principales théories, fréquemment évoquées pour expliquer les patrons de coexistences observés, la théorie neutre et celle des niches écologiques ont toutes deux éclairé les mécanismes d'assemblage des espèces et ont servi de base à d'autres théories.

2.2.1 De la théorie neutre à l'écologie du paysage

2.2.1.1 Apports de la théorie neutre de la biodiversité

La théorie neutre de la biodiversité considère que les individus ont des caractéristiques démographiques équivalentes et que l'assemblage des espèces en communautés résulte uniquement d'un équilibre entre les processus de démographie locale et ceux de dispersion (Hubbell 2001). La théorie neutre de la biodiversité fut développée dans la lignée de la théorie neutre de la biogéographie insulaire, qui fut la première à intégrer le rôle de la dispersion dans la distribution des espèces, en mettant l'accent sur la dimension spatiale de l'environnement (MacArthur & Wilson 1967). Dans ce modèle, la taille des îles et leurs distances au continent sont supposées influencer les processus de colonisation et d'extinction des espèces, et ainsi déterminer la richesse en espèces de l'habitat étudié.

Cette théorie mettait par ailleurs l'accent sur l'importance des processus de turnover d'espèces pour expliquer l'assemblage local des espèces en communautés.

S'inspirant de la théorie insulaire, la théorie des méta-populations considère que la dispersion des espèces est possible entre tous les habitats (Levins 1969; Hanski 1999).

Toutefois, une des limites importantes de ce dernier modèle tient dans l'hypothèse que les habitats sont identiques. Pulliam (1988) proposa alors le modèle « source-puits », ou dynamique « mass-effects » (Logue et al. 2011), tenant compte des différences de qualité entre habitats. Dans son modèle, les habitats sources d'individus se caractérisent par un taux de reproduction qui excède celui de la mortalité et le surplus d'individus permet de maintenir, par des processus fréquents de dispersion, les habitats puits où les taux de croissance sont négatifs au cours du temps.

Selon l'échelle spatiale d'observation, le bord de route peut être considéré de différentes façons :

- à l'échelle du paysage : un habitat puits pour des espèces prairiales et forestières, les prairies et forêts étant des habitats sources ;

- à l'échelle locale : un habitat source de différentes espèces pour le bord de champ – notamment des adventices également observées en parcelle agricole – qui serait alors considéré comme un habitat puits.

2.2.1.2 Apports de l'écologie du paysage

La théorie insulaire a servi de base à l'écologie du paysage qui proposa un premier modèle « matrice-taches-corridors », dans lequel la matrice correspond à la couverture végétale dominant le paysage, les taches à des habitats contenant une végétation différente de celle de la matrice et les corridors à des éléments linéaires. Ce modèle souligne l'importance des corridors comme des éléments facilitant le mouvement des différentes espèces, la matrice étant considérée comme un élément neutre ou hostile pour le déplacement des espèces. L'écologie du paysage a ensuite évolué vers un système mettant l'accent sur la complexité de la matrice, qui est alors considérée comme une mosaïque d'habitats de forme et de taille variées. Au sein de cette matrice, la variabilité structurale des corridors, leur continuité ou discontinuité, peut faciliter le mouvement de différentes espèces plus ou moins mobiles au sein du paysage (Forman 1995a, b; Burel & Baudry 1999).

Dans notre contexte d'étude, dans les paysages agricoles présentant une surface importante d'habitats semi-naturels (prairies, forêts) et une grande densité de bordures, on pourrait s'attendre à ce que :

- le pool d'espèces potentiellement capable de coloniser l'assemblage local des espèces soit plus large, et donc que la diversité α augmente ;

- le taux de colonisation soit plus important au sein du bord de route qui est moins perturbé, ce qui pourrait augmenter la diversité β , en particulier celle entre la berme et le bord de champ.

Forman and Godron (1986) soulignent trois facteurs de l'influence du paysage sur l'assemblage local des espèces.

- **la structure du paysage**, qui peut être définie en termes (i) de composition, c'est-à-dire la proportion relative des différents éléments, et (ii) de configuration c'est-à-dire l'arrangement spatial des éléments ;

- **la fonctionnalité** des éléments comme par exemple la connectivité introduite par les corridors, qui peut être à la fois vue sous sa dimension structurale (c'est-à-dire le degré auquel les habitats sont connectés) et fonctionnelle (le mouvement des individus ou des populations d'une espèce entre des habitats) ;

- **les changements paysagers.**

Ce dernier point est un concept majeur lorsque l'on cherche à expliquer les mécanismes dirigeant les patrons de coexistence d'espèces observées localement, car l'assemblage actuel des espèces nécessite souvent plus de temps pour répondre aux changements environnementaux que le processus de changement environnemental lui-même (Kuussaari et al. 2009). En effet, la capacité de dispersion spatiale et temporelle des espèces peut leur permettre de faire face aux changements paysagers et de persister à plus ou moins long terme au sein du paysage. Certaines espèces répondront ainsi rapidement aux changements paysagers, tandis que d'autres peuvent manifester un délai de réponse, entraînant une dette d'extinction : les espèces persistent mais leurs conditions optimales d'existence ne sont plus rencontrées (Diamond 1972; Tilman et al. 1994). A l'inverse, si les conditions de l'habitat deviennent plus favorables, on peut observer un crédit de colonisation, défini comme le nombre d'espèces dont une colonisation future est attendue (Piqueray et al. 2011).

Dans ce contexte, si un délai de réponse se manifeste au sein des communautés de l'interface route – champ, on pourrait s'attendre à ce que la structure du paysage passé – comparativement à celle actuelle – explique davantage la diversité α , en particulier des communautés les plus pérennes (Lindborg 2007; Johansson et al. 2011).

Ainsi, selon l'échelle d'observation, ces théories permettent d'éclairer (i) à l'échelle paysagère : les relations entre l'interface route – champ et les éléments du paysage environnant, (ii) à l'échelle locale : les relations entre le bord de route et le bord de champ.

2.2.2 De la théorie des niches écologiques à la théorie des perturbations

2.2.2.1 Apports de la théorie des niches écologiques

Dans le cadre théorique de la niche écologique, l'accent est mis sur le rôle et la place de l'organisme dans son écosystème (Grinnell 1917; Elton 1927). La notion de niche écologique repose sur les ressources nécessaires pour qu'un organisme puisse accomplir son cycle de vie. Grinnell (1917) définit la niche d'une espèce par la réponse de l'espèce aux conditions environnementales du milieu, tandis que Elton (1927) la définit par l'impact que l'espèce exerce sur son environnement. Selon ces concepts, une espèce serait systématiquement absente d'un habitat ayant des conditions locales qui ne lui sont pas favorables. C'est ce que James et al. (1984) appellent la niche Grinnellienne, en déclarant que – dans des conditions limitantes de reproduction et de dispersion – une espèce est supposée occuper une région géographique qui est directement en accord avec la distribution de sa niche.

Le concept moderne de niche écologique proposé par Hutchinson (1957) apparaît particulièrement pertinent à appliquer aux habitats riches car il met l'accent sur les ressources environnementales nécessaires à une espèce et, par extension, aux différentes espèces constituant une communauté. Il définit la niche fondamentale d'une espèce comme un hypervolume de dimension n correspondant aux différentes ressources et conditions environnementales abiotiques dans lesquelles une espèce peut potentiellement vivre. Il distingue la niche fondamentale d'une espèce de sa niche réalisée, qui correspond à une portion de la niche fondamentale où l'espèce est réellement présente, c'est-à-dire qu'elle tient compte de la présence d'autres espèces compétitrices rendant certaines parties de la niche écologique inaccessible. Ce concept repose sur le principe d'exclusion compétitive (Gause 1934), énonçant que dans des conditions environnementales constantes au cours du temps, deux espèces utilisant une même ressource ne peuvent coexister indéfiniment au sein d'un système limité. Du fait de l'exclusion compétitive, la niche réalisée d'une espèce serait, selon Hutchinson (1957), la portion de sa niche fondamentale où l'espèce n'est pas exclue du fait de la compétition avec d'autres espèces.

Pour que le principe d'exclusion compétitive soit validé, cela nécessite, notamment théoriquement, que l'environnement ne présente pas de variation spatiale ni temporelle. Or une perturbation peut conduire à l'apparition d'espaces vides, des « niches écologiques vacantes ».

L'importance de la variation spatiale de l'environnement comme un facteur influençant les processus de coexistence est soulignée dans le concept de régénération de niche (Grubb 1977), qui met l'accent sur le comblement par les graines ou organes végétatifs des espaces laissés vacants dans les communautés végétales. Selon ce concept, il y aurait donc une relation étroite entre la niche écologique d'une espèce et une perturbation particulière (fauche, traitement herbicide, apport de fertilisants) qui modifie les conditions environnementales du milieu. Une perturbation pourrait donc, à un certain niveau, accroître la dimensionnalité de la niche écologique des espèces composant une communauté locale (Harpole & Tilman 2007).

2.2.2.2 Apports de la théorie des perturbations

La notion de perturbation fait référence à des mécanismes se déroulant à large échelle (destruction d'habitats), ou à l'échelle locale de l'habitat (fauche, labour) et diverses définitions sont employées dans la littérature (Łaska 2012). Afin d'éclairer cette question et, de manière générale, les patrons de coexistences pouvant être observés dans des habitats sujets à des perturbations de nature, d'intensité et de temporalité diverses, nous aborderons la notion de perturbation à l'échelle de l'habitat. Dans ce contexte, nous considérons que deux concepts majeurs permettent conjointement d'éclairer l'influence d'une perturbation sur les conditions environnementales de l'interface route – champ cultivé et donc les patrons de coexistence observés.

Le premier concept définit le terme de perturbation comme une destruction partielle ou totale de la biomasse végétale (Grime 1974; Grime 1977; Grime 1979), tandis que le deuxième le définit comme un événement temporel discret qui perturbe la structure d'une communauté et change la disponibilité en ressources, en substrat ou l'environnement physique (White & Pickett 1985). Cet événement discret conduit à l'apparition d'espaces vides, ou micro-habitats au sein desquels les processus de colonisation peuvent se produire (White & Pickett 1985; Krasny & DiGregorio 2001; McCarthy 2001).

Le concept de perturbation de White and Pickett (1985) permet d'illustrer l'influence potentielle d'une dérive de fertilisants apportés dans la parcelle cultivée vers le bord de route. En effet, en augmentant la disponibilité en nutriments, une dérive de fertilisants

pourrait augmenter la production de biomasse, modifier les relations de compétition entre les espèces pour la lumière et ainsi diminuer (i) la diversité α d'un compartiment du bord de route et (ii) la diversité β entre ce compartiment et le bord de champ, ceux-ci présentant alors des conditions environnementales plus homogènes.

De plus, ces deux concepts illustrent l'influence de la fauche qui peut être à la fois considérée comme un filtre abiotique direct qui enlève tout ou partie de la végétation, mais aussi comme un processus influençant l'intensité d'autres filtres écologiques, comme la disponibilité des ressources et l'efficacité de leur exploitation.

Ainsi, selon sa temporalité et son intensité, la fauche peut influencer de manière plus ou moins forte (i) les relations de compétition entre les individus, (ii) la disponibilité en espaces laissés vacants et (iii) la disponibilité en ressource lumineuse par ouverture du milieu. Ces processus influenceront alors plus ou moins l'assemblage local des espèces, pouvant expliquer les effets variables de la fréquence de fauche et d'un retard de la première date de fauche selon le contexte d'étude (par exemple Parr & Way 1988; Schaffers 2002; Auestad et al. 2011; Humbert et al. 2012).

Néanmoins, certains auteurs suggèrent qu'un niveau de perturbation intermédiaire favoriserait la coexistence des espèces au sein d'une communauté (intermediate disturbance hypothesis, Connell 1978). Ce concept s'illustre par un compromis entre capacité de compétition et de dispersion des espèces : lorsque la perturbation est fréquente, étendue dans l'espace et que l'intervalle de temps entre perturbations est court, le taux de mortalité serait important et le régime de perturbations ne favoriserait que des espèces pouvant tolérer ces perturbations ou les éviter. A l'inverse, lorsque la perturbation est peu fréquente, peu étendue dans l'espace et que l'intervalle entre perturbations est long, la compétition serait intense et l'exclusion de certaines espèces favorisée. Dans une méta-analyse, Mackey and Currie (2001) suggèrent cependant que cette hypothèse serait principalement vérifiée pour des communautés végétales et au sein d'habitats de faible surface.

Dans le cadre de notre étude, nous pourrions nous attendre à ce qu'une augmentation de la fréquence de fauche diminue la diversité α des compartiments du bord de route.

Si ces concepts permettent de poser des hypothèses sur les patrons de coexistence observés, la réponse des espèces aux facteurs d'origine abiotique ou anthropique est variable et il est difficile de généraliser des patrons d'assemblage. Une approche qui s'avère être

pertinente pour comprendre les mécanismes régissant l'assemblage des espèces en communautés est l'approche fonctionnelle.

2.3 L'apport de l'approche fonctionnelle

L'approche fonctionnelle repose sur la mesure de traits fonctionnels, un trait fonctionnel pouvant être défini comme une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau de l'individu (Violle et al. 2007).

A partir de ces traits, des classifications d'espèces ont été proposées, reposant sur le regroupement d'espèces présentant des traits, ou combinaisons de traits, similaires.

Au cours de cette thèse, nous utiliserons différents traits connus pour être affectés par les différentes perturbations étudiées, à savoir le début de floraison, la division des espèces en monocotylédones et dicotylédones, ainsi que les stratégies de dispersion spatiale des graines. Pour ce dernier trait nous distinguerons :

- les espèces anémochores se dispersant par le vent,
- les espèces autochores se dispersant par un mécanisme propre à l'espèce,
- les espèces zoochores se dispersant par les animaux,
- les espèces barochores dont la dispersion des graines se fait par la gravité.

Nous utiliserons également différentes caractéristiques des espèces définies à l'échelle des populations :

- **les stratégies CSR de Grime** (Grime 1974; Grime 1977; Grime 1979), qui reposent sur un modèle dans lequel la perturbation (R), le stress (S) et la compétition (C) sont des phénomènes induisant des changements dans la stratégie de vie des espèces. Les espèces de stratégie R grandissant dans les habitats perturbés – comme les parcelles agricoles – sont caractérisées par une faible biomasse, un cycle de vie court, un taux de croissance et de développement rapides, une forte capacité de reproduction et de fertilité. Ces espèces incluent principalement les espèces annuelles et bisannuelles ainsi que les bryophytes. Les espèces de stratégie C sont caractérisées par une grande taille, un cycle de vie long. Les espèces présentant une stratégie S se caractérisent par une grande résistance au stress, ont une petite taille, une durée de vie longue et la capacité à utiliser les ressources en un temps court au moment de leur disponibilité.

- **la classification de Raunkiaer** regroupe les espèces à partir de critères morphologiques (position hivernale des organes de survie ou des méristèmes de croissance) déterminant leur adaptation à passer la saison défavorable (Raunkiaer 1934). Cinq stratégies ont été initialement identifiées par Raunkiaer :

- les phanérophytes : plantes qui dépassent 0,5 m de hauteur et dont les pousses ne meurent pas périodiquement (par exemple les arbres et arbustes) ;
- les chamaephytes : plantes qui ne dépassent pas les 0,5 m de hauteur ou bien qui sont ramenées sous cette hauteur par la mort des pousses feuillées (par exemple les petits arbustes) ;
- les hémicryptophytes, qui ont leur organe de survie près de la surface du sol ;
- les géophytes, qui ont leur organe de survie sous la surface du sol (bulbe, rhizome ou tubercule)
- les thérophytes : plantes annuelles qui passent la saison hivernale sous forme de graines.

Cette classification peut également être utilisée pour tenir compte de l'influence des perturbations telles que la fauche du bord de route, qui représente, dans le cadre de notre étude, la saison défavorable la plus récurrente.

Dans ce contexte, nous pourrions nous attendre à ce qu'une augmentation de la fréquence de fauche favorise soit (i) les espèces hémicryptophytes, incluant des espèces compétitives ayant des capacités de croissance rapide, ou (ii) les espèces thérophytes potentiellement capables de germer dans des espaces laissés vacants.

Nous utiliserons également **les indicateurs écologiques d'Ellenberg**, définissant les préférences de développement d'une espèce à différents facteurs du milieu tels que l'humidité, le pH, la lumière et les éléments nutritifs (Hill et al. 1999). Ces indicateurs notent les espèces sur une échelle numérique de 1 à 9 pour caractériser leurs préférences écologiques à un facteur donné.

En relation avec les perturbations étudiées au cours de cette thèse, nous utiliserons : l'indicateur pour la lumière (1 : espèce sciaphile à 9 : espèce héliophile) et l'indicateur pour les éléments nutritifs (1 : espèce oligotrophe à 9 : espèce nitrophile).

En effet, en ouvrant le milieu, la fauche peut augmenter la disponibilité en ressource lumineuse, ce qui aurait pour conséquence de favoriser les espèces héliophiles. De plus,

s'il y a une dérive de fertilisants de la parcelle cultivée vers le bord de route, les espèces nitrophiles devraient être favorisées.

Les cadres conceptuels développés précédemment ont permis de dégager des facteurs distincts afin d'expliquer les patrons de coexistences observés dans des milieux perturbés. Cependant, ces facteurs n'agissent pas avec la même intensité selon l'échelle spatiale considérée (de quelques mètres à l'échelle du paysage). Ainsi, pour rendre compte de ces spécificités, la définition d'un cadre conceptuel basé sur les notions de pool d'espèces, de règles d'assemblages et de hiérarchie des filtres s'avère nécessaire (Diamond 1972; Keddy 1992; Zobel 1997; Belyea & Lancaster 1999).

2.4 Un cadre conceptuel unificateur

Dans ce cadre conceptuel, les espèces constituant le « pool global d'espèces » – l'ensemble des espèces qui, à un instant donné, sont potentiellement capables de se disperser et de s'établir au sein d'un site (Zobel 1997) – seraient filtrées en fonction d'un ensemble de traits fonctionnels les caractérisant. Une série de facteurs environnementaux, puis les interactions biotiques entre espèces, détermineraient la coexistence locale de ces dernières et leur abondance relative (Figure 3, Woodward & Diament 1991; Weiher & Keddy 1995; Diaz et al. 1998; Lortie et al. 2004; Bello et al. 2013; Kraft et al. 2015).

Ce même concept a par ailleurs été proposé plus spécifiquement pour expliquer l'assemblage des espèces adventices (Booth & Swanton 2002).

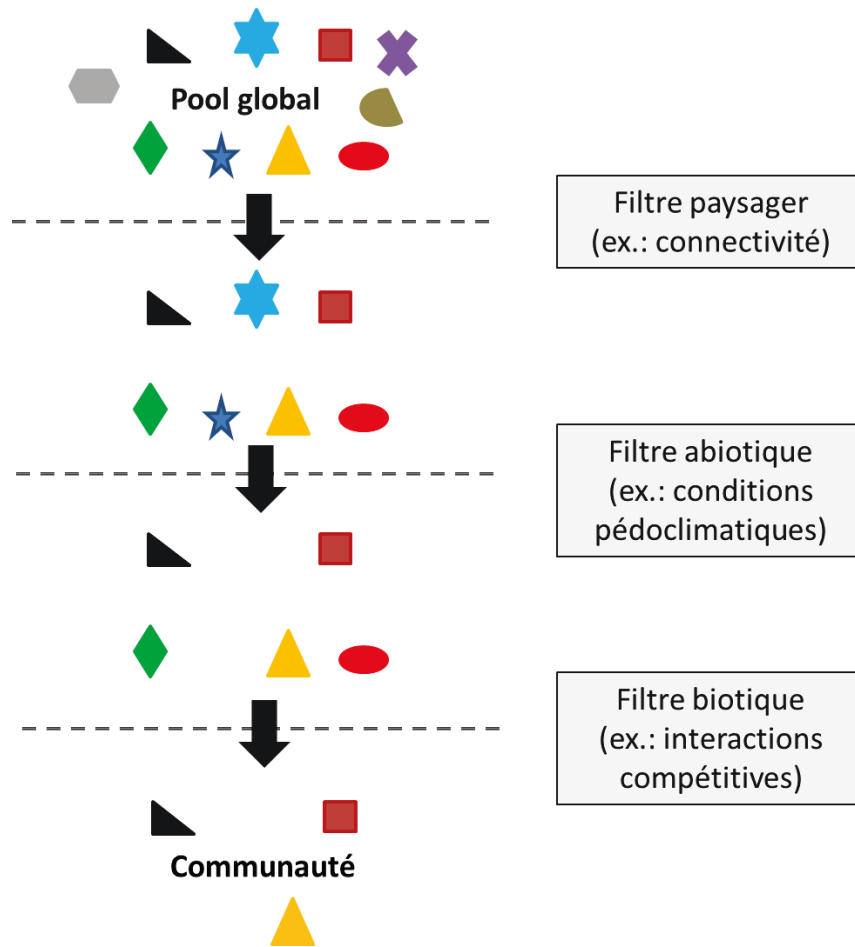


Figure 3 : Les différents filtres sélectionnent progressivement, à partir du pool global, les espèces les plus adaptées aux conditions environnementales de l'habitat. Les interactions biotiques définissent ensuite l'assemblage local des espèces en communautés.

Dans le cadre de notre étude, si l'on considère que les filtres sont hiérarchisés, alors les espèces n'étant pas adaptées à la fauche (par exemple les arbustes) ne pourront se développer au sein du bord de route. Ensuite, les espèces n'étant pas adaptées à un régime de perturbations varié et fréquent (par exemple de nombreuses espèces pérennes et bisannuelles) ne seront pas observées sur le bord de champ.

Dans cette thèse, les facteurs paysagers et de gestion seront étudiés séparément.

3 Objectifs de la thèse et organisation du manuscrit

3.1 Objectifs généraux

En prenant comme objet d'étude l'interface route – champ cultivé dans un paysage agricole intensif, l'**objectif de cette thèse est double** :

1/ A l'égard de la communauté scientifique, cette thèse éclairera les mécanismes spatiaux et temporels impliqués dans l'assemblage des espèces au sein d'un espace perturbé.

Pour ce faire, nous nous intéresserons à des facteurs agissant à différentes échelles (Figure 4) :

- à l'échelle paysagère, notre objectif sera de mesurer les effets des changements temporels de structure paysagère liés à l'intensification des pratiques agricoles ;

- à l'échelle locale, nous mesurerons d'une part (i) l'influence des pratiques de gestion (fauche, traitements herbicides et applications de fertilisants) sur les patrons de coexistence observés et d'autre part (ii) les effets d'un retard de la première date de fauche et du matériel utilisé, sur les processus de dispersion de graines au niveau de l'interface.

2/ A l'égard des gestionnaires, ces études menées à différentes échelles spatiales et temporelles apporteront des réponses sur les enjeux de gestion en termes de conservation et de contrôle de la biodiversité. En effet :

- une étude diachronique du paysage nous permettra de voir si les pratiques de gestion actuelles ont un réel enjeu pour la préservation de la biodiversité future ;

- les études menées à l'échelle locale nous permettront d'évaluer en particulier les effets des pratiques de fauche effectuées en bord de route sur les différents compartiments de l'interface et d'identifier la pratique la plus adaptée à un compromis entre la préservation de la biodiversité et le risque malherbologique en parcelle cultivée.

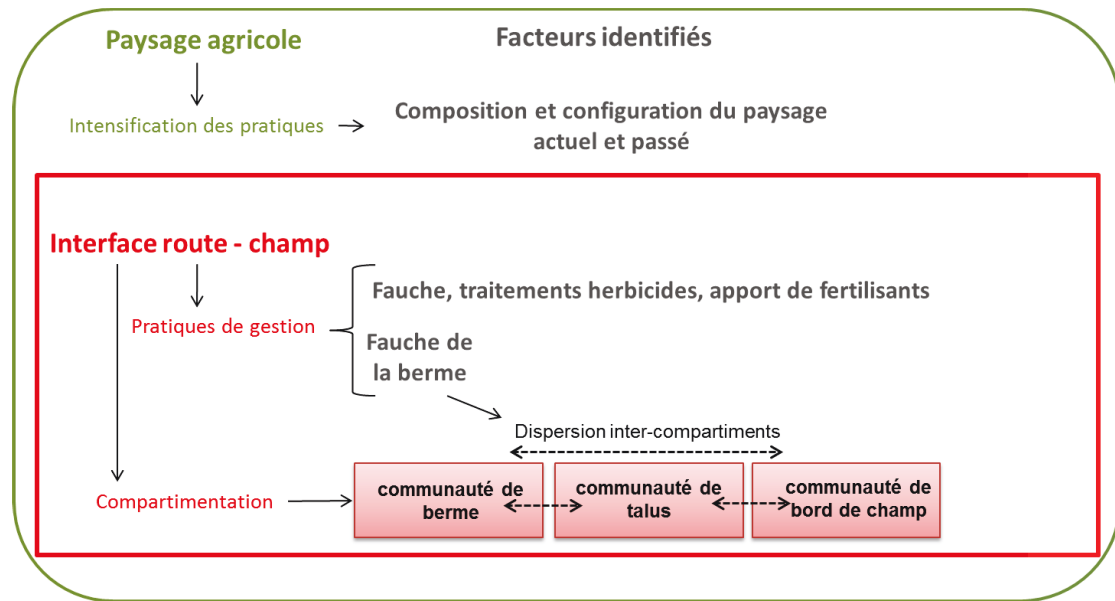


Figure 4 : Facteurs paysagers et locaux étudiés dans le cadre de cette thèse : la composition et la configuration du paysage actuel et passé, les pratiques de gestion et la compartimentation de l'interface route – champ cultivé.

3.2 Questions, hypothèses et organisation du manuscrit

Nous exposons dans cette partie les questions générales relatives à chaque partie de cette thèse.

3.2.1 Questions et hypothèses

La première question posée, qui a fait l'objet d'un premier article, relève de **l'influence des facteurs paysagers** sur les communautés végétales de l'interface route – champ :

Q1. De quelle façon la structure du paysage actuel et passé influence-t-elle l'assemblage des espèces de l'interface route – champ ?

Nous faisons les hypothèses suivantes :

H1.1. Une plus grande proportion d'habitats semi-naturels et une plus grande densité de bordures devraient augmenter la diversité α au sein de chaque compartiment.

H1.2. Dans les paysages les plus hétérogènes, la diversité β devrait présenter une augmentation.

H1.3. On s'attend à ce qu'un délai de réponse lié à l'intensification des pratiques agricoles s'exprime au sein des communautés les plus pérennes.

La deuxième question relève de l'influence **des pratiques de gestion identifiées au sein de chaque compartiment** sur l'assemblage des espèces à l'interface entre la route et le champ cultivé.

Q2. Comment l'assemblage des espèces végétales de l'interface diffère-t-elle selon le compartiment et les pratiques de gestion appliquées ?

Cette question sera abordée sous deux angles : par une approche taxonomique qui a fait l'objet d'un deuxième article (Q2.1), et par une approche fonctionnelle qui a fait l'objet d'un troisième article (Q2.2).

Dans le cadre de l'approche taxonomique, nous nous sommes placés à l'échelle intra-communauté (échelle α), et à l'échelle inter-communauté (échelle β). Nous avons également étudié les variations d'abondance de certaines espèces en bord de champ.

Dans le cadre de l'approche fonctionnelle, nous avons utilisé uniquement l'échelle α .

Les questions sous-jacentes à ces deux études ne seront pas précisées ici mais nous exposons les hypothèses qui en découlent.

Les hypothèses posées dans le cadre de l'**approche taxonomique** sont les suivantes :

H2.1.1. La diversité α au sein de chaque compartiment devrait diminuer **de la berme au bord de champ**, tandis que la diversité β , c'est-à-dire la différence de composition taxonomique entre compartiments, devrait être la plus élevée entre la berme et le bord de champ.

H2.1.2. Une augmentation de **l'apport de fertilisants azotés en bord de champ** devrait diminuer la diversité α du talus et la diversité β entre ce compartiment et le bord de champ.

H2.1.3. Une **fauche tardive de la berme** ne devrait pas influencer la diversité α de ce compartiment mais pourrait, en augmentant la durée de la phase phénologique de production de graines de certaines espèces, favoriser leur dispersion et leur abondance en bord de champ, ce qui pourrait réduire la diversité β entre la berme et le bord de champ (c'est-à-dire augmenter la similarité taxonomique entre ces deux compartiments).

H2.1.4. En considérant spécifiquement les espèces fréquemment observées dans les trois compartiments (espèces généralistes), une fauche tardive de la berme et une diminution de la fréquence de fauche sur le talus pourraient augmenter l'abondance de ces espèces en bord de champ.

Les hypothèses posées dans le cadre de l'**approche fonctionnelle** sont les suivantes :

H2.2.1. Les communautés de la **berme** devraient être dominées par des espèces modérément nitrophiles, ayant un accès préférentiel à la lumière, hémicryptophytes, compétitives, et anémochores. Tandis que celles du **bord de champ** devraient être dominées par des espèces tolérant l'ombrage (se développant fréquemment sous un couvert dense constitué par les plantes cultivées), nitrophiles, thérophytes, rudérales et barochores.

Les communautés du **talus** pourraient être caractérisées par une composition fonctionnelle intermédiaire (combinaison des pratiques de gestion : fauche et dérive potentielle de fertilisants et d'herbicides en provenance de la parcelle cultivée).

H2.2.2. Une augmentation de la **fréquence de fauche sur le talus et la berme** pourrait soit favoriser (i) les espèces hémicryptophytes, incluant des espèces compétitives ayant des capacités de croissance rapide, ou (ii) les espèces thérophytes potentiellement capables de germer dans des espaces laissés vacants.

H2.2.3. Une **fauche tardive de la berme** devrait promouvoir les espèces compétitives de grande taille, caractérisées par une floraison tardive, investissant généralement davantage de biomasse dans leurs tissus durant leurs phases de développement végétatif, présentant ainsi un accès préférentiel à la lumière plus long lorsqu'elles sont en compétition avec les autres espèces.

H2.2.4. Une augmentation d'espèces compétitives sur la berme et le talus pourrait promouvoir cette stratégie en **bord de champ** du fait d'une dispersion spatiale de graines et/ou d'une dispersion végétative sur une courte distance.

H2.2.5. Un apport de **fertilisants en bord de champ** devrait promouvoir les espèces nitrophiles et héliophiles, et favoriser les espèces compétitives en bord de champ, ainsi qu'au niveau du talus et de la berme.

H2.2.6. Une augmentation du nombre de **traitements herbicides en bord de champ** pourrait favoriser les espèces monocotylédones ou bien les espèces dicotylédones (dépendant de la sélectivité de l'herbicide utilisé), sur le bord de champ, le talus et potentiellement sur la berme.

Enfin, la **troisième question** posée relève de l'influence des **pratiques de gestion effectuées sur la berme** sur la **dispersion des graines** au niveau de l'interface route – champ :

Q3. Les pratiques de fauche effectuées sur la berme influencent-elles la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ ?

Nous nous intéresserons à la période de la première fauche, qui fera l'objet d'un quatrième article (Q3.1), puis au matériel de fauche utilisé qui fera l'objet d'un cinquième article (Q3.2).

Dans le cadre de la première étude, nous nous sommes également intéressés à la végétation exprimée (en particulier à celle de la berme), et aux patrons de dispersion de certaines espèces.

Q3.1 Quelle est l'influence d'une fauche tardive de la berme sur (i) la diversité α de la végétation exprimée de la berme, (ii) le nombre de graines et la composition de la pluie de graines en bord de route et en bord de champ ?

Nous pensons qu'un retard de la première date de fauche de la berme :

H3.1.1. ne devrait pas influencer la diversité α de la végétation exprimée de la berme ;

H3.1.2. devrait augmenter le nombre d'espèces et le nombre de graines dans la pluie de graine de la berme ;

H3.1.3. pourrait augmenter la dispersion de graines adventices de la berme jusqu'au bord de champ.

Q3.2 Quelle est l'influence du matériel de fauche utilisé sur la berme sur la dispersion des graines au niveau de l'interface route – champ ?

Nous pensons que le matériel de fauche pourrait augmenter :

H3.2.1 la distance moyenne de dispersion des graines (D) de la berme au bord de champ (Figure 5);

H3.2.2 l'angle de déviation moyen (α) mesuré entre la direction du matériel de fauche et le centre de la zone de dispersion des graines (Figure 5).

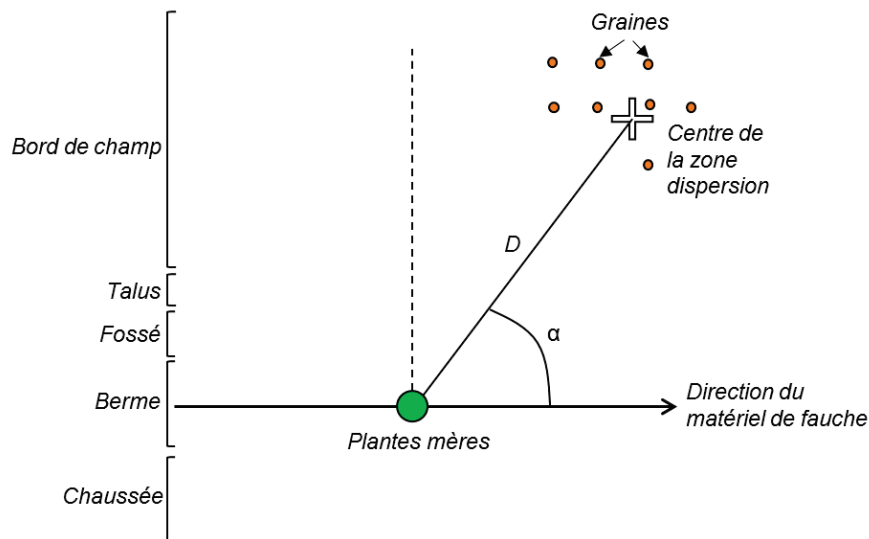


Figure 5 : Représentation schématique de l'influence potentielle du matériel de fauche sur la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ. « D » est la distance entre les plantes mères et le centre de la zone de dispersion des graines ; « α » est l'angle de déviation entre la direction du matériel de fauche et le centre de la zone de dispersion des graines.

Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes également intéressés à la relation qu'il pouvait y avoir entre certains traits fonctionnels des graines (masse et caractéristiques morphologiques) et les patrons de dispersion des espèces.

3.2.2 Organisation du manuscrit

Après un premier volet présentant la **méthodologie** générale de la thèse, ce manuscrit sera composé de trois parties.

La partie 1 (Figure 6), présentée sous la forme d'un article (article 1), répondra à la question suivante :

Q1. De quelle façon la structure du paysage actuel et passé influence-t-elle l'assemblage des espèces de l'interface route – champ ?

La partie 2 sera composée de deux articles qui répondront – par une approche taxonomique (article 2, partie 2.1, Figure 6) puis fonctionnelle (article 3, partie 2.2, Figure 6) – à la question suivante :

Q2. Comment la composition des communautés végétales de l'interface diffère-t-elle selon le compartiment et les pratiques de gestion appliquées ?

La partie 3 sera composée de deux articles et traitera de la question suivante :

Q3. Les pratiques de fauche effectuées sur la berme influencent-elles la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ ?

Le premier article s'intéressera à l'influence de la fauche tardive (article 4, partie 3.1, Figure 6) et le 2^{ème} à l'influence du matériel de fauche (article 5, partie 3.2, Figure 6).

Ensuite, les résultats de ces parties seront synthétisés et discutés dans le volet **Discussion et perspectives**. Enfin, des préconisations en termes de gestion seront proposées en **Conclusion**.

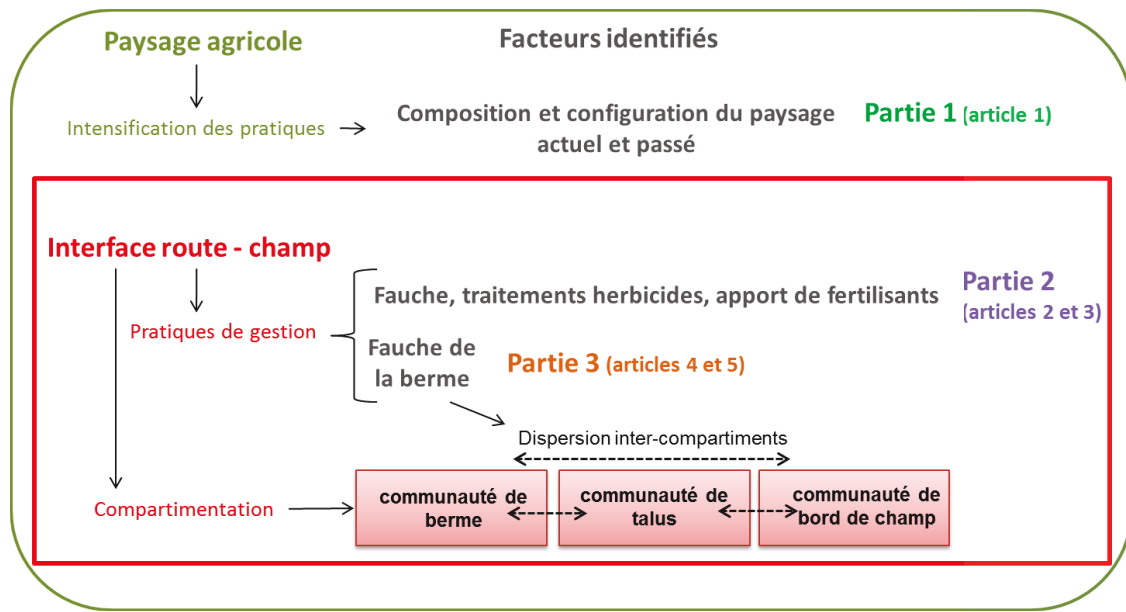


Figure 6 : Les facteurs paysagers et locaux étudiés dans les parties 1, 2 et 3 de cette thèse.

METHODE DE COLLECTE DES DONNEES



1 Contexte territorial

1.1 Le département d'Indre-et-Loire : un territoire dominé par l'activité agricole

Situé en région Centre-Val de Loire, le département d'Indre-et-Loire est un territoire de 615,4 milliers d'hectares (ha) dont la superficie agricole utilisée (SAU) est de 351,2 milliers d'hectares (57%), le reste du territoire étant dominé par des bois et des forêts (29%, 177,9 milliers ha, Agreste, statistique agricole 2014).

Parmi la SAU, on recense une majorité de terres arables (295,6 milliers ha, Figure 7) essentiellement destinées à la production de céréales et d'oléagineux (respectivement 60% et 32% de la superficie des terres arables).

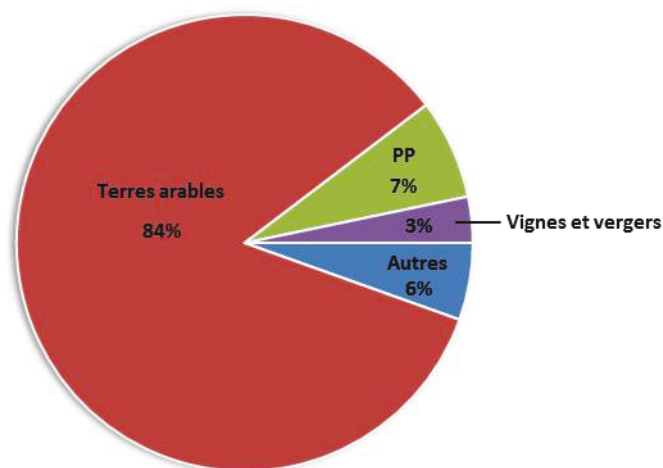


Figure 7 : Surface relative couverte par les terres arables, les prairies permanentes (PP) ainsi que les vignes et vergers, proportionnellement à la SAU. Les prairies permanentes comprennent les prairies naturelles productives, les prairies temporaires semées depuis plus de 6 ans et les prairies peu productives. Source : Agreste, statistique agricole 2014.

Dans la suite de l'étude, nous nous focaliserons uniquement sur les bords de champs de parcelles cultivées en céréales d'hiver car elles représentent le type de culture dominante au sein du département (73% de la superficie en céréales) et font l'objet de pratiques agricoles comparables.

En ce qui concerne le réseau routier, il s'étend sur 11 899 km et est majoritairement composé de voies communales (65%, 7 757 km) et de routes départementales (33%, 3 926 km Ministère de l'environnement de l'énergie et de la mer 2015).

Les bords de routes départementales d'Indre-et-Loire font l'objet d'une gestion différenciée expérimentée depuis 2009 qui s'intègre de manière générale dans le contexte des réflexions sur la Trame Verte et Bleue (TVB). Définie dans le cadre du Grenelle de l'environnement (2007), la TVB est un réseau écologique constitué de réservoirs de biodiversité connectés entre eux par des corridors (Allag-Dhuisme et al. 2010a; Allag-Dhuisme et al. 2010b). Cette mise en réseau s'applique aux milieux terrestres et humides. La mise en place de la TVB est déclinée à plusieurs échelles (national, régional, communal et intercommunal) et avec la participation des acteurs locaux (Allag-Dhuisme et al. 2010a; Allag-Dhuisme et al. 2010b). C'est dans le cadre de l'application de la TVB à l'échelle régionale, via le Schéma Régional de Cohérence Ecologique (SRCE), qu'une gestion différenciée des bords de routes départementales d'Indre-et-Loire est expérimentée (Schéma régional de cohérence écologique du Centre 2014).

Afin d'améliorer les connaissances relatives à la gestion de la végétation des bords de route et aux rôles qu'elle peut avoir en tant que connectivité écologique au sein du paysage, le projet de recherche Interaction Route Mosaïques Agricoles (IRMA), dans lequel s'inscrit cette thèse, a été porté par l'UMR CITERES (Université de Tours et CNRS) (Encadré 4). Le projet exploratoire Interactions Routes – Champs Cultivés (IRCC), soutenu par le programme ITTECOP (Encadré 4), nous a permis d'approfondir notre thématique de recherche et d'élargir notre réflexion engagée sur les bords de route à d'autres emprises d'infrastructures linéaires de transport terrestres (Annexe 1).

Encadré 4 : Les projets IRMA et IRCC.

**Le Projet Interactions Routes Mosaïques Agricole (IRMA)*

Le projet de recherche IRMA (responsable : F. Isselin), financé par la région Centre et soutenu par l'association Vegepolys, a été lancé en 2011 et a pris fin en 2015. Ce projet a été porté par l'UMR Cités Territoires Environnement et Sociétés (CITERES) et plus spécifiquement par l'axe Dynamiques Environnementales et Paysagères de l'équipe Ingénierie du Projet en Aménagement, Paysage et Environnement (IPAPE).

Ce projet portait sur les interactions écologiques entre les bords de routes et les bords de champs et avait pour objectifs principaux d'évaluer les fonctions écologiques des bords des routes, selon le mode de gestion et les éléments du paysage, ainsi que de proposer des mesures pour la prise en compte de ces milieux dans les documents d'aménagement. Pour atteindre ces objectifs, une démarche interdisciplinaire a été adoptée en articulant sciences biologiques, sciences sociales et droit. Du point de vue biologique, pour évaluer si les bords de route représentent – en fonction de leur mode de gestion – des continuités écologiques au sein d'un paysage à dominante rurale, différents taxons ont été étudiés : végétaux, arthropodes et amphibiens.

**Le Projet Interactions Routes – Champs Cultivés (IRCC)*

Le projet IRCC (responsable F. Di Pietro), est un projet exploratoire porté par l'UMR CITERES, qui a été soutenu entre 2014 et 2015 par le programme Infrastructures de Transports Terrestres, Écosystèmes et Paysages (ITTECOP). Ce programme fut proposé par le ministère de l'Écologie, du Développement durable et de l'Énergie, et la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité et a été soutenu par le Club Infrastructures Linéaires et Biodiversité. Il avait pour objectif de relier plus directement la réflexion sur les écosystèmes et les paysages avec l'enjeu plus spécifique de la biodiversité.

Les objectifs du projet IRCC étaient d'étudier les effets de la gestion de la végétation de l'interface route – champ cultivé sur la biodiversité végétale de cet espace, et d'élargir la réflexion engagée sur le réseau routier aux emprises d'autres infrastructures linéaires de transport terrestre et notamment aux réseaux de transport d'énergie tel que les pieds de pylônes électriques.

1.2 La gestion différenciée des bords de routes départementales

Les opérations de gestion des bords de routes départementales sont définies par le conseil départemental dans un plan de fauchage puis organisées à une échelle locale au sein de cinq Services Territoriaux d'Aménagement (STA, Figure 8) qui élaborent un plan d'intervention de fauchage (Mackowiak 2009). Ces opérations de gestion reposent le plus souvent sur un broyage sans export de biomasse, ainsi qu'un passage d'herbicide limité dans l'espace (par exemple aux pieds de pylônes et des panneaux de signalisation).

Dans le cadre des pratiques de gestion différenciée, on distingue un fauchage dit « intensif » ou « conventionnel » du bord de route d'un fauchage dit « extensif » ou « raisonné », ce dernier étant appliqué sur environ 5% des routes départementales représentant 180 km de bords de routes départementales (Figure 8). Les tronçons de route en fauchage raisonné sont localisés dans des zones où la visibilité est la plus assurée.

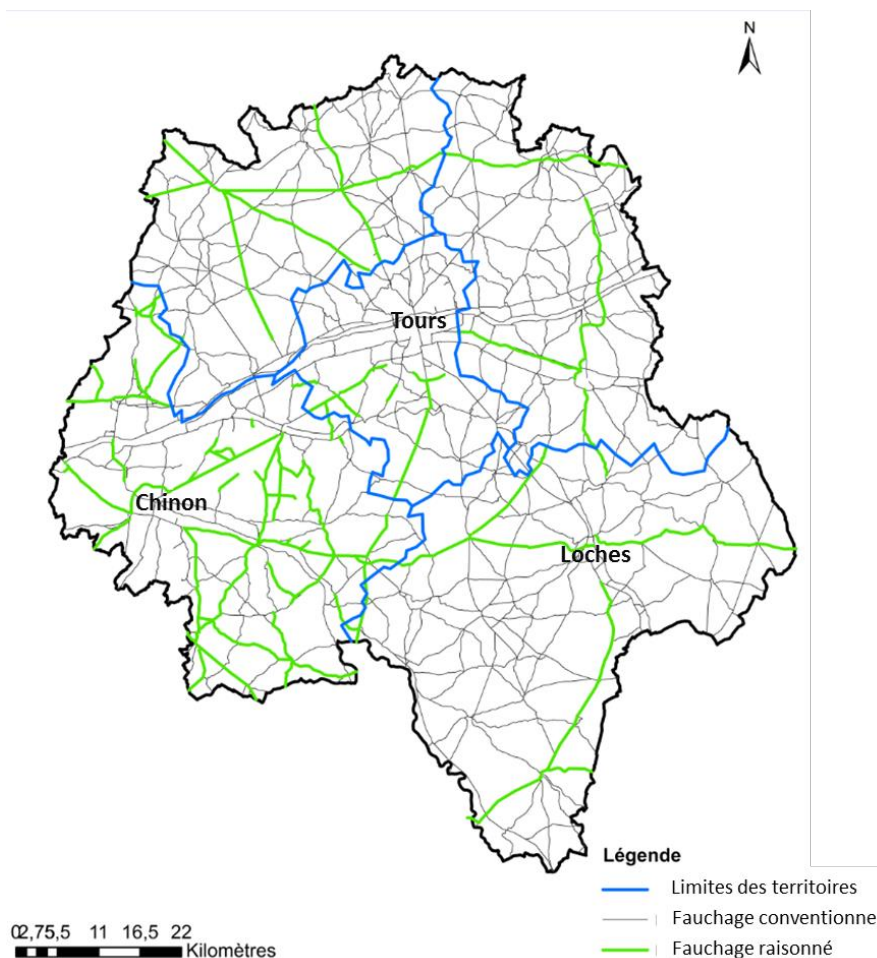


Figure 8 : Délimitation des territoires gérés par les 5 services territoriaux d'aménagement (en bleu). Les bords de route en fauchage raisonné sont illustrés en vert. Tours est la préfecture du département d'Indre-et-Loire, Chinon et Loches sont les sous-préfectures. Réalisation : C. Chaudron, Arcmap 10.3, projection RGF Lambert 93, sources : BD Carto® IGN, Conseil général d'Indre-et-Loire.

De manière générale, le fauchage est organisé en 3 périodes de coupe s'étalant plus ou moins dans le temps (Figure 9).

En ce qui concerne les bords de route en fauchage raisonné, deux interventions dites « de sécurité » sont effectuées au printemps et en été sur une largeur généralement comprise entre 1,20 m à 1,60 m (selon le matériel utilisé). La 2^{ème} intervention de sécurité est réalisée le plus tard possible et si besoin (en fonction de la croissance de la végétation). La 3^{ème} intervention réalisée entre septembre et décembre concerne la zone de sécurité, la berme, le fossé et le talus.

La principale différence entre le mode de fauchage raisonné et celui conventionnel concerne l'intervention estivale dite « de propreté » pour les bordures en fauchage conventionnel. Cette intervention est réalisée sur la zone de sécurité, la berme et

potentiellement sur le fossé, et de façon régulière (en fonction de la croissance de la végétation) (Figure 9).

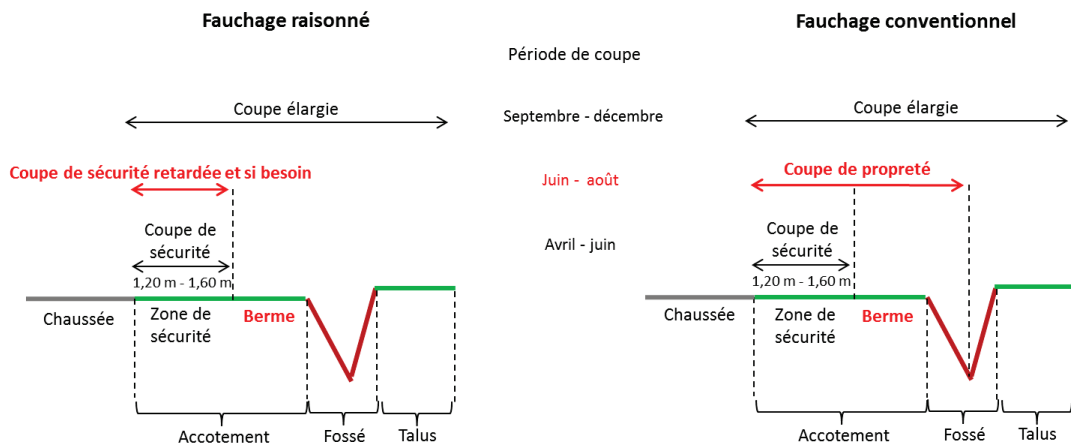


Figure 9 : Pratiques de fauche effectuées par les STA sur les bords de routes gérées de façon conventionnelle ou raisonnée.

Ces modalités de gestion sont théoriques, nous avons pu constater que les agents du STA s’adaptent aux conditions météorologiques, aux pannes fréquentes de matériel, à certaines demandes des riverains... De manière générale, la hauteur de coupe minimale est de 8 à 10 cm en fonction de l’engin utilisé.

2 Stratégie d’échantillonnage

2.1 Choix de la zone d’étude

A l’échelle du département d’Indre-et-Loire, la zone d’étude a été délimitée de façon à intégrer (i) des bords de route en fauchage raisonné et des bords de route en fauchage conventionnel, (ii) un gradient paysager couvrant des zones plus ou moins boisées. Des échanges avec des agriculteurs et plusieurs référents agricoles (Encadré 5) nous ont amené à choisir le Sud-Est du département d’Indre-et-Loire (Figure 10).

Encadré 5 : Une première prise de contact avec les agriculteurs (octobre 2012 – avril 2013).

A partir de secteurs sélectionnés à l'échelle du département, nous avons tout d'abord identifié les agriculteurs possédant des parcelles en bord de route. Cette première étape fut réalisée à partir d'une étude approfondie du registre parcellaire cadastral et d'entretiens avec la chambre d'agriculture d'Indre-et-Loire et les 9 conseillers agricoles des GDA⁶.

Après une phase de recherche et de discussion auprès des agriculteurs identifiés et d'échanges avec la chambre d'agriculture, les conseillers agricoles et différentes associations agricoles en contact direct avec les agriculteurs, des secteurs se sont révélés inadaptés à notre projet. En effet, certains agriculteurs manifestaient une réticence à notre étude.

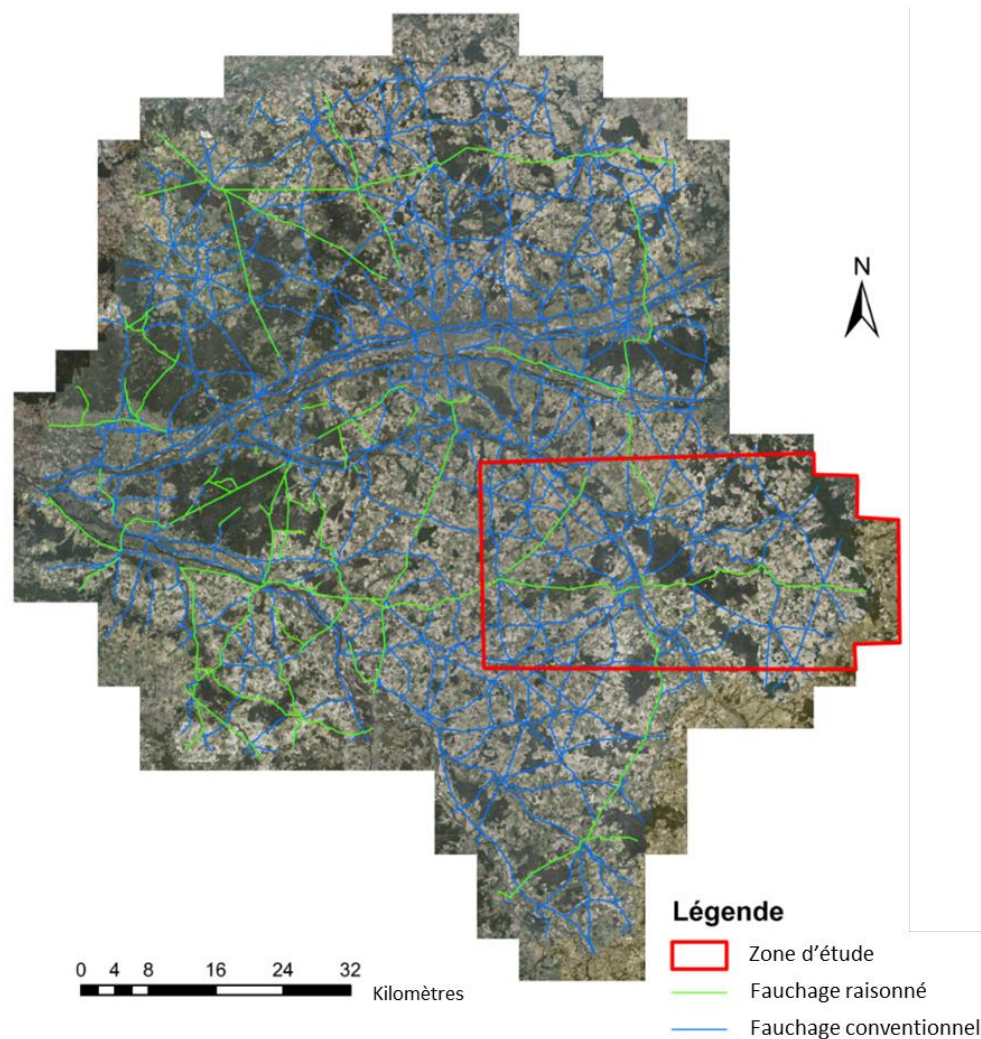


Figure 10 : Localisation de la zone d'étude. Réalisation : C. Chaudron, Arcmap 10.3, projection RGF Lambert 93, sources : BD Ortho® IGN, Conseil général d'Indre-et-Loire.

⁶ GDA = Groupements de Développement Agricole. Les GDA sont des groupes d'agriculteurs volontaires d'un secteur qui partagent des connaissances, des techniques et sont accompagnés dans leurs démarches par un conseiller agricole.

Les entretiens menés lors de la délimitation de la zone d'étude (Encadré 5) nous ont indiqué qu'un grand nombre d'agriculteurs gèrent eux-mêmes les bords de routes, mécaniquement ou chimiquement.

2.2 Choix des secteurs et des sites d'étude

Au sein la zone d'étude où la céréaliculture domine, nous avons choisi deux secteurs paysagers contrastés : un paysage « ouvert » composé de quelques bosquets (secteur A, Figure 11) et un paysage « boisé » composé de massifs boisés et forestiers relativement nombreux (secteur B, Figure 11).

Situé au cœur de la petite région agricole de la Champagne, le secteur A est une zone de plateaux et vallons plus ou moins marqués. En ce qui concerne les types de sols, on peut distinguer de façon majoritaire : des sols bruns lessivés sur calcaire lacustre à texture limoneuse (25% d'argile en surface) et des sols argilo-calcaires plus ou moins profonds sur calcaire (25% à 45% d'argile en surface) (Chambre d'agriculture d'Indre et Loire 2002). La texture de ces derniers types de sol les rend plus ou moins faciles à travailler. Lors des entretiens préliminaires (Encadré 5), nous avons constaté que le travail du sol sur ce secteur repose majoritairement sur des techniques simplifiées – comme un travail superficiel avec des actions de déchaumages⁷ ou du non labour – tandis que le labour est moins employé.

Le secteur B se situe dans la petite région agricole de la Gâtine de Loches et Montrésor, se caractérisant par des plateaux et vallons plus marqués que dans le secteur A. En ce qui concerne les types de sols on distingue majoritairement des sols lessivés reposant sur des argiles à silex et à texture limoneuse (60% de limon en surface) et des sols d'érosion reposant sur des argiles à silex (Chambre d'agriculture d'Indre et Loire 2002). De par leur structure, ces sols sont relativement imperméables et l'action de la pluie et d'épisodes secs entraîne la formation d'une croûte dite de battance (Chambre d'agriculture d'Indre et Loire 2002). Au sein de ce secteur, les terres sont donc généralement drainées pour la production céréalière et la technique majoritaire de travail du sol employée est le labour.

Le secteur B a fait l'objet de précédents travaux sur les bordures enherbées de parcelles cultivées, mettant en évidence que les bords de route représentent près d'un quart des bords de champ (Di Pietro et al. 2003).

⁷ Déchaumage = Opération superficielle de préparation du sol qui consiste à arracher les chaumes et les plantes levées et à les enfouir dans le sol, tout comme les graines présentes en surface.

A partir de ces secteurs, nous avons choisi quatre sites d'étude plus ou moins étendus en fonction des facteurs étudiés et des observations réalisées (végétation exprimée ou dispersion de graines, Figure 11).

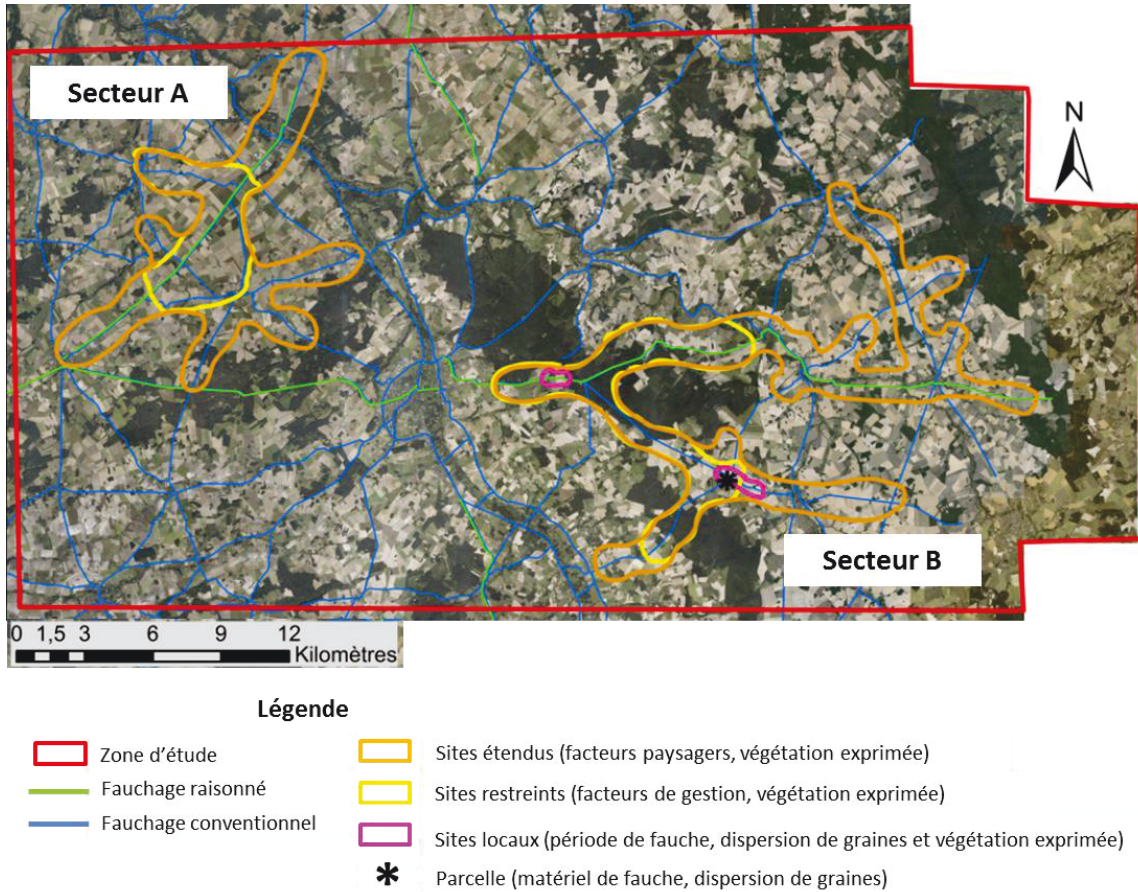


Figure 11 : Secteurs et sites d'étude échantillonnés au sein de la zone d'étude. Pour chaque site d'étude, nous précisons entre parenthèses les facteurs étudiés (paysagers ou de gestion) ainsi que les observations réalisées (végétation exprimée ou dispersion de graines). Réalisation : C. Chaudron, Arcmap 10.3, projection RGF Lambert 93, sources : BD Ortho® IGN, Conseil général d'Indre-et-Loire.

Nous présentons dans la suite les principaux éléments méthodologiques de la collecte des données relatives à chaque partie de cette thèse. Les protocoles employés ainsi que les méthodes de traitement des données seront précisés dans chaque article.

3 Facteurs paysagers : sites étendus

Dans le but d'étudier l'influence des facteurs paysagers sur les communautés végétales de l'interface route – champ cultivé, nous avons choisi des sites étendus au sein des secteurs A et B (Figure 11). Les détails méthodologiques de cette étude seront présentés dans la partie « matériel et méthodes » de l'article 1 (pages 89 – 93).

3.1 Relevés botaniques

La campagne botanique s'est déroulée de mai à juillet 2014 et avait pour objectif d'échantillonner un maximum d'interfaces route – champ cultivé. Pour ce faire, 10 routes départementales traversant 16 communes ont été parcourues.

Un total de 241 interfaces route – champ ont été échantillonnées. Cependant, du fait de la fauche à ras de la berme et/ou du talus, ainsi que de la moisson sur certains bords de champ, 190 interfaces ont pu être échantillonnées complètement (c'est-à-dire sur les trois compartiments). Les principaux éléments méthodologiques de cette campagne botanique sont présentés dans le Tableau 1.

Tableau 1 : Eléments méthodologiques de la campagne botanique sur les sites étendus.

Unité d'observation	Nombre d'unité d'observation par compartiment	Nombre total de relevés	Nombre d'observateurs	Type de données récoltées
10 m ² (périmètre variable*)	1	570 (190 × 3)	8 ↳ Contribution de 7 stagiaires, 3 équipes de 2 ou 3, permutation des membres chaque semaine	présence/absence

* la dimension des trois placettes de relevé au sein d'une interface fut identique et définie à partir du compartiment le plus étroit. Sur l'ensemble des 190 interfaces, la dimension des placettes variait de 20 m × 0,5 m à 67 m × 0,15 m.

3.2 Etude cartographique

L'occupation du sol a été caractérisée dans trois buffers de 250, 500 et 1000 mètres autour des 190 interfaces échantillonnées et ce durant deux périodes : une période « passée » correspondant à l'année 1980, et une période « actuelle » correspondant à l'année 2011.

Cette période de temps fut choisie car elle représente un tournant manifeste en termes d'usage des sols sur les 16 communes couvertes par l'étude (Encadré 6).

Encadré 6 : Evolution de l'assolement et des activités agricoles sur les 16 communes couvertes par l'étude.

Dans les années 1980, les territoires ruraux furent notamment marqués par la mise en place de quotas laitiers et par des opérations de remembrement (Desriers 2007; Philippe & Polombo 2009).

Entre 1979 et 2010, l'assolement au sein de notre zone d'étude a évolué, se manifestant globalement par (i) une augmentation de la surface cultivée en colza, tournesol et blé tendre, (ii) une diminution de la surface cultivée en maïs et de la surface dédiée aux prairies temporaires et permanentes (Figure 12). Ces changements sont à associer à la baisse des activités de polyculture-élevage (24% de la SAU en 1988 et 10% de la SAU en 2010, Agreste) qui fut légèrement plus marqué au sein du secteur B (27% de la SAU en 1988 et 11 % de la SAU en 2010), comparativement au secteur A (20% de la SAU en 1988 et 8% de la SAU en 2010). Au sein de la petite région agricole de la Gâtine de Loches et Montrésor (secteur B), la diminution des activités de polyculture-élevage au profit de la grande culture fut notamment permise entre 1988 et 2000, par des opérations de drainage (Ministère de l'écologie et du développement durable).

De manière générale, sur les 16 communes étudiées, les activités de grandes cultures et de productions laitières sont restées stables (grandes cultures : 61% en 1988 et 62% en 2010, productions laitières : 5% en 1988 et 4% en 2010, Agreste).

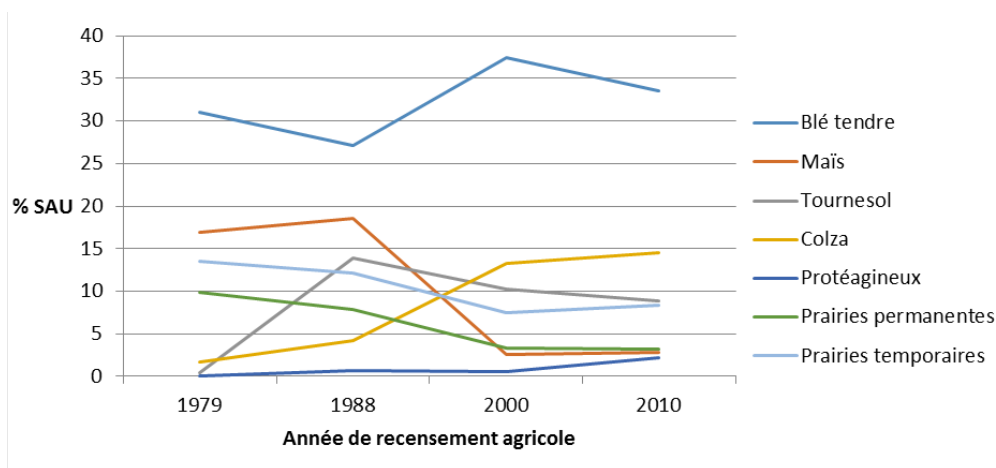


Figure 12 : Evolution de l'assolement sur les sites d'étude étendus. Source : Agreste, recensement à l'échelle communale (16 communes).

Les occupations du sol passée et actuelle ont été décrites sur la base de données issues de l'IGN et en utilisant une méthode adaptée au format des données. Cette étude a nécessité la contribution d'un stagiaire.

3.2.1 Occupation du sol passée

L'occupation du sol passée a été décrite à partir de photographies aériennes en noir et blanc datant des années 1980 ou 1978 en fonction des données disponibles sur le site de l'IGN.

Ces photographies ont tout d'abord été géoréférencées et digitalisées en utilisant plusieurs logiciels (Tableau 2).

Tableau 2 : Procédures de traitement des photographies aériennes et logiciels utilisés.

Procédures	Logiciels
Géoréférencement des photographies aériennes en système RGF Lambert93	Arcgis v10.3 PhotoFiltre 7
Digitalisation semi-automatique : transformation des photographies géoréférencées en fichiers vectoriels	CorelDRAW X7

Les images vectorielles obtenues ont ensuite été géoréférencées à partir des photographies aériennes géoréférencées au préalable.

Ces données vectorisées présentant de nombreuses lacunes, nous avons ensuite défini plus finement les éléments surfaciques (Tableau 3).

Tableau 3 : Définition fine des éléments surfaciques en suivant deux procédures. Des exemples de manipulations réalisées au cours de ces procédures sont donnés.

Procédures	Exemples de manipulations
Réparation de la géométrie des éléments surfaciques vectorisés.	- Suppression des superpositions - Comblement des espaces vides
Regroupement des éléments surfaciques de même type d'occupation du sol. (Dans une contrainte de temps, seuls les éléments surfaciques présentant une surface supérieure à 0,5 ha ont été considérés.)	- Découpage des îlots de parcelles - Combinaison des parcelles divisées - Affinage des contours

L'occupation du sol de chaque élément a ensuite été définie par photointerprétation. Les routes ont été délimitées à partir de la BDTopo® de 2011 puis vérifiées par photointerprétation.

3.2.2 Occupation du sol actuelle

L'occupation du sol actuelle a été décrite en utilisant dans un premier temps deux bases de données : la BD Topo® qui renseigne sur la présence d'éléments hydrographiques, boisés, bâtis, et routiers, ainsi que le Registre Parcellaire Graphique qui renseigne sur le type de culture à l'échelle de l'îlot parcellaire. Lorsque deux éléments du paysage se superposaient – par exemple une route et une zone humide – l'élément le plus stable a été conservé (dans ce cas concret il s'agit de la route).

L'utilisation de la BD parcellaire® de 2012⁸ nous a ensuite permis de délimiter les surfaces non définies dans la BD Topo® et de désagréger les îlots parcellaires en unités parcellaires, qui constituent les unités de gestion les plus fines pour un agriculteur (Vannier 2012).

Nous nous sommes ensuite servis de la BD Ortho® (photographies aériennes) pour caractériser les éléments non renseignés par les bases de données précédentes. Une vérification de l'occupation du sol a également été effectuée lors de la campagne botanique.

3.2.3 Classes d'occupation du sol communes aux deux périodes

Les données utilisées pour décrire l'occupation du sol passée et actuelle n'ayant pas la même précision, nous avons défini 7 classes d'occupation pouvant potentiellement influencer la flore exprimée (Tableau 4).

Tableau 4 : Classes d'occupation du sol définies pour les deux périodes.

Classe d'occupation du sol	Principaux type d'occupation du sol
Culture annuelles	Céréales d'hiver, colza et maïs
Cultures pérennes	Vergers et vignes
Prairies	Prairies permanentes et temporaires (la distinction ne fut pas possible à partir des photographies aériennes passées)
Bois	Massifs forestiers, îlots boisés
Zones humides	Mares, étangs, ruisseaux et rivières
Zones bâties	Villages, habitats isolés et cours de fermes
Routes	Routes départementales, nationales et communales

⁸ La BD parcellaire® de 2011 n'existe pas dans le département d'Indre-et-Loire.

4 Facteurs de gestion : sites restreints

Pour étudier l'influence des pratiques de gestion sur l'assemblage des espèces végétales à l'interface route – champ cultivé, des sites d'études restreints ont été choisis au sein des secteurs A et B. Le 1^{er} site était situé au cœur du paysage ouvert (secteur A, Figure 11) et le 2^{ème} était situé au cœur du paysage boisé (secteur B, Figure 11). Ces sites d'étude ont servi de « sites tests » avant de collecter des données sur les sites d'étude étendus présentés précédemment. Nous indiquons ici les principaux éléments méthodologiques relatifs à la collecte des données. Des éléments détaillés seront fournis dans les parties « matériel et méthodes » des articles 2 et 3 (pages 121 – 125 et pages 156 – 161 respectivement).

4.1 Relevés botaniques

La campagne botanique a été effectuée en juin 2013, un total de 40 interfaces ont été échantillonnées (20 par secteur). Les principaux éléments méthodologiques relatifs à cette campagne botanique sont présentés dans le Tableau 5.

Tableau 5 : Eléments méthodologiques et données collectées à partir des relevés botaniques effectués sur les sites d'étude restreints.

Unité d'observation	Nombre d'unité d'observation par compartiment	Nombre total de relevés	Nombre d'observateurs	Type de données récoltées	Caractéristiques fonctionnelles
1 m ² (2 × 0,5 m)	3 (espacement de 20 m)	360 (40 × 3 × 3)	2	abondance	Traits et types fonctionnels* collectés à partir de bases de données

*Rappel : les traits fonctionnels étudiés sont : le début de floraison, la stratégie de dispersion spatiale des graines, la division des espèces en monocotylédones et dicotylédones. Les types fonctionnels étudiés sont : la stratégie CSR de Grime, la classification de Raunkiaer, les indicateurs écologiques d'Ellenberg pour la lumière et pour les éléments nutritifs. L'appellation « type fonctionnel » fait référence à des caractéristiques non mesurables au niveau de l'individu, qui ne peuvent être considérées comme des traits fonctionnels au sens de Violle et al. (2007).

4.2 Enquêtes

Les enquêtes ont été effectuées entre février 2014 et août 2015, en fonction de la disponibilité du référent du STA et des agriculteurs. Deux stagiaires ont contribué à cette étude.

Le référent du STA du Sud-Est, en charge de l'organisation de l'entretien des routes départementales, nous a renseignés sur le planning de fauchage des bermes et des talus (entretien direct).

Dans le but d'identifier les agriculteurs exploitant les bords de champ et, potentiellement, les bords de route, nous avons contacté la chambre d'agriculture, les deux conseillers GDA de la zone d'étude, les maires des différentes communes ainsi que la Direction Départementale des Territoires. Les premiers agriculteurs identifiés nous ont ensuite renseignés sur les autres personnes à contacter.

Les 40 parcelles étudiées étaient gérées par 21 agriculteurs et 18 ont pu nous renseigner sur leurs pratiques en bord de champ (35 bords de champ sur les 40 échantillonnés). Parmi ces 18 agriculteurs, 16 entretenaient également le bord de route. Les pratiques de gestion agricoles nous ont été transmises par les agriculteurs en complétant un questionnaire lors d'entretiens directs, par voie électronique, par voie postale ou lors de réunions collectives. Ce questionnaire comprenait :

- les pratiques de fertilisation en parcelle (nombre d'apports et dose en unité d'azote/ha) ainsi que les traitements herbicides (produits et doses) ;
- les pratiques de gestion éventuelles en bord de route, c'est-à-dire : le compartiment géré, le type d'entretien (mécanique et/ou chimique), ainsi que la fréquence de l'entretien (nombre de coupe et nombre de traitements chimiques).

Nous avons également réalisé des enquêtes complémentaires relatives à l'ensemble des interfaces échantillonnées sur les sites d'étude étendus (150 agriculteurs enquêtés). Ces enquêtes ont été conduites de manière plus approfondies (obtention de données relatives à l'itinéraire technique, la rotation, Annexe 2) et ont permis d'obtenir les données de gestion relatives aux 190 interfaces échantillonnées. La totalité des données a été obtenue en mars 2016. Ces données sont en cours de traitement et ne seront donc pas présentées dans le cadre de ce manuscrit.

5 Dispersion des graines : choix des parcelles

Pour les études de dispersion des graines, nous avons sélectionné des bords de route non entretenus par les agriculteurs. Trois agriculteurs du secteur B nous ont permis de mettre en place les protocoles expérimentaux dans leurs parcelles. Nous utilisons le terme de « graine » pour englober les différentes unités pouvant disperser.

5.1 Mesure de la dispersion des graines en fonction de la période de fauche

L'étude de la dispersion des graines en fonction de la période de fauche effectuée sur la berme a été réalisée de mai à août 2013 (avant le début de la moisson) en mesurant la pluie de graines. La pluie de graines correspond à la composition et à l'abondance des graines récoltées à un endroit donné (Huenneke & Graham 1987).

Six interfaces ont pu être étudiées (« Sites locaux », Figure 11) : 3 comprenant des bermes fauchées tardivement (au cours des semaines 39 ou 40 en septembre) et 3 autres fauchées précocement (au cours des semaines 27 ou 28 en juillet). Quatre sessions de collectes de graines ont été effectuées, chaque session durant 3 semaines. Des relevés botaniques de la végétation exprimée ont également été effectués autour des points de collecte des graines. Les principaux éléments méthodologiques relatifs à cette étude sont présentés dans le Tableau 6, les détails seront indiqués dans la partie « matériel et méthodes » de l'article 4 (pages 191 – 195).

Tableau 6 : Eléments méthodologiques de l'étude de la dispersion des graines en mesurant la pluie de graines.

Méthodologie sur 1 interface	Méthode de collecte par point d'échantillonnage	Nombre total de points d'échantillonnage et de pièges relevés	Manipulations en laboratoire
<p>3 transects espacés de 6 m et allant de la berme jusqu'à 6 m en bord de champ (en passant par le talus)</p> <p>14 points d'échantillonnage par transect espacés de 0,5 m</p>	<p>Pluie de graines :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Piège collant : filtres enduits de graisse à traire - Piège savonneux : solution savonneuse (70% de liquide savonneux et 30% d'eau) adaptée au captage des graines à pappus (tests préliminaires) <p>Les pièges correspondaient à des assiettes en plastique de 14 cm de diamètre fixées au sol</p> <p>Relevés de la végétation exprimée :</p> <ul style="list-style-type: none"> - Quadrat de 2 m × 0,5 m autour des points d'échantillonnage des graines - Abondance 	<p>252</p> <p>↳ 2016 pièges relevés (4 sessions × 252 points d'échantillonnage × 2 pièges)</p>	<p>Identification de 4939 graines sous loupe binoculaire</p>

La collecte des graines a nécessité la contribution de 2 stagiaires.

5.2 Suivi de dispersion des graines par le matériel de fauche

Le suivi de dispersion des graines par le matériel de fauche utilisé sur la berme a eu lieu en juillet 2014. Il a été planifié sur une journée en fonction du planning de fauche du STA. Deux techniques expérimentales de suivi par coloration des graines ont été développées (Figure 13) et mises en place sur une interface (« Parcelle », Figure 11). Pour cette étude, nous avons également échantillonné le fossé. Les principaux éléments méthodologiques relatifs à cette étude sont présentés dans le Tableau 7, les détails seront indiqués dans la partie « matériel et méthodes » de l'article 5 (pages 226 – 231).

Tableau 7 : Eléments méthodologiques du suivi de dispersion des graines par coloration.

Techniques de suivi par coloration	Placettes expérimentales positionnées sur la berme	Dispositif mis en place sur l'interface	Méthode de collecte des graines par point d'échantillonnage	Nombre total de points d'échantillonnage	Manipulations en laboratoire
<p>Coloration des graines au sein de la végétation exprimée</p> <p>Coloration de graines contenues dans des « faux fruits » (3 morphologies de graine différentes)</p>	<p>3 placettes de 3 m × 0,5 m, espacés de 3 m au sein desquelles ont été mis en place les 2 techniques</p>	<p>55 transects espacés de 0,5 m</p> <p>↳ 10 transects positionnés de la berme au talus</p> <p>↳ 45 transects positionnés de la berme jusqu'à 6 m en bord de champ</p> <p>7 à 20 points d'échantillonnage par transect</p>	<p>Piège collant</p> <p>Le piège savonneux élaboré pour mesurer la pluie de graines n'a pas été utilisé car la végétation de la berme ne comprenait pas d'espèces avec des graines à pappus.</p>	<p>949</p>	<p>Coloration de graines</p> <p>Préparation de 180 « faux fruits »</p> <p>Confection des « fausses plantes » (2 hauteurs différentes)</p> <p>Identification de 5132 graines</p> <p>Mesures de caractéristiques fonctionnelles : masse et caractéristiques morphologiques</p>

La mise en place en place du protocole de suivi de dispersion des graines par coloration a nécessité la contribution de deux stagiaires.

Méthode de collecte des données

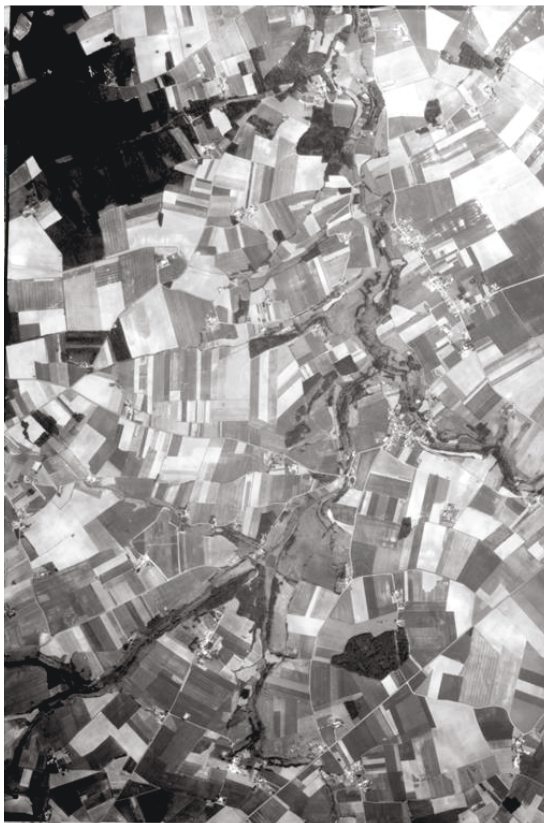


Figure 13 : Les deux techniques expérimentales conçues pour le suivi de dispersion des graines par le matériel de fauche, c'est-à-dire la coloration des graines de la végétation exprimée et la coloration de graines contenues dans des faux fruits. A l'issue de la fauche, les graines ont été collectées dans des pièges collants positionnés régulièrement le long de transects.

Pour l'ensemble des données floristiques collectées (végétation observée et graines), l'identification d'un individu au niveau taxonomique s'est avérée quelquefois difficile, et ce notamment lorsque la plante était à un stade végétatif ou lorsqu'elle avait subi une fauche. Afin d'éviter les biais potentiels d'observation, nous avons alors identifié l'individu jusqu'à son genre, ce qui sera précisé, dans les différents articles de cette thèse, par l'abréviation «sp» : par exemple *Lolium* sp, *Festuca* sp.

PARTIE 1 : INFLUENCE DE LA
STRUCTURE DU PAYSAGE PASSE ET
ACTUEL SUR LES COMMUNAUTES
VEGETALES DE L'INTERFACE ROUTE –
CHAMP CULTIVE

1980



2011



Résumé

L'interface route – champ cultivé est un refuge pour de nombreuses espèces végétales, en particulier dans les agroécosystèmes caractérisés par une diminution de la diversité végétale et d'habitats semi-naturels. De profonds changements sont apparus dans ces paysages depuis le milieu du 20^{ème} siècle et un délai de réponse peut être supposé pour certaines espèces composant les communautés végétales.

Nous avons étudié les relations entre la composition taxonomique des communautés végétales de l'interface route – champ cultivé et la structure du paysage agricole environnant, dans le Centre-Ouest de la France. Au sein de ce paysage, on constate une importante diminution de la surface en prairie permanente au profit de terres cultivées, ainsi qu'une augmentation de la taille des parcelles agricoles. Nous avons étudié les communautés végétales de trois compartiments adjacents (la berme, le talus et le bord de champ), de 190 interfaces en 2014. Nous avons caractérisé la structure du paysage en 1980 et en 2011 au sein de 3 buffers circulaires de 250, 500 et 1000 m de rayon autour du centre de chaque interface échantillonnée. Dans chaque buffer, nous avons calculé la composition du paysage (la proportion de prairies et de bois) ainsi que la configuration du paysage (la densité de bordures). Nous avons comparé les effets des différentes échelles spatiales et temporelles décrivant la structure du paysage sur la richesse spécifique de chaque compartiment ainsi que sur la dissimilarité taxonomique (indice de Sorensen) entre chaque paire de compartiments. Nous avons effectué des modèles linéaires et une procédure de modèle moyen et avons comparé les modèles en utilisant le pourcentage de déviance expliqué par le meilleur modèle (AICc).

Nous avons montré que la richesse spécifique de chaque compartiment était davantage expliquée par la structure du paysage passé que celle actuelle. La richesse spécifique de la berme, le compartiment présentant la plus grande proportion d'espèces pérennes, a été la plus influencée par la structure du paysage et a augmenté avec la proportion de bois et de densité de bordures, en particulier dans le buffer de 500 m et pour l'année 1980. La richesse spécifique du bord de champ a également augmenté avec la proportion de bois et de densité de bordures mais a diminué avec la proportion de prairies, en particulier si l'on considère le buffer de 1000 m et l'année 1980 ; ce qui fut également observé pour le talus et dans les mêmes conditions (buffer de 1000 m et l'année 1980). La dissimilarité taxonomique entre les paires de compartiments n'a pas été influencée par la structure passée ou actuelle du paysage.

Partie 1 : Influence de la structure du paysage passé et actuel sur les communautés

Nos résultats suggèrent que les communautés végétales de l'interface route – champ cultivé ont un délai de réponse aux changements paysagers ce qui souligne l'importance des programmes de gestion actuels pour la conservation de la biodiversité dans le futur. Nos résultats devraient encourager de futures études diachroniques s'intéressant à l'influence du paysage agricole passé à considérer de tels habitats intensivement gérés dans différents contextes environnementaux.

Article en préparation pour *Acta oecologica*

A stronger influence of past rather than present landscape structure on plant communities of road-field boundaries

Clémence Chaudron^{1,*}, Rémi Perronne², Sébastien Bonthoux^{1,3} & Francesca Di Pietro¹

¹Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

chaudron.c@gmail.com, bonthoux.sebastien@gmail.com, francesca.dipietro@univ-tours.fr

²UMR GQE – Le Moulon, INRA, Univ Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-91190, Gif-sur-Yvette, France

remi.perronne@moulon.inra.fr

³INSA CVL, ENP, 9 rue de la Chocolaterie, 41000 Blois, France

*Corresponding author. Present address: Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France. Tel.: +33 2 47 36 70 92.

E-mail address: chaudron.c@gmail.com (C. Chaudron)

Abstract

Road-field boundaries - the linear vegetation margins established between roads and arable fields - have an important role of refuge for numerous plant species, especially in agroecosystems characterized by a general decline in plant diversity and in semi-natural habitats. Profound changes occurred in such landscapes since the mid-20th, and a time-lagged response can be expected for certain species and communities.

We assessed the relationships between the taxonomic composition of plant communities of road-field boundaries and the structure of the surrounding agricultural landscape in Central-Western France. In this area a strong decrease in permanent grassland area in favor of croplands and an increase in arable field size were observed for over three decades. We surveyed plant communities of three adjacent elements (i.e. the berm, the embankment and the field margin) of 190 road-field boundaries in 2014. We characterized the landscape structure in 1980 and 2011 within three circular buffers of 250, 500 and 1000 m radius around the centre of each sampled road-field boundary. In each buffer, we calculated landscape composition (i.e. the proportion of grassland, the proportion of woodland) and configuration components (i.e. the edge density). We compared the effect of both different temporal and spatial scales describing landscape structure on species richness of each element and the Sorensen taxonomic dissimilarity between pairs of elements. We used linear models and a model averaging procedure and compared models using the percentage of deviance explained by the best model (AICc).

Species richness of each road-field element was better explained by past than present landscape structure. Species richness of berms, the outermost element of the road-field boundary presenting the highest proportion of perennial species, was the most influenced by landscape structure and increased with the proportion of woodland and the edge density, particularly when considering a buffer of 500 m radius for the year 1980. Species richness of inner-field margins also increased with the proportion of woodland and the edge density while decreased with the increase of proportion of grassland, particularly when considering a buffer of 1000 m radius for the year 1980, the latter response being also observed in embankments in the same conditions. Compositional dissimilarity between pair of elements was contrastingly not affected by past or present landscape structure.

Our results suggest that plant communities of road-field boundaries have a time-lagged response to landscape changes, even in intensively disturbed habitats and emphasize that currently implemented management programs represent high stakes for biodiversity conservation in the future. Our results should encourage further diachronic studies investigating the influence of agricultural landscapes to focus on such intensively managed habitats in different environmental contexts.

Keywords: Road verge; Field margin; Landscape changes; Vegetation; Species richness; Beta diversity

1 Introduction

With the rapid growth of the human population, industrialisation and urbanisation, especially since the mid-20th century, road networks have largely expanded over urban and rural areas. Roads have major ecological impacts on biodiversity by destructing habitats and isolating populations of different taxa (Rytwinski and Fahrig, 2012; Trombulak and Frissell, 2000). However, road-field boundaries, which are linear vegetation margins established between roads and arable fields (Chaudron et al., 2016), can also be a refuge for plant and animal species, thus maintaining or enhancing ecological processes within agro-ecosystems (Auestad et al., 2011; Le Viol et al., 2008). These positive roles may be exacerbated in intensively managed areas, such as agricultural landscapes dominated by arable crops, where only few semi-natural habitats are maintained (De Redon de Colombier et al., 2015). In this context, understanding the factors that shape species assemblages of road-field boundaries is crucial for implementing effective management programs to conserve biodiversity in such landscapes.

Factors driving plant community structure and composition of road-field boundaries have mainly been studied at the local scale, as it is generally assumed that the main determinants of these species assemblages are the management practices made by employees of local technical services or local farmers. Indeed, mowing frequency and mowing period are known to influence plant species richness and taxonomic composition, with different effects according to the road-field element considered (Humbert et al., 2012; Auestad et al., 2011; Chaudron et al., 2016; Persson, 1995). Moreover, the proximity of herbaceous boundaries to adjacent arable fields can lead to drifts of herbicides and fertilizers, potentially inducing changes in plant community structure and composition (Schippers et al. 1999; Kleijn and Snoeiijing 1997; Chaudron et al. 2016), such as a decrease in species richness and perennial broadleaf species proportion with the amount of nitrogen applied in fields (e.g. Kleijn and Verbeek, 2000). In contrast, factors driving species assemblages of road-field boundaries at larger scales are understudied. Landscape composition (i.e. relative proportions of different land-covers) and landscape configuration (i.e. spatial arrangements of these land-covers) surrounding road-field boundaries are likely to influence the pool of propagules colonising local plant assemblages, therefore influencing plant community structure and composition. In arable fields, a high proportion of semi-natural habitats in surrounding landscapes has thus been shown to favor local weed species richness (Concepción et al., 2012; Kovács-Hostyánszki et al., 2011; Petit et al., 2013; Solé-Senan et al., 2014). Local plant species richness can also be favored in fine-grained landscapes containing a large number of small arable fields, and thus a longer linear of field margins which can shelter more plant species (Fahrig et al., 2015; Gaba et al., 2010). Moreover, responses of local communities to landscape effects have been shown to be scale-dependent. Some authors found that accounting for landscape structure within a small radius of a few hundred meters around the target field represent the most relevant spatial scale (Gaba et al., 2010; Rédei et al., 2014) while others studies highlighted that considering larger scales could be determinant to drive local species assemblages (Adriaens et al., 2006; Cousins et al., 2007). This conflicting results suggest that a multi-scale approach is necessary to effectively investigate landscape effects on local communities (McGarigal et al., 2016).

An emerging idea is that past landscape structure could more strongly determine current local plant community structure and composition than current landscape structure, nonetheless depending on the environmental context (Cousins et al., 2007; Lindborg and Eriksson, 2004; Öster et al., 2007; Piqueray et al., 2011). In particular, it has been shown that current species

assemblages often need more time to respond to environmental changes than the time required for the environmental change itself (Kuussaari et al., 2009). Conclusions about time-lagged responses of plant communities of agricultural habitats are however contrasted and context-dependent. For instance, Lindborg and Eriksson (2004) found no influence of current grassland connectivity on plant species richness of grasslands in Sweden, while a positive effect of grassland connectivity 50 years or 100 years ago occurred. Such effect of past landscape structure (i.e. 37 years ago) was also observed on plant communities of calcareous grasslands in Belgium (Piqueray et al., 2011). Nevertheless, other studies found slow or no effect of past landscape structure on current plant species richness (Cousins et al., 2007; Öster et al., 2007). Moreover, the impact of past landscape structure could be species dependent, with an expected rapid response to landscape changes especially for short-lived species with a high degree of specialization to the local environmental conditions, while long-lived species with low dispersal ability can show a time-lagged response (Johansson et al., 2011; Lindborg, 2007).

In this study, we assessed the relationships between plant community structure and composition of road-field boundaries and the structure of the surrounding landscape in an intensive agricultural area in France. Road-field boundaries were considered through three distinct adjacent elements (i.e. the berm, the embankment and the field margin) which have been shown to harbor different taxonomic compositions (Chaudron et al., 2016). In our study area, agricultural intensification has led to many changes in landscape structure, potentially affecting local plant community structure and composition. For over three decades, main changes have led to a strong decrease in grassland area in favor of croplands (Teruti survey of land-cover conducted by the French Ministry of Agriculture, Xiao et al., 2015), and an increase in arable field size - resulting in lower machinery costs and labor per hectare - which has led to the decline in perennial linear elements (Baessler and Klotz, 2006). In this context, we specifically addressed the following questions. First, we investigated which components of landscape structure and which scale(s) are relevant to explain the species richness and the taxonomic composition of road-field boundaries. We hypothesised that species richness is promoted by the amount of semi-natural habitats – i.e. mainly grasslands and woodlands – and the density of edges in the surrounding landscape. We also expected that difference of taxonomic composition within road-field boundaries - i.e. beta-diversity between the three road-field elements - should be weak in large-grained landscapes containing large arable fields and may increase in fine-grained landscapes with a higher amount of semi-natural

habitats and density of edges. Second, we assessed whether plant communities of road-field boundaries show a time-lagged response to changes in landscape structure and are better related to the past than to the current landscape structure. We hypothesised that road-field elements with the highest proportion of perennial species show the strongest response to the past landscape structure (Lindborg 2007).

2 Materials and methods

2.1 Study sites

The study was conducted in Central-western France, South-east Indre-et-Loire department (Figure 14a), which is characterised by clay-limestone soil, leached siliceous soil, cambisols and lightly leached cambisols (Chambre d'Agriculture d'Indre et Loire, 1986). According to the available data of land-cover conducted by the French Ministry of Agriculture for over three decades at municipal level (Agreste – Recensements agricoles 1988), the total number of farms within our area studied decreased by more than half (661 in 1988 and 298 in 2010) while the relative proportion of arable crops farms increased (45% in 1988 and 61% in 2010). The main changes in arable land-covers between 1988 and 2010 were a decrease in maize (from 0.19 in 1988 to 0.03 in 2010), sunflower (0.14 and 0.09), permanent grassland (from 0.09 to 0.03) and temporary grasslands relative acreages (from 0.12 to 0.08), and an increase in winter wheat (from 0.27 to 0.34) and winter oilseed rape relative acreages (from 0.04 to 0.15). The study was carried out in 2014 and land covers were composed of 64% of arable crops (i.e. winter wheat and barley, oilseed rape, corn, sunflower), 17% of woodlands and 10% of permanent and temporary grasslands and 0.08% of vineyards and orchards. Mean temperature was 5.5°C in December 2013 and 20.4°C in July 2014 and annual precipitation was 656 mm in 2014 (Infoclimat database).

2.2 Vegetation survey

A total of 190 road verges was surveyed, located adjacent to arable fields sown with winter cereals representing the dominant crop production in the area (i.e. winter wheat and barley involving comparable agricultural practices and representing around 35% and 10% of the agricultural area, respectively). Three adjacent road-field elements were sampled in each road-field boundary, i.e. two elements predominantly dominated by perennial species (the berm and the embankment, Figure 14b) and one element predominantly dominated by annual weed species (the inner field margin Figure 14b). All vascular plant species were recorded from May to July 2014 within a plot of 10 m² in each element, resulting in a total of 570 plots (i.e. 190 road-field boundaries × 3 elements). The dimension of the three plots within each boundary was the same and was defined based on the width of the three narrowest road-field element. In this context, the dimension of plots differed among the 190 boundaries, i.e. ranging from '20 m × 0.5 m' to '67 m × 0.15 m'. The presence-absence of each species was recorded within each plot, and the nomenclature followed the French taxonomic reference TAXREF v8.0 database (Gargominy et al., 2014).

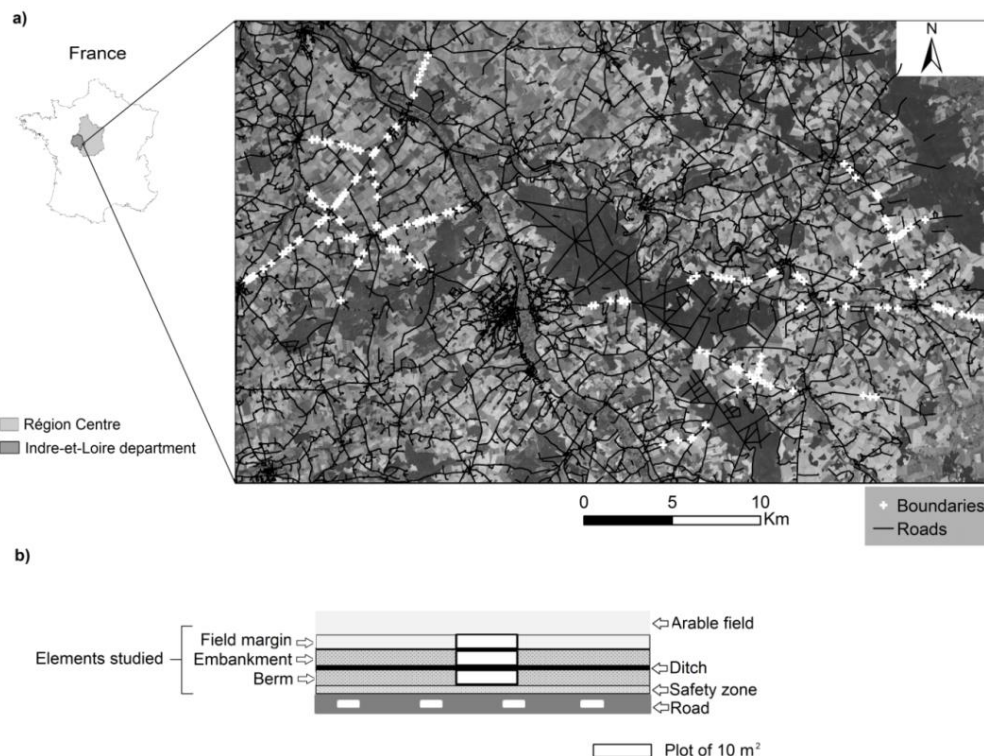


Figure 14 : Areas studied and sampling design used, a) location of road-field boundaries in Central-western France, South-east Indre-et-Loire department b) schematic representation of one road-field boundary with the position of sample plots in the three adjacent elements studied. Other elements of road verges (i.e. the safety zone and the ditch) are indicated.

2.3 Landscape variables

Landscape contexts were investigated before and after the European reform of the common agricultural policy in 1992 (i.e. 1980 and 2011 respectively). Past and current landscape contexts were characterised within three circular buffers of 250, 500 and 1000 m radius around the centre of each sampled road-field boundary in order to investigate the relative importance of a set of landscape variables at different spatial scales (Lindborg, 2007; Lindborg and Eriksson, 2004). Descriptions of the surrounding past and current landscape contexts were based on several databases available on the French National Geographical Institute (IGN) and allowed producing land-cover maps at the patch scale (Appendix A). Past land-cover maps were extracted from black and white aerial photographs available for years 1978 or 1980. The contour of each patch was defined using an automatic digitalisation method with the CorelDRAW v7 software and then checked visually. The past land-cover of each patch was then defined based on manual photo-interpretation and the maps created using Arcgis v10.3 software. Current land-cover maps were defined using Arcgis v10.3 software. The contour and land-cover of each patch were based on IGN databases and missing land-cover supplemented by manual photo-interpretation of BDOrtho® orthorectified digital photograph database dating from the year 2011. The current land-cover maps were validated by field inspection during the vegetation survey.

Six main landscape land-covers were differentiated on past and current land-cover maps: grasslands, woodlands, croplands, vineyards, orchards and roads. Other land-covers in the area were only occasionally represented on limited areas, and thus were not included in the following analyses, e.g. small wetlands, build up areas. To describe the landscape composition (i.e. the relative proportions of different land-covers), only the three dominant land-cover variables were considered, i.e. the proportions of grassland, woodland and cropland in each buffer (Appendix B). To describe the landscape configuration (i.e. the spatial arrangements of these land-covers), the edge density index, i.e. the total length of patch boundaries divided by the buffer area (Baessler and Klotz, 2006; Moser et al., 2002) was computed based on the six landscape land-covers (Appendix B).

2.4 Statistical analyses

Plant species were described according to their life-form (i.e. annuals or perennials following Klotz et al., 2002; Plantureux and Amiaud, 2009; Tela-Botanica). Biennial species were rare during surveys and were included with perennials. The proportion of perennial species was compared between the three road-field elements using a pairwise non-parametric Wilcoxon signed-rank test and a sequential Bonferroni Holm adjustment for multiple comparisons (Holm, 1979).

Plant communities of road-field boundaries were described based on their total species richness within each road-field element. Sørensen dissimilarity indices using presence-absence data were calculated to compare taxonomic community compositions between each pair of elements (Sørensen, 1948). For each buffer size and for each year separately, the effects of landscape variables on species richness and compositional dissimilarity were assessed using linear models with Gaussian distribution for compositional dissimilarity indices and generalised linear models with Poisson distribution for species richness. For each model implemented, fixed effects included the landscape variables and the perimeter of the sampling plot to account for potential edge effects. Pairwise Pearson's correlations were computed between landscape variables prior to implement models, for each year and for each buffer size separately. A correlation coefficient exceeding $|0.7|$ (Dormann et al., 2013) was assumed to identify a strong correlation between two variables. Considering the three buffer sizes and the two years, the proportion of cropland appeared highly negatively correlated with the proportion of grassland (i.e. mean $r = -0.66 \pm 0.12$, and ranged from -0.46 to -0.82) and the proportion of woodland (i.e. mean $r = -0.68 \pm 0.10$ and ranged from -0.56 to -0.82). Consequently, we chose to discarded the proportion of cropland and retained the proportion of grassland and woodland, the latter representing the two main potential sources of propagules for plant communities of road-field boundaries dominated by perennial species, and thus potentially more affected by spatial dispersal from surrounding landscape. The three landscape variables retained - i.e. the proportion of grassland, the proportion of woodland and the edge density - as well as the perimeter of the plot, were standardised by mean of 0 and standard deviation of 1 to allow comparisons of estimates (Schielzeth, 2010). Based on normal-probability and homoscedasticity plots, normality of the residuals and homogeneity of variances were met without transformation of response or explanatory variables. Moreover, based on non-parametric spline correlograms, we did not identify spatial autocorrelation

between the residuals of the model (Bjørnstad and Falck, 2001), indicating that using spatial models was not necessary.

Estimates and SE of each variable were generated using a model averaging procedure to take into account the uncertainty in the model selection process (Burnham and Anderson, 2002). Candidate models were ranked using the corrected Akaike information criterion (AICc), and their Akaike weights were assessed, with the weights (w_m) of all models summing to 1 (Burnham and Anderson, 2002). We identified the 95% confidence set of models as the smallest set in which sum of $w_i > 0.95$ (Burnham and Anderson, 2002). Then, this confidence set of models was used to generate model-averaged parameter estimates and confidence intervals for each variable (Burnham and Anderson, 2002). We considered variables significant when their confidence intervals did not encompass 0 (Burnham and Anderson, 2002). To compare explanatory performances between years, buffer sizes and road-field elements, we computed the percentage of deviance explained (also sometimes named pseudo R^2) of each best model based on AICc, i.e. $\%D^2 = (\text{null deviance} - \text{residual deviance}) / \text{null deviance}$.

All analyses were carried out using the R software v3.0.2 (R Development Core Team, 2013). Species richness was computed using the ‘vegan’ package (Oksanen et al., 2013) and dissimilarity indices with the ‘betapart’ package (Baselga and Orme, 2012). Model averaging procedures were performed using the ‘MuMIn’ package (Barton, 2015) and correlograms with the ‘ncf’ package (Bjørnstad, 2013).

3 Results

A total of 337 species was recorded among the 190 road-field boundaries, of which 272 were found within berms (mean species richness = 30.73 ± 8.13), 272 within embankments (28.85 ± 7.46) and 234 within field margins (20.65 ± 6.71). The proportion of perennial species decreased from berms to field margins – i.e. 78% on average within berms, 61% within embankments and 45% within field margins – and differed significantly between each pair of road-field elements, according to Wilcoxon signed-rank tests ($P_{\text{adj}} < 0.001$).

Main changes of the landscape structure measured in a buffer of 1000 m radius between 1980 and 2011 were a decrease in the proportion of grassland and a decrease in edge density, the latter indicating an average increase of the size of patches (Appendix B, Figure 15).

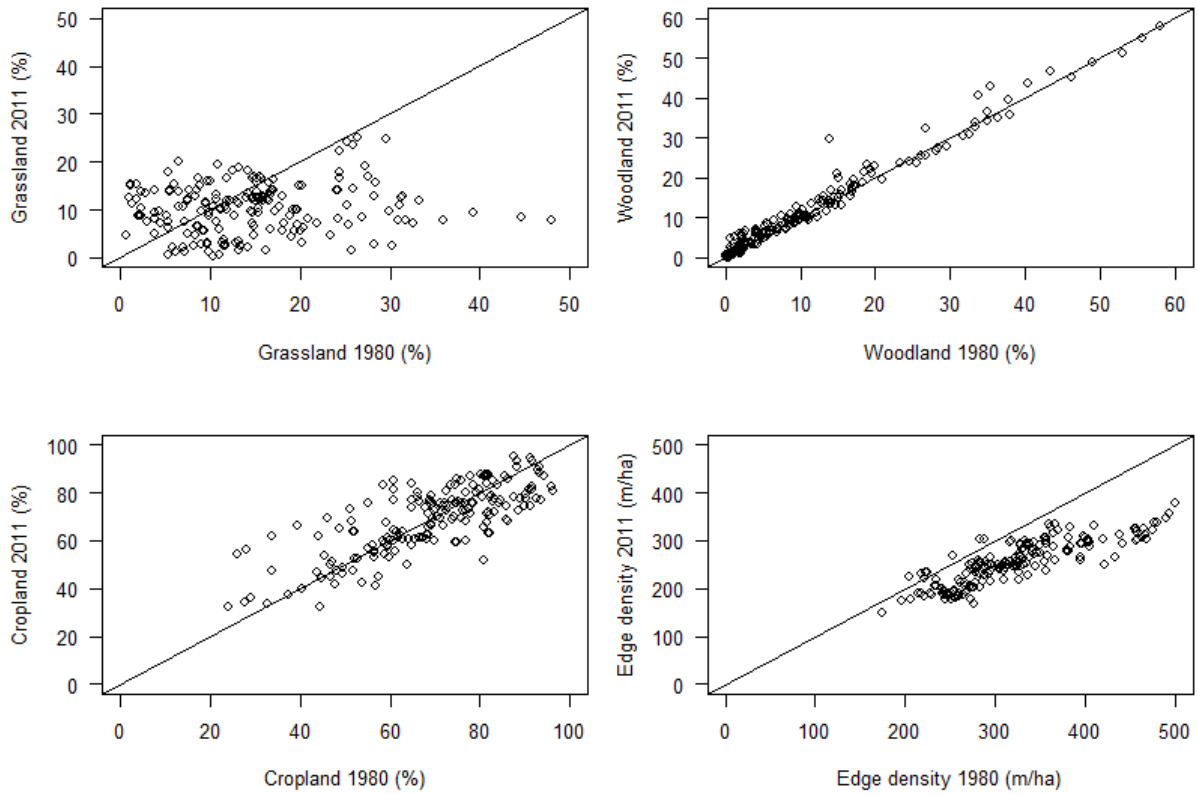


Figure 15 : Main changes of the landscape structure measured in a buffer of 1000 m radius buffer between 1980 and 2011 around each road-field boundary separately. From left to right and top to bottom: the proportion of grassland, woodland and cropland (i.e. measures of landscape composition) and the edge density (i.e. measure of landscape configuration).

3.1 Influence of past and current landscape structures on plant communities of road-field boundaries

Considering species richness, the percentage of deviance of the set of best models retained for different buffer sizes and road-field elements were usually higher when using variables describing past landscape structure compared with present landscape structure (Tableaux 8, 9 et 10, Figure 16). In contrast, considering compositional dissimilarity between each pair of road-field elements, the percentage of deviance of the set of best models changed only weakly and non-consistently between the two periods (Appendices C, D and E).

Tableau 8 : Response of plant species richness of berms to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled, invariant variable regardless of the buffer size. Estimates and standard errors of each landscape variables are based on a model averaging procedure. For each ‘year × buffer size × road-field element’ combination, the percentage of deviance (% D²) explained by the best model retained following the selection process based on AICc is specified. P-value estimation is based on z test, ‘.’P < 0.1; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001.

<i>Berm</i>		1980					2011				
<i>richness</i>											
Radius (m)	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²	
250	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01 ‘.’	-0.04 ± 0.01*	3.47	0.02 ± 0.01 ‘.’	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01	-0.03 ± 0.01*	3.39	
500	0.05 ± 0.01***	0	0.05 ± 0.01***	-0.03 ± 0.01*	7.63	0.05 ± 0.01***	0.0003 ± 0.01	0.03 ± 0.01*	-0.03 ± 0.01*	5.74	
1000	0.03 ± 0.01*	-0.02 ± 0.02	0.06 ± 0.02***	-0.03 ± 0.01*	6.51	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01 ‘.’	0.02 ± 0.01	-0.04 ± 0.01**	2.80	

Tableau 9 : Response of plant species richness of embankments to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled, invariant variable regardless of the buffer size. Estimates and standard errors of each landscape variables are based on a model averaging procedure. For each ‘year × buffer size × road-field element’ combination, the percentage of deviance (% D²) explained by the best model retained following the selection process based on AICc is specified. P-value estimation is based on z test, ‘.’P < 0.1; *P < 0.05; **P < 0.01.

<i>Embankment</i>		1980					2011				
<i>richness</i>											
Radius (m)	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²	
250	-0.02 ± 0.01	-0.02 ± 0.01	-0.002 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.92	-0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.23	
500	-0.02 ± 0.01	-0.04 ± 0.01**	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	3.37	-0.02 ± 0.01	0.03 ± 0.01*	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	1.75	
1000	-0.02 ± 0.01 ‘.’	-0.05 ± 0.02**	0.01 ± 0.02	0.004 ± 0.01	3.91	-0.02 ± 0.01 ‘.’	0.02 ± 0.01	-0.03 ± 0.01*	0.01 ± 0.01	2.68	

Tableau 10 : Response of plant species richness of field margins to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled, invariant variable regardless of the buffer size. Estimates and standard errors of each landscape variables are based on a model averaging procedure. For each ‘year × buffer size × road-field element’ combination, the percentage of deviance (% D²) explained by the best model retained following the selection process based on AICc is specified. P-value estimation is based on z test, ‘.’P < 0.1; *P < 0.05; **P < 0.01.

<i>Field margin</i>		1980					2011				
<i>richness</i>		Woodland	Grassland	Edge density	Perimeter	% D ²	Woodland	Grassland	Edge density	Perimeter	% D ²
Radius (m)		(%)	(%)	(m.ha ⁻¹)	(m)		(%)	(%)	(m.ha ⁻¹)	(m)	
250		0.02 ± 0.02	0.01 ± 0.02	0.01 ± 0.02	-0.003 ± 0.02	0.01	0.02 ± 0.02	0.04 ± 0.02**	-0.003 ± 0.02	-0.001 ± 0.02	1.72
500		0.03 ± 0.02*	-0.03 ± 0.02 ‘.’	0.03 ± 0.02	-0.002 ± 0.02	2.38	0.03 ± 0.02*	0.03 ± 0.02 ‘.’	0.01 ± 0.02	-0.001 ± 0.02	1.69
1000		0.05 ± 0.02**	-0.07 ± 0.02**	0.06 ± 0.02**	-0.003 ± 0.02	4.27	0.03 ± 0.02*	0.01 ± 0.02	-0.02 ± 0.02	-0.001 ± 0.02	1.20

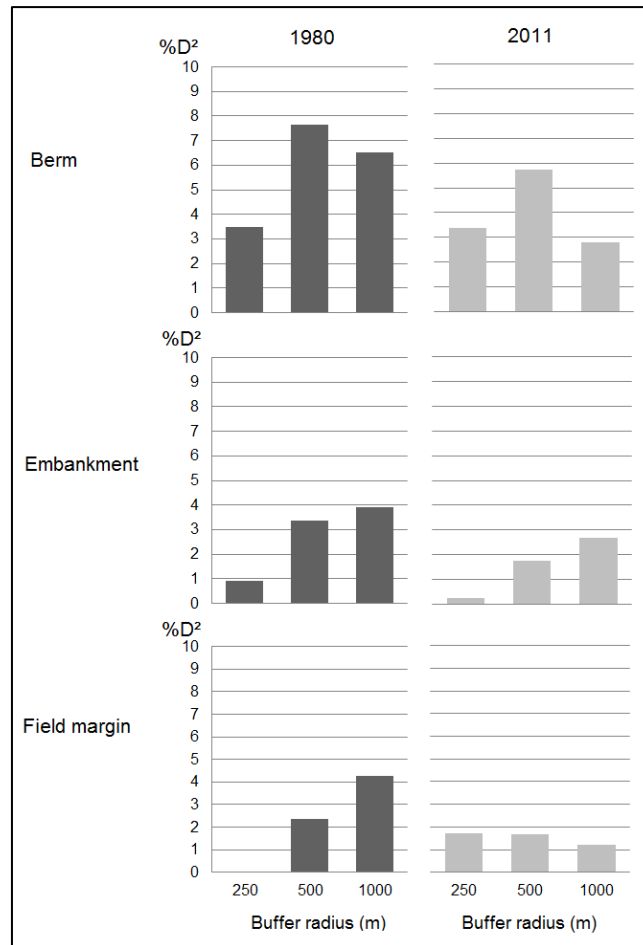


Figure 16 : For each ‘year × buffer size × road-field element’ combination, the percentage of deviance explained (or pseudo R^2) by the best model retained following the selection process based on AICc is specified (% D^2).

3.2 Influence of buffer size on plant communities of road-field boundaries

The species richness of plant communities of road-field boundaries were generally better explained by the landscape structure based on a buffer of 500 m or 1000 m radius (Tableaux 8, 9 et 10, Figure 16). The buffer of 500 m radius for the year 1980 or 2011 better explained the species richness of berms, while the buffer of 1000 m radius particularly well described the species richness of both embankments and field margins, although only for the year 1980 for this latter element (Tableaux 8, 9 et 10, Figure 16).

Considering compositional dissimilarity between each pair of elements, the buffer of 500 m radius for both 1980 and 2011 better explained the response of embankment/field margin comparison (Appendix C), while the buffer of 1000 m radius for the year 2011 particularly

well described the response of berm/field margin comparison (Appendix D). No change between scales was found for the response of berm/embankment comparison (Appendix E).

3.3 Response of road-field elements to landscape structures

Species richness in berms was more affected by landscape structure compared with species richness in field margins, while embankments presented an intermediate response (Tableaux 8, 9 et 10).

Species richness in berms was significantly higher when the proportion of woodland and the edge density increased within the landscape context surrounding the road-field boundary studied and, although less markedly, when the perimeter of the plot sampled decreased, especially when considering a buffer of 500 m radius for both the year 1980 or 2011 (Tableau 8).

The species richness in embankments was significantly higher when the proportion of grassland decreased in the buffer of 500 m and 1000 m radius for the year 1980, when the edge density decreased in the buffer of 1000 m radius for the year 2011, and when the proportion of grassland increased in a buffer of 500 m radius for the year 2011 (Tableau 9).

The species richness in field margins was significantly higher when the proportion of woodland and the edge density increased and when the proportion of grassland decreased, particularly when considering the buffer of 1000 m radius for the year 1980 (Tableau 10). The species richness in field margins was also significantly higher when the proportion of grassland increased in a buffer of 250 m radius for the year 2011 (Tableau 10).

Taxonomic compositional dissimilarity between each pair of elements showed only one weak response related to landscape structure, i.e. considering the berm/field margin comparison, taxonomic dissimilarity significantly increased with an increase edge density in a buffer of 1000 m radius for the year 2011 (Appendix D). In all cases, the dissimilarity between the field margin and the two other elements only increased when the perimeter of the plot sampled decreased (Appendices C and D).

4 Discussion

Our study highlights primarily that past landscape structure generally best explained the species richness of the different road-field elements compared with the current landscape structure, thus suggesting a time-lagged response of herbaceous communities to landscape changes. In contrast, the taxonomic compositional dissimilarity between pairs of elements was not actually affected by both past and current landscape structure, potentially due to the predominant influences of factors acting at a finer scale such as management practices implemented on these boundaries (Chaudron et al., 2016). We observed that the dissimilarity between elements decreased with an increase in plot perimeter which could be related to the width of sample plots. Indeed, elements of smaller size might be more subjected to local exchanges of species by seeds and/or vegetative dispersal, and an important area of crop edge may have been sampled in field margins which is a less disturbed zone generally more species rich than the field core area (Fried et al., 2009).

We observed that the species richness of berms was significantly higher when the proportion of woodland and the edge density increased within the surrounding landscape, in accordance with previous studies highlighting that road verges surrounded by forests are generally more species rich than those surrounded by arable fields (Cousins, 2005), and that landscape characterised by a high edge density can increase plant species richness of local habitats (Kumar et al., 2006). We can hypothesized in particular that important sources of propagules from woodlands and a high edge density in the year 1980 could have promoted species dispersal which have persisted in road verges (Cousins, 2005).

More surprisingly, we also observed that the species richness of embankments was significantly lower when the proportion of grasslands increased in a buffer of 1000 m radius for the year 1980, which could be related to the establishment of some dominant and competitive grassland species within embankments, a road-field element generally characterised by an intermediate composition and a substantial proportion of annual species. Grassland species dispersal could be related to a potential increase in road traffic increasing seed dispersal along roads (Auffret and Cousins, 2013).

Contrary to previous study showing a weak effect of temporal changes of landscape structure on weed species richness within arable fields (Baessler and Klotz, 2006), we observed a substantial influence of past landscape structure in a buffer 1000 m radius on the species richness of field margin, i.e a positive influence of both the proportion of woodland and edge density and a negative influence of the proportion of grassland. Considering the

strong correlations between variables of landscape composition in our landscape context, a low proportion of grasslands associated with a high edge density suggest a dominance of arable fields of small size, generally less intensively managed than larger ones (Baessler and Klotz, 2006), and richer in weed species (Gaba et al., 2010; Fahrig et al., 2015). In addition, a high edge density could promote the dispersal of weed species from herbaceous boundaries to arable fields (Petit et al., 2013), and potentially their temporal dispersal in the soil seed bank (Lewis, 1973; Burnside et al., 1996; Lutman et al., 2002; Conn et al., 2006;), until environmental conditions become adequate for their germination (Dolle and Schmidt, 2009).

In line with previous studies which demonstrated that long-lived species respond less rapidly to landscape changes than short-lived species (e.g. Johansson et al., 2011; Lindborg, 2007), we observed that the species richness of berms dominated by perennials seemed more influenced by past landscape structure than the species richness of field margins dominated by annuals, while embankments presented an intermediate pattern. These different responses between elements are related to their management regimes, i.e. both intensity and frequency of disturbances limiting the influence of processes acting at higher spatial and temporal scales. Field margins are characterised by intensive and frequent disturbances associated with a crop type, usually changing every year sowing date, sowing density, soil tillage, herbicide treatments (Gaba et al., 2014), which generally promote the growth of annual weeds with however distinct set of traits, depending on management practices applied (Baker, 1965; Wilson and Wright, 1990; Jauzein, 1995). In contrast, management of berms and embankments are mainly based on mowing practices. In our environmental context, embankments are more frequently disturbed than berms due to supplementary mowing by farmers (Chaudron et al., 2016), and the potential effect of herbicide and fertilizers drift from arable fields (Kleijn and Snoeiijing, 1997).

5 Conclusion

Our results suggest that plant communities of road-field boundaries have a time lagged-response to changes of landscape structure, furthermore contrasted between road-field elements. This time-lagged response well in environmentally homogenous perennial habitats such as grasslands could also been observed in intensively disturbed habitats. This should encourage future diachronic studies of agricultural landscapes to focus on such intensively managed habitats in different environmental contexts. In addition, our results emphasize that

currently implemented management programs represent high stakes for biodiversity conservation in the future.

Acknowledgements

This study was funded by the Région Centre Council and approved by Vegepolys through an APR grant (2012-2015); and by the French Ministry of Ecology and Sustainable Development, the Biodiversity Research Foundation and the Club of Linear infrastructures and Biodiversity through an ANR grant (ITTECOP, 2014-2015). We thank F. Botté, M. Thomas, V. Bouthonnier, M. Guimier, L. Albert, Q. Monnier, M. Renneteau and M. François for their help in the field survey, M. Manceau for his help in mapping survey and C. Schott for the land-covers information of the small agricultural region studied. We also thank L. Ridey and farmers whose lands were involved for letting us work in their fields.

Appendices

Appendix A. Examples of land-cover maps produced in three zones of the studied area for the years 1980 (left) and 2011 (right) at the patch scale.

Appendix B. Mean, standard deviation and range of landscape variables in 1980 and 2011 for the largest buffer (1 000 m).

Appendix C. Response of the compositional dissimilarity between embankments and field margins to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled.

Appendix D. Response of the compositional dissimilarity between berms and field margins to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled.

Appendix E. Response of the compositional dissimilarity between berms and embankments to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled.

References

- Aavik, T., Liira, J., 2010. Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. *Agric. Ecosyst. Environ.* 135, 178-186.
- Adriaens, D., Honnay, O., Hermy, M., 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biol. Conserv.* 133, 212-224.
- Auestad, I., Rydgren, K., Austad, I., 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Ann. Bot. Fenn.* 48, 289-303.
- Auffret, A.G., Cousins, S.A.O., 2013. Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. *Ecography* 36, 1150-1157.
- 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.
- Baily, B., Riley, M., Aucott, P., Southall, H., 2011. Extracting digital data from the First Land Utilisation Survey of Great Britain—Methods, issues and potential. *Applied geography* 31, 959-968.
- Baker HG, 1965. Characteristics and mode of origin of weeds., in: Stebbins, H.G.B.a.G.L. (Ed.), *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York, New York, USA, pp. 147–172.
- Barton, K., 2015. MuMIn: Model selection and model averaging based on information criteria. R package version 1.12-1.
- Baselga, A., Orme, C.D.L., 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3, 808-812.
- Bjørnstad, O., 2013. Package ‘ncf’: Spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-5.
- Bjørnstad, O.N., Falck, W., 2001. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. *Environ. Ecol. Stat.* 8, 53-70.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd ed. Springer, New York, US.
- Burnside, O.C., Wilson, R.G., Weisberg, S., Hubbard, K.G., 1996. Seed longevity of 41 weed species buried 17 years in eastern and western Nebraska. *Weed Sci.*, 74-86.
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., Di Pietro, F., 2016. Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape. *Appl. Veg. Sci.*, 19, 644-654.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, E.J.P., Tschamntke, T., Verhulst, J., 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *J. Appl. Ecol.* 49, 695-705.
- Conn, J.S., Beattie, K.L., Blanchard, A., 2006. Seed viability and dormancy of 17 weed species after 19.7 years of burial in Alaska. *Weed Sci.* 54, 464-470.
- Cousins, S.A., 2009. Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science* 20, 3-7.
- Cousins, S.A., Ohlson, H., Eriksson, O., 2007. Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landsc. Ecol.* 22, 723-730.
- Cousins, S.A.O., 2005. Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biol. Conserv.* 127, 500-509.
- Cousins, S.A.O., Vanhoenacker, D., 2011. Detection of extinction debt depends on scale and specialisation. *Biol. Conserv.* 144, 782-787.

Dauber, J., Hirsch, M., Simmering, D., Waldhardt, R., Otte, A., Wolters, V., 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness. *Agric. Ecosyst. Environ.* 98, 321-329.

De Redon de Colombier, L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O., Kerbiriou, C., 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? *Acta Oecol.* 62, 58-65.

Dolle, M., Schmidt, W., 2009. The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. *Appl. Veg. Sci.* 12, 415-428.

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27-46.

Ernault, A., Tremauville, Y., Cellier, D., Margerie, P., Langlois, E., Alard, D., 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biol. Conserv.* 127, 1-17.

Ernault, A., Vialatte, A., Butet, A., Michel, N., Rantier, Y., Jambon, O., Burel, F., 2013. Grassy strips in their landscape context, their role as new habitat for biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 166, 15-27.

Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S., Tischendorf, L., 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agric. Ecosyst. Environ.* 200, 219-234.

Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X., 2009. Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Conserv.* 142, 238-243.

Gaba, S., 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.

Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.-L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agron. Sustain. Dev.* 34, 103-119.

Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, P., Dupont, P., Vandel, E., Daszkiewicz, P., Poncet, L., 2014. TAXREF v8.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Rapport SPN 2014 - 42, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6, 65-70.

Humbert, J.-Y., Pellet, J., Buri, P., Arlettaz, R., 2012. Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland? *Environ. Evid.* 1, 9.

Infoclimat database.

Johansson, V.A., Cousins, S.A., Eriksson, O., 2011. Remnant populations and plant functional traits in abandoned semi-natural grasslands. *Folia Geobotanica* 46, 165-179.

Kleijn, D., Snoeiijing, G.I.J., 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *J. Appl. Ecol.* 34, 1413-1425.

Kleijn, D., Verbeek, M., 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *J. Appl. Ecol.* 37, 256-266.

Klotz, S., Kühn, I., Durka, W., 2002. *Biolflor: eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland.*

Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., Báldi, A., Harnos, A., 2011. Interaction of local and landscape features in the conservation of Hungarian arable weed diversity. *Appl. Veg. Sci.* 14, 40-48.

Kumar, S., Stohlgren, T.J., Chong, G.W., 2006. Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness. *Ecology* 87, 3186-3199.

Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., Steffan-Dewenter, I., 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends Ecol. Evol.* 24, 564-571.

Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., de Redon, L., Carnino, N., Machon, N., Porcher, E., 2008. Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biol. Conserv.* 141, 1581-1590.

Lewis, J., 1973. Longevity of crop and weed seeds: survival after 20 years in soil. *Weed Res.* 13, 179-191.

Lindborg, R., 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *J. Ecol.* 95, 555-564.

Lindborg, R., Eriksson, O., 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85, 1840-1845.

Lutman, P., Cussans, G., Wright, K., Wilson, B., Wright, G., Lawson, H., 2002. The persistence of seeds of 16 weed species over six years in two arable fields. *Weed Res.* 42, 231-241.

McGarigal, K., Wan, H.Y., Zeller, K.A., Timm, B.C., Cushman, S.A., 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landsc. Ecol.* 31, 1161-1175.

Moser, D., Zechmeister, H.G., Plutzer, C., Sauberer, N., Wrбка, T., Grabherr, G., 2002. Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landsc. Ecol.* 17, 657-669.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. *Vegan: Community ecology package*, R package version 2.0-10.

Öster, M., Cousins, S.A.O., Eriksson, O., 2007. Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 18, 859-868.

Persson, T.S., 1995. Management of roadside verges: vegetation changes and species diversity, Department of ecology and environmental research, section for conservation botany. Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, SE.

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.

Piqueray, J., Bisteau, E., Cristofoli, S., Palm, R., Poschlod, P., Mahy, G., 2011. Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biol. Conserv.* 144, 1619-1629.

Plantureux, S., Amiaud, B., 2009. e-FLORA-sys.

R Development Core Team, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*, 3.0.2 ed. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

Rédei, T., Szitár, K., Czucz, B., Barabás, S., Lellei-Kovács, E., Pándi, I., Somay, L., Csecserits, A., 2014. Weak evidence of long-term extinction debt in Pannonian dry sand grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 182, 137-143.

Rytwinski, T., Fahrig, L., 2012. Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. *Biol. Conserv.* 147, 87-98.

Schielzeth, H., 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 103-113.

Sørensen, T.A., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter* 5, 1-34.

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.

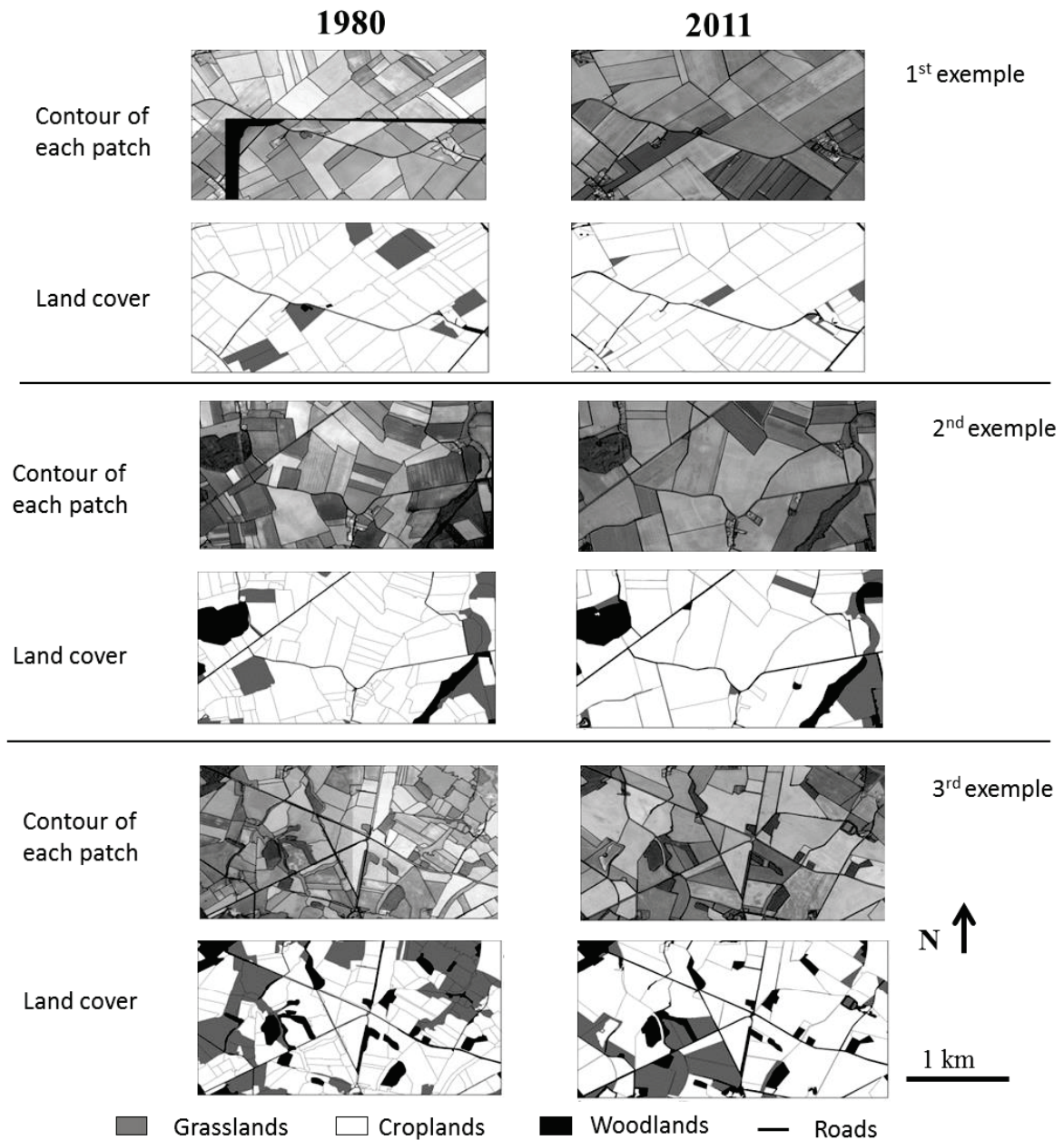
Tela-Botanica, Tela Botanica. Le réseau de la botanique francophone.

Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conserv. Biol.* 14, 18-30.

Wilson, B., Wright, K.J., 1990. Predicting the growth and competitive effects of annual weeds in wheat. *Weed Res.* 30, 201-211.

Xiao, Y., Mignolet, C., Mari, J.-F., Benoît, M., 2015. Characterizing historical (1992–2010) transitions between grassland and cropland in mainland France through mining land-cover survey data. *Journal of Integrative Agriculture* 14, 1511-1523.

Appendix A. Examples of land-cover maps produced in three zones of the studied area for the years 1980 (left) and 2011 (right) at the patch scale, from a landscape context dominated by arable crops to a landscape context with a more diversified composition. The contour of patches in the year 1980 was defined using an automatic digitalisation method and land-covers were based on photo-interpretation. The contour and land-covers of patches in the year 2011 was based IGN databases, missing land-cover supplemented by manual photo-interpretation of BDOrtho® orthorectified digital photograph database and validated by field inspection during the vegetation survey. The main components of landscapes in the studied area were grasslands, croplands, woodlands and roads.



Appendix B. Mean, standard deviation and range of landscape variables in 1980 and 2011 for the largest buffer (1 000 m). Student t-test and P values of paired t t-tests are specified.

	1980		2011		Paired t test	
	Mean (SD)	Range	Mean (SD)	Range	t	P
Woodland (%)	11.10 (11.92)	0 – 58.03	11.96 (11.97)	0.03 – 57.95	-5.79	< 0.001
Grassland (%)	14.83 (9.08)	0.57 – 47.98	10.25 (5.20)	0.36 – 24.95	6.34	< 0.001
Cropland (%)	69.12 (15.90)	24.16 – 96.32	69.04 (13.90)	32.22 – 95.20	0.11	0.91
Edge density (m.ha ⁻¹)	322.85 (69.19)	174.70 – 501.45	254.47 (45.16)	149.65 – 378.22	24.03	< 0.001

Appendix C. Response of the compositional dissimilarity between embankments and field margins to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled. The compositional dissimilarity is based on Sørensen dissimilarity index using presence-absence data. Estimates and standard errors of each landscape variables are based on a model averaging procedure. The percentage of deviance (% D2) explained by the best model based on AICc are specified. P-value estimation is based on z test, ‘.’P < 0.1; ***P < 0.001.

<i>Embankment / Field margin</i>	1980					2011				
	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²
Radius (m)										
250	0.004 ± 0.008	0.01 ± 0.008	0.005 ± 0.008	-0.03 ± 0.008***	9.71	0.002 ± 0.008	0.002 ± 0.008	0.003 ± 0.008	-0.03 ± 0.008***	8.41
500	0.01 ± 0.008	0.008 ± 0.008	0.01 ± 0.008 ‘.’	-0.03 ± 0.008***	11.13	0.01 ± 0.008	0.009 ± 0.008	0.01 ± 0.008	-0.03 ± 0.008***	10.65
1000	0.002 ± 0.008	0.01 ± 0.009	0.02 ± 0.009 ‘.’	-0.03 ± 0.008***	10.82	-0.002 ± 0.008	0.009 ± 0.008	0.009 ± 0.008	-0.03 ± 0.008***	8.41

Appendix D. Response of the compositional dissimilarity between berms and field margins to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled. The compositional dissimilarity is based on Sørensen dissimilarity index using presence-absence data. Estimates and standard errors of each landscape variables are based on a model averaging procedure. The percentage of deviance (% D2) explained by the best model based on AICc are specified. P-value estimation is based on z test, *P < 0.05.

<i>Berm / Field margin</i>	1980					2011				
	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density (m.ha ⁻¹)	Perimeter (m)	% D ²
Radius (m)										
250	-0.0003 ± 0.007	0.008 ± 0.007	-0.004 ± 0.008	-0.02 ± 0.007*	2.71	-0.0003 ± 0.007	0.0002 ± 0.007	-0.0005 ± 0.007	-0.02 ± 0.007*	2.71
500	0.006 ± 0.007	0.007 ± 0.007	-0.001 ± 0.007	-0.02 ± 0.007*	2.71	0.004 ± 0.007	0.007 ± 0.007	-0.0002 ± 0.007	-0.02 ± 0.007*	2.71
1000	0.009 ± 0.007	0.008 ± 0.007	0.009 ± 0.007	-0.02 ± 0.007*	2.71	0.007 ± 0.007	-0.005 ± 0.008	0.02 ± 0.007*	-0.01 ± 0.007*	4.80

Appendix E. Response of the compositional dissimilarity between berms and embankments to past and current landscape structures measured in three buffer sizes and to the perimeter of the plot sampled. The compositional dissimilarity is based on Sørensen dissimilarity index using presence-absence data. Estimates and standard errors of each landscape variables are based on a model averaging procedure. The percentage of deviance (% D2) explained by the best model based on AICc are specified. P-value estimation is based on z test, ‘.’P < 0.1.

<i>Berm /</i>	1980					2011				
<i>Embankment</i>	Woodland	Grassland	Edge density	Perimeter	% D ²	Woodland (%)	Grassland (%)	Edge density	Perimeter	% D ²
Radius (m)	(%)	(%)	(m.ha ⁻¹)	(m)				(m.ha ⁻¹)	(m)	
250	-0.001 ± 0.007	-0.004 ± 0.007	-0.003 ± 0.007	0.01 ± 0.007	1.38	-0.001 ± 0.007	-0.005 ± 0.007	0.002 ± 0.007	0.01 ± 0.007	1.38
500	-0.005 ± 0.007	0.006 ± 0.007	-0.009 ± 0.007	0.01 ± 0.007	1.38	-0.007 ± 0.007	-0.0008 ± 0.007	-0.007 ± 0.007	0.01 ± 0.007	1.38
1000	0.0006 ± 0.008	0.007 ± 0.008	-0.000001 ± 0.008	0.01 ± 0.007 ‘.’	1.38	-0.0002 ± 0.007	0.003 ± 0.007	0.009 ± 0.007	0.01 ± 0.007 ‘.’	1.38

PARTIE 2 : INFLUENCE DES PRATIQUES
DE GESTION SUR L'ASSEMBLAGE DES
ESPECES DE L'INTERFACE ROUTE –
CHAMP CULTIVE



1 L'influence de la compartimentation et des pratiques de gestion sur la composition taxonomique des communautés végétales de l'interface route – champ cultivé

Résumé

Questions : les communautés végétales des bords de routes jouxtant les parcelles cultivées sont souvent gérées dans un but de conservation de la biodiversité. Comment la diversité et la composition des communautés diffèrent-elles à l'intérieur et entre la berme, le talus et le bord de champ? Quelle est l'influence des pratiques de gestion sur la diversité et la composition des communautés végétales à l'intérieur et entre ces compartiments? En considérant les espèces fréquemment observées sur les trois compartiments (par la suite appelées espèces généralistes), les pratiques de gestion influencent-elles leur abondance en bord de champ?

Lieu : Centre-ouest de la France

Méthodes : trois compartiments adjacents situés entre des routes départementales et des parcelles cultivées en céréales d'hiver – la berme, le talus et le bord de champ – ont été échantillonnés au sein de 40 interfaces situées dans un paysage agricole. Les pratiques de gestion effectuées au sein de chaque compartiment ont été caractérisées : la fréquence de fauche et/ou la période de fauche, l'apport d'herbicide et de fertilisants azotés. Nous avons comparé la diversité spécifique et la composition taxonomique à l'intérieur et entre les compartiments. Nous avons testé l'influence des pratiques de gestion sur (i) la richesse spécifique et l'équitabilité en espèce au sein de chaque compartiment, (ii) la dissimilarité entre paires de compartiments en utilisant une procédure de modèle linéaire moyen, et (iii) l'abondance d'espèces généralistes au sein du bord de champ en utilisant des tests généralisés de Cochran-Mantel-Haenszel.

Résultats : la différence de composition taxonomique entre les compartiments est principalement due à un changement d'espèces dominantes. Une fauche précoce de la berme augmente la richesse spécifique de ce compartiment tandis qu'une fauche tardive de la berme augmente la richesse spécifique des compartiments adjacents. Une augmentation de la fréquence de fauche sur le talus diminue l'équitabilité spécifique de ce compartiment tandis qu'un apport d'herbicide sur le talus diminue le taux de substitution entre le talus et le bord de champ. Enfin, une fauche tardive de la berme et une seule coupe du talus ont tous les deux augmenté l'abondance de quelques adventices généralistes en bord de champ.

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

Conclusion : dans notre paysage agricole, faucher la berme une fois au début de l'été est approprié pour promouvoir la richesse spécifique végétale tandis qu'un fauchage tardif peut potentiellement interférer avec une gestion intégrée de la flore adventice dans les parcelles cultivées adjacentes. Nous suggérons que les programmes de gestion du bord de route prennent en compte les effets sur l'assemblage des espèces au sein des compartiments du bord de route et des parcelles cultivées adjacentes, ainsi que l'augmentation potentielle du risque malherbologique.



Applied Vegetation Science **19** (2016) 644–654

Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape

Clémence Chaudron, Rémi Perronne, Sébastien Bonthoux & Francesca Di Pietro

Influence of management practices on plant assemblages of road-field boundaries in an agricultural landscape

Clémence Chaudron, Rémi Perronne, Sébastien Bonthoux & Francesca Di Pietro

Chaudron, C. (corresponding author, chaudron.c@gmail.com)¹

Perronne, R. (remi.perronne@moulon.inra.fr)^{2,3}

Bonthoux, S. (bonthoux.sebastien@gmail.com)^{1,4}

Di Pietro, F. (francesca.dipietro@univ-tours.fr)¹

¹Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

²INRA, UMR1347 Agroécologie, 17 rue Sully, 21000 Dijon, France

³UMR GQE – Le Moulon, INRA, Univ Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-91190, Gif-sur-Yvette, France

⁴INSA CVL, ENP, 9 rue de la Chocolaterie, 41000 Blois, France

Abstract

Questions: Plant communities of road verges adjoining arable fields are often managed for conservation purposes. How do the diversity and composition of plant communities differ within and between berms, embankments and field margins? What is the influence of management practices on the diversity and composition of plant communities within and between these elements? Considering species frequently occurring in these three elements (thereafter generalist species), do road-field management practices influence their abundance in field margins?

Location: Central-western France

Methods: Three adjacent elements located between district roads and winter cereal fields – i.e. berm, embankment and field margin – were sampled in 40 road-field boundaries situated in an agricultural area. Management practices carried out on each element were characterised (i.e. mowing frequency and/or mowing period, inputs of herbicide and nitrogen fertilizers). We compared species diversity and taxonomic composition within and between elements. We tested the influence of management practices on (i) the species richness and species evenness in each element, (ii) the abundance-based compositional dissimilarity between pairs of elements by using a model averaging procedure, and (iii) the abundance of generalist species in field margins by using generalised Cochran-Mantel-Haenszel tests.

Results: Compositional dissimilarity between elements was mainly due to changes of dominant species. An early mowing of the berm increased the berm species richness while a late mowing increased the species richness of adjacent elements. An increase in embankment

mowing frequency decreased species evenness in embankment while an input of herbicide on embankment decreased the substitution rate between embankment and field margin. Finally, late mowing of the berm and one cut of the embankment both increased the abundance of some generalist weeds in field margins.

Conclusions: In our agricultural landscape, mowing berms once in early summer is appropriate to promote plant species richness while a late mowing may potentially conflict with an integrated weed management in adjacent arable fields. We suggest that programs managing road verges should take into account the effects on plant assemblages within road verge elements and adjacent arable fields, as well as the potential increase in weed risk.

Key words: Road verge; Berm; Embankment; Field margin; Mowing; Plant diversity; Dissimilarity; Arable weed.

Nomenclature: French reference taxonomic TAXREF v8
(<http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>; accessed on 15 March 2016)

Abbreviations:

HTFI: herbicide treatment frequency index

N: units of nitrogen fertilizer input

Running head: Plant communities in road-field boundaries.

1.1 Introduction

In the last few decades, agricultural landscapes have been marked by an increase in the acreage of arable crops and an expansion in road networks, leading to a loss of semi-natural habitats (Coffin 2007; Stoate et al. 2009). In such changing landscapes, road verges – i.e. the herbaceous boundary between the road and the arable field – represent potential favourable habitats for many plants (Huijser & Cleverger 2006). The four elements structuring generally the road verges – i.e. the safety zone, the berm, the ditch and the embankment (see Figure 17 for details) – are characterised by taxonomic compositional differences primarily due to differences in the nature and intensity of anthropogenic disturbances (Akbar et al. 2009).

This influence of road verge management has been extensively confirmed in the literature (e.g. Parr & Way 1988; Schaffers 2002; Jantunen et al. 2007; Auestad et al. 2011) particularly mowing which have marked consequences on plant communities. This disturbance is actually

known to modify the competitive relationships between individuals constituting the vegetation cover by reducing the competitive abilities of taller plants, by modifying plant growth habits and vegetation structure (Parr & Way 1988; Jantunen et al. 2007; Auestad et al. 2011), and by enhancing light penetration to the ground (Tognetti & Chaneton 2015). Whereas several authors have demonstrated that mowing frequency can modify the taxonomic composition of road verge communities (e.g. Persson 1995; Auestad et al. 2011), conclusions differ between studies. For instance, studies in the Netherlands and the United Kingdom have shown that mowing twice a year represents the best way to enhance both species richness and species evenness, while in Finland, mowing only once a year preferentially improves species evenness (Parr & Way 1988; Schaffers 2002; Jantunen et al. 2007). The timing of mowing also appears to influence the taxonomic composition of a community (Köhler et al. 2005). Moreover, in a recent meta-analysis, it has been shown that species richness could be enhanced when the first mowing date was delayed from spring to summer, while species richness could be unchanged or reduced when delayed from summer to autumn or from early summer to late summer (Humbert et al. 2012).

Beyond the influence of mowing, the proximity of road verges to field margins can lead to additional disturbances from arable fields, such as the unintentional drift of fertilizers and herbicides from arable field (Kleijn & Snoeiijing 1997). Fertilizer application commonly leads to an increase in total biomass production and a decrease in species richness by enhancing asymmetric light competition among plants (Tilman 1993; Kleijn & Snoeiijing 1997; Kleijn & van der Voort 1997; Schippers et al. 1999), whereas the effect of herbicide drift on species diversity and taxonomic composition mainly depends on the selectivity of the herbicide applied (Kleijn & Snoeiijing 1997).

Most studies have investigated the relationships between management practices carried out on road verges and changes in species diversity within road-verge elements, while only a few have simultaneously focused on potential shifts observed in road verges elements and field margins. Many studies have highlighted a decreasing trend in species richness and diversity from the herbaceous boundary to the field margin (e.g. Cordeau et al. 2011). Among species observed in road verges, several weed species may dominate while occurring also in adjacent arable fields (Marshall 1989; Kleijn & Verbeek 2000; Truscott et al. 2005; Aavik et al. 2008). These species observed in a broader range of habitats characterised by various disturbance regimes are also named “generalists” (Dufrêne & Legendre 1997; Fried et al. 2010), being further able to persist and reproduce in several crops and cropping systems

(Fried et al. 2010). These generalist weeds represent a substantial challenge for farmers, particularly when they are also able to grow and reproduce on the different road verge elements, the latter being then considered as a potential source of arable fields' infestation via dispersal, leading to seed bank replenishment or vegetative spreading from the road verge. Moreover, several studies have shown that mowing practices of the road verge can enhance opportunities for seed dispersal and vegetative spread (Gerald et al. 2007; Leng et al. 2011). Since mowing practices are the current major tool of road verge management, the influence of mowing frequency and timing choices remains an important issue to reconcile biodiversity conservation and management of generalist weeds. However, to our knowledge, only one study has investigated the influence of different mowing practices of herbaceous boundaries on the abundance of some weeds in field margins (Smith et al. 1999).

We studied the berm, the embankment and the field margin in 40 road-field boundaries located in Central-western France where local authorities experienced, since 2009, a delayed mowing of some berms for biodiversity issues, from early to late summer. We addressed three questions: (1) How do the diversity and composition of plant communities differ within and between berms, embankments and field margins? (2) What is the influence of management practices on the diversity and composition of plant communities within and between these elements? (3) Considering species frequently occurring in these three elements (thereafter generalist species), do road-field management practices influence their abundance in field margins? We hypothesise that (1) species richness and evenness decrease from berm to field margin; and taxonomic dissimilarity between berm and field margin is the higher; (2) increasing nitrogen fertilization on arable field decrease the species richness and evenness of field margin; increasing mowing frequency of embankment decrease the species richness and evenness of embankment and the species dissimilarity between embankment and field margin; and late mowing of berm do not affect species richness of berm and decrease species dissimilarity between berm and field margin; (3) late mowing on berm and decreasing mowing frequency of embankment increase the abundance of some generalist weeds in field margins.

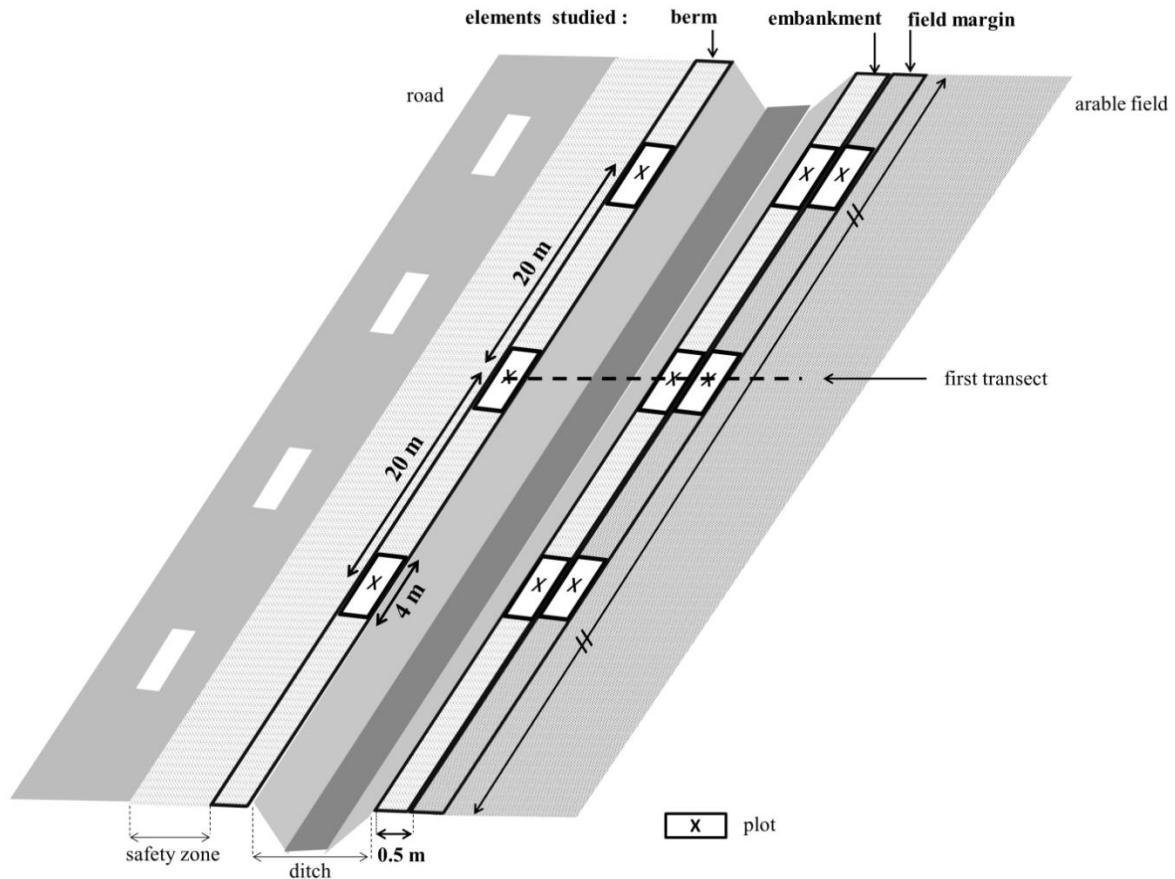


Figure 17 : Structure of a road verge (i.e. from the safety zone to the embankment) and the three road-field elements studied. The position of the first transect across studied elements: berm, embankment and field margin, as well as the sampling design used, are indicated.

1.2 Material and Methods

1.2.1 Study sites

The study area was located in Central-western France, south Indre-et-Loire department. Average annual precipitation was 761 mm and mean temperature was 4.5°C in January and 21.5°C in July. This agricultural area is dominated by arable crops (especially cereals), in which two main agricultural landscapes contexts can be distinguished: (i) one landscape context largely dominated by limestone, relatively open (i.e. 11% of wooded area) and where road verges are usually managed intensively and arable fields tilled lightly (47.19°N, 0.88°E, landscape A), and (ii) one landscape context characterised by clay soil, relatively woody (i.e. 22% wooded area) and where road verges are less intensively managed and arable fields tilled more deeply (47.11°N, 1.15°E, landscape B).

1.2.2 Sampling design and vegetation surveys

Across the whole study area, 40 road verges were chosen, located adjacent to arable fields sown with winter cereals, the main crops grown in the area (i.e. either wheat or barley, involving broadly similar agricultural practices). The subsequent analyses investigated three elements of the road-field boundary: the berm, the embankment and the field margin – i.e. the first metre into the field from the first crop row (Cordeau et al. 2011) – (Figure 17).

In each element of the road-field boundary, three replicate plots (i.e. observational units) of 2 m² (0.5 × 4 m) were sampled (Akbar et al. 2009). The first plot was positioned in the middle of the total boundary length and the others were located 20 metres apart to ensure spatial independence (de Redon de Colombier 2008). Plots on the three different adjacent elements (i.e. adjoining plots) were positioned along a transect perpendicular to the road (see Figure 17 for details), resulting in a total of 360 plots over the whole study area (40 road-field boundaries × 3 elements × 3 replicates).

During the summer, all vascular plant species observed above ground were identified in each plot. The abundance of each species was estimated on 2 m² using six abundance classes, based on the scale first proposed by Barralis (1976) to estimate weed abundance in arable fields, adapted here in order to apply a single scale to describe the different elements of the road-field boundary by counting ramets: ‘+’ one ramet in the 2 m²; ‘1’ 2-10 ramets per 2 m²; ‘2’ 11-25 ramets per 2 m²; ‘3’ 26-50 ramets per 2 m²; ‘4’ 51-75 ramets per 2 m²; ‘5’ > 75 ramets per 2 m². A total of 279 species were identified among which, the endangered species *Ranunculus arvensis* which is part of the regional list of threatened species (Cordier 2010). We combined the data of the three replicate plots per element. The average abundance classes of each species per element was computed, rounded to the whole number and transformed into ramet density by using the mean value of the abundance classes (i.e. 1, 6, 18, 38, 63 and 88 ramets on average per 3 × 2 m²).

1.2.3 Management practices

To describe management practices carried out on the berm, embankment and field margin, farmers and the supervisor of local authority employees were interviewed. Information on usual management practices for 35 field margins and for the adjacent berms and embankments was obtained, i.e. 86% of the farmers. The berm mowing management corresponded to either one cut or at least two cuts during summer, while the embankment management was characterised by the total number of times mowing was made, and by the

use of herbicides (see Tableau 11 for details). Whatever the mowing regime practised on the two elements, local authority employees and farmers never removed the aboveground biomass. Finally, to describe field margin management, we computed herbicide treatment frequency index (HTFI, OECD 2001) and estimated the input of fertilizer as units of nitrogen per hectare (N, Tableau 11). The relationships between taxonomic composition and management variables were analysed for these 35 road-field boundaries.

Tableau 11 : Characterisation of management practices carried out by local authority employees and farmers on each road-field element. The number of fields is specified for each levels of qualitative variables (berm mowing and embankment herbicide treatment) while the mean and standard deviations (SD) of range values are indicated for quantitative variables (embankment mowing, HTFI and N in field margin). A dot indicates that none of the farmers carried out herbicide treatment on embankment.

Management practices on road-field elements	Levels or range of values	Actors	Number of fields or mean \pm SD
Berm mowing	eS: 1 cut in early summer	Local authority	9
	lS: 1 cut in late summer	Local authority	13
	$\geq 2C$: at least 2 cuts during the summer	Local authority and farmers	13
Embankment mowing	1-3: number of mowing operations per year	Local authority and farmers	2.09 \pm 0.7
Embankment herbicide treatment	0: no herbicide treatment	.	24
	1: herbicide treatment	Farmers	11
Field herbicide treatment	HTFI: herbicide treatment frequency index	Farmers	2 \pm 0.71
Field nitrogen fertilizer input	N: input in units of nitrogen per hectare	Farmers	176 \pm 20

1.2.4 Statistical analyses

Preliminary analyses shown that the taxonomic composition of communities among agricultural landscape contexts and road-field elements differed between the two landscape contexts (see Appendix S1 for details on statistical analyses and results). Therefore, to characterise plant communities within and between elements, subsequent analyses took into account the influence of potential compositional differences between species pools of the different landscape contexts.

1.2.4.1 Plant communities within and between road-field elements

Species diversity was expressed in terms of species richness and species evenness, and was calculated for each element ($n = 40$ per element, see Appendix S2 for details).

To evaluate the compositional dissimilarity between pairs of elements (3×40 pairs), we used abundance data and computed the Bray-Curtis pairwise dissimilarity index (formula 1 - S17 in Legendre & Legendre 1998) and the two additive components defined by Baselga

(2013): (i) the balanced variation in abundance (d_{BC-bal}), whereby the individuals of some species in one element are substituted by the same number of individuals of different species in another element; and (ii) the abundance gradient ($d_{BC-grad}$), whereby some individuals are lost from one element compared to the other. In addition, we computed the proportion of shared species between each pair of elements, corresponding to $A/(A+B+C)$ (Baselga 2013), i.e. the quantitative similarity index of (Ružička 1958) corresponding to one of the quantitative forms of the Jaccard index.

Variability in indices of diversity or dissimilarity between elements or between pairs of elements were analysed using generalised linear mixed models (GLMM) with Poisson distribution for species richness and linear mixed models for species evenness and indices of dissimilarity. These models included the type of element as fixed effect and a random intercept 'landscape context' effect ($n = 40$). Up to five influential points were identified using Cook's distance, leading to their withdrawal before fitting models. To meet the assumptions of homogeneity of variance, the abundance gradient index and the proportion of shared species were square-root transformed. Each of these indices was then compared between elements or between pairs of elements by using a multiple comparison of means with Tukey contrasts and a sequential Bonferroni Holm adjustment (Holm 1979).

1.2.4.2 Influence of road-field management practices within and between elements

Variability in species richness, species evenness, balanced variation and abundance gradient were analysed using linear mixed models including the five management variables (Tableau 11) as fixed effects and a random intercept 'landscape context' effect ($n = 35$). Up to four influential points were identified using Cook's distance, leading to their withdrawal before fitting models (see Tableau 12 for details). To meet the assumptions of homogeneity of variance, the abundance gradient ($d_{BC-grad}$) between berms and field margins and the abundance gradient between berms and embankments were square-root transformed. Interactions were not studied because sometimes the management modalities included too few individuals, making the analysis sensitive to outliers. Correlations among management variables were tested before statistical analyses (see Appendix S3 for details).

A model averaging procedure was then applied to generate estimates and standard errors of each management variable (Burnham & Anderson 2002). We evaluated models using the corrected AICc and assigned them Akaike weights, the weights (w_m) of all models summing to one, and identified the 95% confidence set of model for each management variable as the smallest set in which $\sum w_m \geq 0.95$ (Burnham & Anderson 2002). We generated model-

averaged parameter estimates and confidence intervals for management variables using the 95% confidence set of models. Variables were considered significant when their confidence intervals did not encompass 0 (Burnham & Anderson 2002).

1.2.4.3 Influence of management practices on the abundance of generalist species in field margins

For each species, we calculated their total frequency of occurrence in the 105 elements (i.e. 35×3) and their relative frequencies of occurrence in each element (Bij, Dufrêne & Legendre 1997). Generalist species of the road-field boundary were retained when their frequency of occurrence was at least 50% in each road-field element and when the difference between the highest and the lowest frequency in the different elements was no more than 25% (see Appendix S4 for details).

The effect of each management variable on the abundance of each generalist species in the field margin was then studied using a generalised Cochran-Mantel-Haenszel test (Landis et al. 1978). For this analysis, species abundance and the number of times the embankment was mown were expressed as ordinal variables while berm mowing, herbicide treatment of the embankment, HTFI and fertilization (N) were expressed as categorical variables. HTFI and N were divided into two groups of similar numbers of road-field boundaries (see Appendix S5 for details).

All analyses shown were carried out using R software (version 3.0.2, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). Preliminary analyses and species diversity indices were computed using the ‘vegan’ package (<http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/>; accessed on 15 March 2016) and dissimilarity indices with the ‘betapart’ package (<http://cran.r-project.org/web/packages/betapart/>; accessed on 15 March 2016). Linear mixed models were performed using the ‘lme4’ package (<http://cran.r-project.org/web/packages/lme4/>; accessed on 15 March 2016), model averaging procedures using the ‘MuMIn’ package (<http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/>; accessed on 15 March 2016) and multiple comparisons of means using the ‘multcomp’ package (<https://cran.r-project.org/web/packages/multcomp/index.html>; accessed on 15 March 2016). Cochran-Mantel-Haenszel tests were performed with the ‘vcdExtra’ package (<http://cran.r-project.org/web/packages/vcdExtra/index.html>; accessed on 15 March 2016).

1.3 Results

1.3.1 Plant communities within and between road-field elements

Among the 279 species recorded in the area, some were frequently observed and abundant (e.g. *Arrhenatherum elatius*, *Festuca rubra*, *Brachypodium sylvaticum* and *Convolvulus arvensis*). The berms, embankments and field margins each contained a large proportion of all the species recorded (ranging from 61% to 80% Appendix S6). However, only half of all the species were shared between the three road-field elements.

Among the most common species in the study area (Appendix S2), some were observed widely in the three elements and in both landscape contexts, e.g. *C. arvensis*, *Geranium dissectum*, *Cirsium arvense* and *Heracleum sphondylium*. In contrast, some species were more frequent in particular elements, e.g. *Poa trivialis* was more frequent in berms than in embankments and field margins, while *Lysimachia arvensis* was found predominantly in field margins and embankments.

Species richness was significantly lower in field margins than in berms (GLMM followed by multiple comparisons of means with Tukey contrasts: -0.27 ± 0.04 , $P_{\text{adjusted}} < 0.001$) and embankments (-0.32 ± 0.04 , $P_{\text{adj.}} < 0.001$), while species evenness was similar among the three elements (berm: 0.32 ± 0.07 , embankment: 0.31 ± 0.06 , field margin: 0.32 ± 0.10 , Appendix S2).

Total dissimilarity between berms and field margins (hereafter referred to as berm/field margin) was greater than berm/embankment and embankment/field margin (0.24 ± 0.03 , $P_{\text{adj.}} < 0.001$ for each comparison, Figure 18). Balanced variation primarily explained the total dissimilarity between each pair of elements (Figure 18). Berm/field margin balanced variation was higher than berm/embankment (0.22 ± 0.04 , $P_{\text{adj.}} < 0.001$) and embankment/field margin (0.29 ± 0.04 , $P_{\text{adj.}} < 0.001$). In addition, berm/field margin shared a significantly lower proportion of species compared to the other pairs of elements (-0.20 ± 0.03 , $P_{\text{adj.}} < 0.001$ for each comparison, Figure 18).

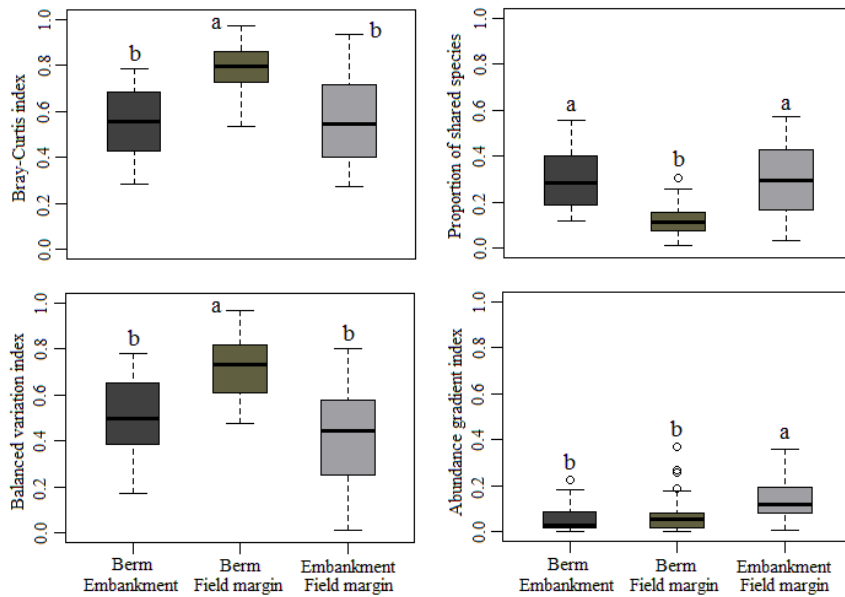


Figure 18 : Pairwise total Bray-Curtis dissimilarity index based on abundance data, proportion of shared species (i.e. $A/(A+B+C)$, Baselga 2013), pairwise balanced variation index and abundance gradient index between pairs of road-field elements ($n = 40$ per pair). Balanced variation corresponded to the number of individuals of some species in one element substituted by the same number of individuals of different species in another element, while abundance gradient referred to individuals lost from one element compared to the other (Baselga 2013). From left to right, pairwise comparisons between berm and embankment, berm and field margin, embankment and field margin. Comparisons among pairs of elements are based on multiple comparisons of means (Tukey contrasts) for linear mixed models. Letters a and b indicate significant differences after applying a sequential Bonferroni Holm adjustment (Holm 1979).

1.3.2 Influence of road-field management practices on plant communities within and between elements

In berms, one early mowing increased species richness in berms while decreased species richness in field margins, compared with a minimum of two cuts during summer ($P < 0.05$, Tableau 12). In addition, species richness increased both in embankments and field margins when (i) berms were mown later ($P < 0.01$) and (ii) herbicide was applied on embankments ($P < 0.05$, Tableau 12). Species evenness decreased both in berms and embankments with an increase in embankment mowing frequency ($P < 0.01$, Tableau 12). For the field margin, species evenness increased with an input of herbicide on embankment ($P < 0.05$, Tableau 12).

Abundance gradient between each pair of elements was not influenced by any management practice. Berm/embankment balanced variation decreased with an increase in embankment mowing frequency while increased with an increase in HTFI in field margins ($P < 0.01$ and P

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

< 0.05 respectively, Tableau 12). Embankment/field margin balanced variation was reduced with an input of herbicide on embankment and when berms were mown later ($P < 0.001$ and $P < 0.05$ respectively, Tableau 12).

Tableau 12 : Influence of management practices conducted on berms (Be), embankments (Eb) and field margins (Fm) on (i) species richness and Simpson evenness within elements and (ii) species balanced variations and abundance gradients between pairs of elements (indicated by a slash). Linear mixed models including five management variables as fixed effects with a random intercept ‘landscape context’ effect and a model averaging approach were used. Interactions between explanatory variables were not studied. The number of replicates considered in each model after withdrawal of influential points is indicated in brackets. The number of used and tested models in the model averaging procedure is specified. The estimated coefficients and standard errors are indicated for the model intercept and for each variable. eS: early summer, lS: late summer, N: units of nitrogen per ha, HTFI: herbicide treatment frequency index. P-value estimation is based on z test, *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001.

Management variables levels or range of values	Berm mowing		Embankment mowing	Embankment herbicide treatment	Field margin fertilizer input	Field margin herbicide treatment	Model intercept	Used / tested models
	eS	lS	1 to 3 cuts	input	N	HTFI		
Richness								
Be (n = 35)	11.29 ± 4.84*	-1.44 ± 3.74	-0.41 ± 3.38	5.11 ± 3.79	-0.13 ± 0.12	4.05 ± 2.60	37.13 ± 17.41*	22/32
Eb (n = 35)	2.96 ± 3.38	8.29 ± 2.85**	-1.50 ± 2.27	7.77 ± 2.93*	-0.02 ± 0.09	2.39 ± 1.94	30.01 ± 9.00**	18/32
Fm (n = 34)	-7.25 ± 2.85*	7.64 ± 2.53**	-0.71 ± 1.93	5.05 ± 2.40*	-0.05 ± 0.08	1.18 ± 1.71	25.61 ± 7.15***	9/32
Evenness								
Be (n=31)	0.03 ± 0.03	0.04 ± 0.02	-0.04 ± 0.01**	0.04 ± 0.02	-0.001 ± 0.001	-0.01 ± 0.01	0.43 ± 0.11***	13/32
Eb (n=33)	-0.002 ± 0.03	0.02 ± 0.02	-0.04 ± 0.01**	0.01 ± 0.03	-0.001 ± 0.0005	-0.01 ± 0.01	0.49 ± 0.12***	11/32
Fm (n=34)	-0.06 ± 0.05	-0.01 ± 0.04	0.03 ± 0.03	0.09 ± 0.04*	0.0005 ± 0.001	0.02 ± 0.03	0.25 ± 0.12	18/32
Balanced variation								
Be/Fm (n = 35)	0.05 ± 0.06	-0.04 ± 0.06	-0.01 ± 0.03	-0.03 ± 0.06	-0.001 ± 0.001	-0.02 ± 0.04	0.77 ± 0.16***	18/32
Be/Eb (n = 33)	-0.1 ± 0.08	-0.04 ± 0.06	-0.1 ± 0.04**	-0.01 ± 0.06	-0.001 ± 0.001	0.07 ± 0.03*	0.64 ± 0.22**	12/32
Eb/Fm (n = 33)	0.11 ± 0.08	-0.16 ± 0.07*	0.05 ± 0.05	-0.29 ± 0.07***	-0.003 ± 0.002	0.04 ± 0.05	0.76 ± 0.36*	8/32
Abundance gradient								
Be/Fm (n = 35)	-0.03 ± 0.07	0.003 ± 0.06	-0.01 ± 0.04	-0.02 ± 0.06	0.002 ± 0.001	0.03 ± 0.04	0.08 ± 0.25	15/32
Be/Eb (n = 35)	0.04 ± 0.07	0.03 ± 0.05	0.04 ± 0.03	0.005 ± 0.05	0.001 ± 0.001	-0.04 ± 0.03	0.1 ± 0.22	17/32
Eb/Fm (n = 35)	0.03 ± 0.04	-0.01 ± 0.04	-0.03 ± 0.02	0.02 ± 0.04	0.001 ± 0.001	0.02 ± 0.02	0.06 ± 0.15	16/32

1.3.3 Influence of management practices on the abundance of generalist species in field margins

Among the seven generalist species observed (Appendix S4), *Cirsium arvense* was significantly more abundant when the berm was mown later (Figure 19). In contrast, any significant change in abundance was observed for *Heracleum sphondylium*, however it seemed to be rare in field margin when berms were mown earlier and more abundant when HTFI and N were higher in adjacent arable fields (Figure 19). *Convolvulus arvensis* was significantly more abundant when the embankment was mown only once and managed with herbicide. In addition, *C. arvensis* was more abundant in field margins when N was high in winter cereals (Figure 19). Although not significant, *Elytrigia repens* was also more abundant when embankment was mown only once (Figure 19), while both *Geranium dissectum* and *Galium mollugo* seemed to be more abundant when embankment was mown three times (Appendix S5).

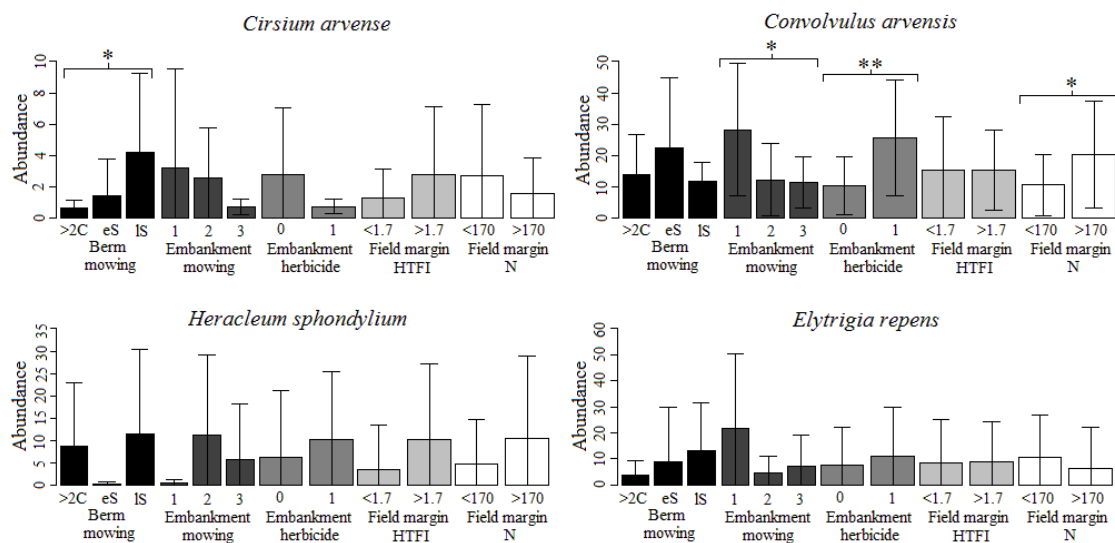


Figure 19 : Responses of four generalist species according to management practices made on berms, embankments and field margins. Species are presented with different y-axis scales for a clearer presentation of the results (mean and standard deviation). Species abundance is expressed as an ordinal variable following abundance classes. For x-axis from left to right, berm mowing (>2C: at least two cut, eS: early summer, IS: late summer); embankment mowing (1 to 3 cut); embankment herbicide (0: no treatment, 1: treatment); field margin (HTFI: classes of herbicide treatment frequency index, N: classes of units of nitrogen per ha, see Appendix S5 for details). Significant P-value based on generalised Cochran-Mantel-Haenszel tests are indicated, *P < 0.05; **P < 0.01 (n = 35).

1.4 Discussion

1.4.1 Plant communities within and between road-field elements

Species richness was lower in field margins while the known decrease in species evenness from the berm to the field margin (e.g. Cordeau et al. 2011) was not highlighted in our study. This could be potentially due to a high intensity of disturbances on the three elements studied in our agricultural area. Taxonomic dissimilarity between road-field elements primarily differed due to substitution rate, i.e. abundant species in some elements became rare or even absent in others. The substitution rate appears to be higher when comparing berms and field margins. This may be explained by differences in terms of management practices carried out on these two road-field elements which modify their taxonomic composition. The low proportion of shared species between berms and field margins (0.12 ± 0.07) can also be due to differences in species richness, the field margin being poorer in species due to its more constraining environmental conditions (i.e. herbicide application, fertilizer inputs, tillage, harvest, competitive interactions for light with crops), as reported in previous studies (Marshall 1989; Cordeau et al. 2011).

1.4.2 Influence of road-field management practices on plant communities within and between elements

In our study area, local authority employees were testing a delayed mowing of the berm in late summer for biodiversity issues. In contrast to previous studies (Valtonen et al. 2006; Jantunen et al. 2007), we observed a positive effect of only one early mowing on berm species richness which could potentially favoured short species while tall dominant species were at a partial disadvantage, the former thus being able to develop and produce seeds under these different environmental conditions (Lennartsson & Oostermeijer 2001; Jantunen et al. 2007).

However, species richness on both embankment and field margin were enhanced when the adjacent berms were mown later. In this case, one possible explanation would be an increase in dispersal from berm to adjacent elements by wind (Bochet et al. 2007) or mowing machinery (Bullock et al. 2003), which could also lead to the observed decrease in substitution rate between the embankment and the field margin. Seeds from berms could contribute to replenishing the soil seed bank of some species in adjacent elements. In particular, because later mowing has been shown to enhance seed production (Leng et al. 2011), the rate of seed dispersal from berms mown later to adjacent elements may potentially

increase, leading to an increase in late-flowering species in the seed bank, regardless of the reproduction success of weeds in the arable field margin (Theaker et al. 1995).

We also observed that an application of herbicide treatment on embankment (i) increased the species richness on both embankment and field margin, and (ii) decreased the substitution rate between these two elements suggesting that farmers used the same chemical products in arable field. While in other environmental contexts, herbicide application had no or a negative effect on species richness (Kleijn & Snoeiijing 1997; Kleijn & Verbeek 2000), its impacts depend largely on the herbicide selectivity and dosages employed (Kleijn & Snoeiijing 1997; de Snoo & van der Poll 1999). In addition, we noted that the substitution rate between berm and embankment increase with an intensification of HTFI, which could potentially be explained by a higher likelihood of herbicide drift. In fact, road-field elements are commonly exposed to herbicides from arable fields, known to influence the abundance and percentage cover of some species due to herbicide selectivity (Kleijn & Snoeiijing 1997; de Jong et al. 2008).

Concerning mowing practices on embankment, in contrast to previous study (Schaffers 2002), we highlight a decrease in species evenness on this element with increasing mowing frequency, which can be due to the promotion of perennials on embankment. In fact, after mowing, some perennials can regrow over a short time scale (Klimeš & Klimešová 2002), particularly when the mown biomass is not removed, with some perennials being able to colonise locally resource-rich areas (e.g. *Elytrigia repens*, *Cirsium arvense*, De Cauwer et al. 2008).

1.4.3 Influence of management practices on the abundance of generalist species in field margins

Agricultural practices within arable fields (i.e. herbicide application and fertilizer input) seem to have little influence on the abundance of generalist species in field margins, probably due to broadly comparable agricultural practices between fields studied.

Interestingly, *Cirsium arvense* whose flowering extends from June to September (Lambinon et al. 1992) was more abundant in field margins when berms were mown later. This perennial anemochorous species (Jauzein 1995) is a major weed favoured by a low cutting frequency (Parr & Way 1988) able to disperse from road verges to arable fields (Blumenthal & Jordan 2001) and to reproduce both by seed and vegetative rhizomes, enabling it to persist and multiply in arable fields under various cropping conditions (Heimann &

Cussans 1996). We also noted that *Heracleum sphondylium*, another anemochorous species flowering from June to August (Lambinon et al. 1992), was rare in field margin when berms were mown earlier. Both *C. arvensis* and *H. sphondylium* were generally designated by local farmers as problematic weed in field margins, especially when berms are mown later (Rongère pers. comm.). Whereas *C. arvensis* is a common weed in winter crops (Fried et al. 2014), a previous study showed that *H. sphondylium* has been recently observed in fields that have adopted direct drilling with cover-crop (Trichard et al. 2013). When embankments were mown only once, *Convolvulus arvensis* was more abundant in field margins, which could also be suspected for *Elytrigia repens*. Parr and Way (1988) found that abundance of *C. arvensis* was unchanged with cutting frequency. Nonetheless, its extensive root system and lateral spread (Weaver & Riley 1982) could enable it to colonise rapidly the field margin, particularly due to its ability to grow under different tillage system and crop (Mas & Verdú 2003). Finally, the perennial weed *E. repens* is generally favoured by a low mowing frequency and no biomass removal (Parr & Way 1988; De Cauwer et al. 2008). Furthermore, its ability to reproduce by rhizomes makes it able to establish and spread easily on arable field margins, particularly when its rhizomes are fragmented and dispersed by tillage (Palmer & Sagar 1963; Légère & Samson 2004).

1.5 Conclusions

Management practices made on road verge elements influence species diversity within these elements and adjacent ones, altered community composition between berms, embankments and field margins, and changed the abundance of some generalist species in field margins, including some widespread weeds. In our environmental context, mowing the berm only once in early summer is appropriate to promote plant species richness while the experienced late mowing may potentially conflict with the adoption of an integrated management of the weed flora in adjacent arable fields. Our results underline the need to consider both conserving biodiversity and potentially increase in weed risk when implementing road verge management programs. To be effective and sustainable, we suggest that these programs should take into account the effects on plant assemblages within road verge elements but also adjacent arable fields, and should be drawn up after consultation with local farmers in order to avoid potential additional actions which would render the whole management scheme incoherent.

To promote diversity of plant species and limit the colonisation of weeds in locally resource-rich areas, a removal of the mown biomass should be preferred, as demonstrated under other environmental conditions (Persson 1995; De Cauwer et al. 2008).

Acknowledgements

This work was supported by the Centre Region Council and Vegepolys through an APR grant (2012-2015). We would also like to thank L. Villemey and F. Botté for their help during the vegetation survey; F. Rongère, Master's student in Agronomy, for her help during interviews; farmers and L. Ridey for information about their management practices and allowing us to work on their land. We are grateful to the Editor and three anonymous reviewers who helped us improve the manuscript.

Author contributions:

CC FDP designed the research, CC collected the data, CC RP SB analysed the data, CC RP SB FDP wrote the manuscript.

References

- Aavik, T., Augenstein, I., Bailey, D., Herzog, F., Zobel, M. & Liira, J. 2008. What is the role of local landscape structure in the vegetation composition of field boundaries? *Applied Vegetation Science* 11: 375-386.
- Akbar, K.F., Hale, W.H. & Headley, A.D. 2009. Floristic composition and environmental determinants of roadside vegetation in north England. *Polish Journal of Ecology* 57: 73-88.
- Auestad, I., Rydgren, K. & Austad, I. 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Annales Botanici Fennici* 48: 289-303.
- Barralis, G. 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles; Application à la Côte d'Or. In: COLUMA, P., FR (ed.) 5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaises Herbes, pp. 59-68. INRA, Dijon, FR.
- Baselga, A. 2013. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 552-557.
- Blumenthal, D. & Jordan, N. 2001. Weeds in field margins: a spatially explicit simulation analysis of Canada thistle population dynamics. *Weed Science* 49: 509-519.
- Bochet, E., García-Fayos, P. & Tormo, J. 2007. Road slope revegetation in semiarid Mediterranean environments. Part I: seed dispersal and spontaneous colonization. *Restoration Ecology* 15: 88-96.
- Bullock, J.M., Moy, I.L., Coulson, S.J. & Clarke, R.T. 2003. Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. *Ecography* 26: 692-704.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer, New York, US.
- Coffin, A.W. 2007. From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15: 396-406.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X. & Chauvel, B. 2011. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Research* 52: 88-97.
- Cordier, J. 2010. Liste des espèces menacées de la flore de la région Centre. Conservatoire botanique du bassin parisien, Paris, FR.
- De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I. & Milbau, A. 2008. Management of newly established field margins on nutrient-rich soil to reduce weed spread and seed rain into adjacent crops. *Weed Research* 48: 102-112.
- de Jong, F.M.W., de Snoo, G.R. & van de Zande, J.C. 2008. Estimated nationwide effects of pesticide spray drift on terrestrial habitats in the Netherlands. *Journal of Environmental Management* 86: 721-730.
- de Redon de Colombier, L. 2008. Intérêts écologiques des bords de route en milieu agricole intensif. Thèse de doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, FR.
- de Snoo, G.R. & van der Poll, R.J. 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73: 1-6.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Fried, G., Chauvel, B., Rodriguez, A., Jullien, J. & Reboud, X. 2014. Flore du blé d'hiver : quarante ans d'évolution. *Phytoma - La santé des végétaux* 678: 42-47.
- Fried, G., Petit, S. & Reboud, X. 2010. A specialist-generalist classification of the arable flora and its response to changes in agricultural practices. *BioMed Central Ecology* 10: 20.
- Gerald, M.H., Burton, M.G. & Fred, H.Y. 2007. Effect of mowing on lateral spread and rhizome growth of troublesome *Paspalum* species. *Weed Science* 55: 486-490.

- Heimann, B. & Cussans, G.W. 1996. The importance of seeds and sexual reproduction in the population biology of *Cirsium arvense* - a literature review. *Weed Research* 36: 493-503.
- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Huijser, M.P. & Clevenger, A.P. 2006. Habitat and corridor function of rights-of-way. In: Davenport, J. & Davenport, J.L. (eds.) *The ecology of transportation: managing mobility for the environment*, pp. 233-254. Springer, Netherlands.
- Humbert, J.-Y., Pellet, J., Buri, P. & Arlettaz, R. 2012. Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland? *Environmental Evidence* 1: 9.
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A. & Saarnio, S. 2007. Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied Vegetation Science* 10: 285-292.
- Jauzein, P. 1995. *Flore des champs cultivés*. Sopra-INRA, Paris, FR.
- Kleijn, D. & Snoeijs, G.I.J. 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology* 34: 1413-1425.
- Kleijn, D. & van der Voort, L.A.C. 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation* 81: 57-67.
- Kleijn, D. & Verbeek, M. 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology* 37: 256-266.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. 2002. The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evolutionary Ecology* 15: 363-382.
- Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P.J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A. & Ryser, P. 2005. Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 51-67.
- Lambinon, J., De Langhe, J.E., Delvosalle, L. & Duvigneaud, J. 1992. *Nouvelle Flore de Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines*. 6ème ed. Jardin botanique national de Belgique, Meise, Belgique.
- Landis, J.R., Heyman, E.R. & Koch, G.G. 1978. Average partial association in three-way contingency tables: a review and discussion of alternative tests. *International Statistical Review* 46: 237-254.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 3rd ed. Elsevier science BV, Amsterdam, Netherlands.
- Légère, A. & Samson, N. 2004. Tillage and weed management effects on weeds in barley-red clover cropping systems. *Weed Science* 52: 881-885.
- Leng, X., Musters, C.J.M. & de Snoo, G.R. 2011. Effects of mowing date on the opportunities of seed dispersal of ditch bank plant species under different management regimes. *Journal for Nature Conservation* 19: 166-174.
- Lennartsson, T. & Oostermeijer, J.G.B. 2001. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *Journal of Ecology* 89: 451-463.
- Marshall, E.J.P. 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *Journal of Applied Ecology* 26: 247-257.
- Mas, M.T. & Verdú, A.M.C. 2003. Tillage system effects on weed communities in a 4-year crop rotation under Mediterranean dryland conditions. *Soil and Tillage Research* 74: 15-24.
- OECD 2001. *Environmental Indicators for Agriculture*. 3: Methods and Results, OECD Publishing, Paris, FR. Available at <http://dx.doi.org/10.1787/9789264188556-en>

- Palmer, J.H. & Sagar, G.R. 1963. *Agropyron Repens* (L.) Beauv. (*Triticum repens* L.; *Elytrigia repens* (L.) Nevski). *Journal of Ecology* 51: 783-794.
- Parr, T. & Way, J. 1988. Management of roadside vegetation: the long-term effects of cutting. *Journal of Applied Ecology* 25: 1073-1087.
- Persson, T.S. 1995. Management of roadside verges: vegetation changes and species diversity. Ph.D. thesis, Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, SE.
- Ružička, M. 1958. Anwendung mathematisch-statistischer methoden in der geobotanik (Synthetische bearbeitung von aufnahmen). *Biologia, Bratislava* 13: 647-661.
- Schaffers, A.P. 2002. Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation – Part II. Factors controlling species diversity. *Plant Ecology* 158: 247-268.
- Schippers, P., Snoeiijing, I. & Kropff, M.J. 1999. Competition under high and low nutrient levels among three grassland species occupying different positions in a successional sequence. *New Phytologist* 143: 547-559.
- Smith, H., Firbank, L.G. & Macdonald, D.W. 1999. Uncropped edges of arable fields managed for biodiversity do not increase weed occurrence in adjacent crops. *Biological Conservation* 89: 107-111.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L. & Ramwell, C. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91: 22-46.
- Theaker, A.J., Boatman, N.D. & Froud-Williams, R.J. 1995. Variation in *Bromus sterilis* on farmland: evidence for the origin of field infestations. *Journal of Applied Ecology* 32: 47-55.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74: 2179-2191.
- Tognetti, P.M. & Chaneton, E.J. 2015. Community disassembly and invasion of remnant native grasslands under fluctuating resource supply. *Journal of Applied Ecology* 52: 119-128.
- Trichard, A., Alignier, A., Chauvel, B. & Petit, S. 2013. Identification of weed community traits response to conservation agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179: 179-186.
- Truscott, A.M., Palmer, S.C.F., McGowan, G.M., Cape, J.N. & Smart, S. 2005. Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. *Environmental Pollution* 136: 109-118.
- Valtonen, A., Saarinen, K. & Jantunen, J. 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation* 29: 133-148.
- Weaver, S.E. & Riley, W.R. 1982. The biology of canadian weeds. 53. *Convolvulus arvensis* L. *Canadian Journal of Plant Science* 62: 461-472.

Supporting information

Appendix S1. Variations in taxonomic composition among agricultural landscapes contexts and road-field elements

Appendix S2. Lists of abundant species and comparisons of taxonomic metrics among road-field elements

Appendix S3. Correlation among management variables

Appendix S4. Lists of generalist species and their frequency of occurrence in each road-field element

Appendix S5. Generalist species whose abundance was not particularly influenced by management practices made on berms, embankments and field margins

Appendix S6. Plant species richness divided between the road-field elements, i.e. berm, embankment and field margin

Appendix S1. Variations in taxonomic composition among agricultural landscapes contexts and road-field elements.

Statistical analyses:

Variations in taxonomic composition among landscapes and road-field elements were investigated using a Principal Component Analysis (PCA) performed on Hellinger-transformed species data ($n = 120$) (Legendre & Gallagher 2001). In order to assess the potential influence of the different ‘landscape context \times road-field element’ combinations on the taxonomic composition of communities, a permutation test was performed. We randomised the labels of the combinations and compared the average of the observed pairwise distances among the centroid positions with the distribution of the average of the null pairwise distance obtained after 10 000 permutations using a two-tailed direct test, with a significant threshold P of 2.5%. Any significant deviation from the null hypothesis would indicate that the ‘landscape context \times road-field element’ combinations either resulted in a greater compositional similarity or a greater compositional dissimilarity between fields of different combinations (i.e. 2.5% and 97.5%, respectively).

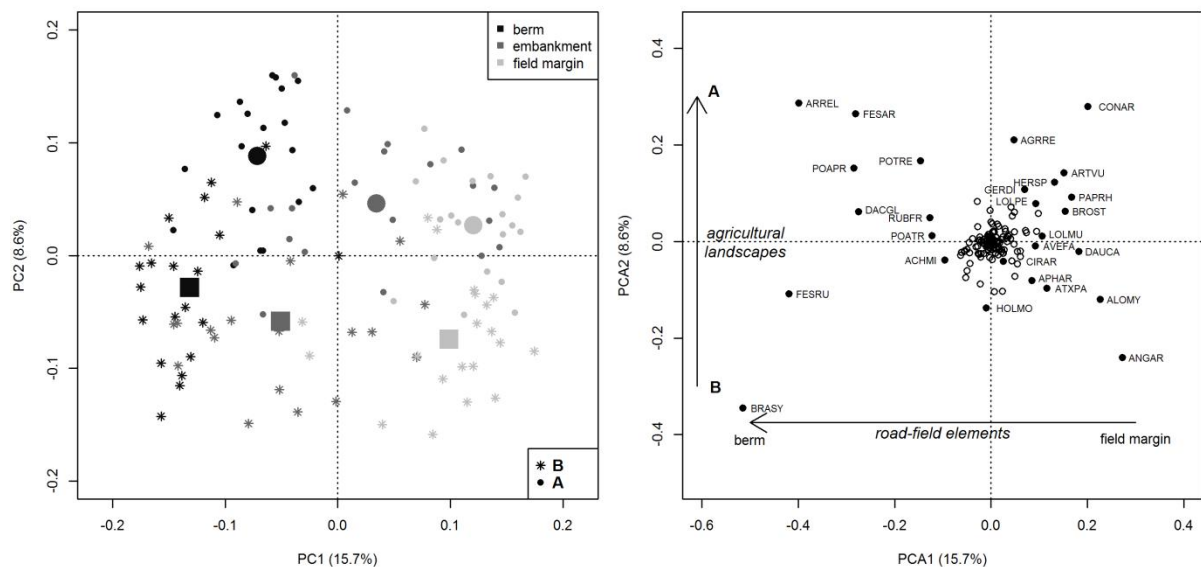


Fig. S1. PCA of the Hellinger-transformed species abundance data ($n = 120$). On the left: position of the road-field element units (top right) and landscape (bottom right), and a posteriori projection of the centroid positions of the different ‘landscape context \times road-field element’ combinations, computed on the two first axes (larger points). On the right: position of some of the most abundant species on the ordination plan. The arrows indicate the position of the species in relation to road-field elements (along axis 1) and landscape context (along axis 2). Abbreviations used refer to EPPO codes (<http://eppt.eppo.org/search.php>; accessed on 15 March 2016): ACHMI = *Achillea millefolium* L. 1753, AGRRE = *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, 1934, ALOMY = *Alopecurus myosuroides* Huds. 1762, ANGAR = *Lysimachia arvensis* (L.) U. Manns & Anderb., 2009, APHAR = *Aphanes arvensis* L. 1753,

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

ARREL = *Arrhenatherum elatius* (L.) P.Beauv.ex J.Presl & C.Presl, 1819, ARTVU = *Artemisia vulgaris* L. 1753, ATXPA = *Atriplex patula* L. 1753, AVEFA = *Avena fatua* L. 1753, BRASY = *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P.Beauv., 1812, BROST = *Anisantha sterilis* (L.) Nevski, 1934, CIRAR = *Cirsium arvense* (L.) Scop., 1772, CONAR = *Convolvulus arvensis* L., 1753, DACGL = *Dactylis glomerata* (L.) Link, 1822, DAUCA = *Daucus carota* L., 1753, FESAR = *Schedonorus arundinaceus* (Schreb.) Dumort., 1824, FESRU = *Festuca rubra* L., 1753, GERDI = *Geranium dissectum* L., 1755, HERSP = *Heracleum sphondylium* L., 1753, HOLMO = *Holcus mollis* L. 1759, LOLMU = *Lolium multiflorum* Lam. 1779, LOLPE = *Lolium perenne* L. 1753, PAPRH = *Papaver rhoeas* L. 1753, POAPR = *Poa pratensis* L., 1753, POATR = *Poa trivialis* L., 1753, POTRE = *Potentilla reptans* L., 1753, RUBFR = *Rubus fruticosus* L., 1753. Nomenclature follows that used in the TAXREF v8 database (<http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>; accessed on 15 March 2016).

Results:

The PCA of Hellinger-transformed species abundance data confirmed the segregation of taxonomic surveys according to the road-field element, but also to the landscape context (Fig. S1). Although the total variance explained by the first two axes is moderate (axis 1: 15.7%, axis 2: 8.6%), the first axis classified the surveys from the field margin to the berm, through the embankment; while the second axis segregated landscapes A and B (Fig. S1). The permutation test confirmed the significant compositional differences observed among fields of different ‘landscape context × element’ ($P = 1$, compared to a significant threshold of 97.5%).

Reference:

Legendre, P. & Gallagher, E. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.

Appendix S2. Lists of abundant species and comparisons of taxonomic metrics among road-field elements. Nomenclature follows that used in the TAXREF v8 database (<http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>; accessed on 15 March 2016).

Table S2. Abundant species and taxonomic metrics compared between road-field elements. For each species (i) total percentage of frequency and (ii) percentage of frequency in each road-field element are specified. Comparisons of taxonomic metrics are based on multiple comparisons of means (Tukey contrasts) for generalised linear mixed models (species richness) or linear mixed models (species evenness, bottom). Letters indicate significant differences after applying a sequential Bonferroni Holm adjustment because of multiple pairwise comparisons (Holm 1979). Means and standard deviations (in brackets) are given.

Species	Total (n = 120)	Berm (n = 40)	Embankment (n = 40)	Field margin (n = 40)
<i>Convolvulus arvensis</i> L., 1753	83	78	85	85
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.ex J.Presl & C.Presl,1819	78	98	95	40
<i>Festuca rubra</i> L., 1753	77	98	88	45
<i>Geranium dissectum</i> L., 1755	75	75	80	70
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, 1934	73	73	78	68
<i>Galium mollugo</i> L., 1753	71	80	75	58
<i>Galium aparine</i> L., 1753	68	55	78	70
<i>Daucus carota</i> L., 1753	66	50	70	78
<i>Poa pratensis</i> L., 1753	65	100	75	20
<i>Potentilla reptans</i> L., 1753	65	93	73	30
<i>Rubus fruticosus</i> L., 1753	64	70	78	45
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., 1772	63	55	65	70
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P.Beauv., 1812	59	75	70	33
<i>Heracleum sphondylium</i> L., 1753	58	53	65	58
<i>Pastinaca sativa</i> L., 1753	53	38	58	63
<i>Veronica arvensis</i> L., 1753	53	60	53	45
<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U. Manns & Anderb., 2009	50	13	55	83
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort., 1824	49	93	40	15
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski, 1934	48	33	68	45
<i>Lolium multiflorum</i> Lam., 1779	48	38	60	48
<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds. 1762	46	23	53	63
<i>Poa trivialis</i> L., 1753	43	78	35	15
	Species richness	34.18 (\pm 9.82) ^a	35.78 (\pm 7.46) ^a	25.98 (\pm 7.58) ^b
Taxonomic metrics	Species evenness	0.32 (\pm 0.07) ^a	0.31 (\pm 0.06) ^a	0.32 (\pm 0.10) ^a

Species evenness was calculated as the ratio between the inverse Simpson diversity index expressed as the species number equivalent and the species richness (Hill 1973).

References:

- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.

Appendix S3. Correlation among management variables.

Correlation tests were based on a) correlation report between a quantitative and a qualitative variable b) Cramer's V test for correlation between each pair of qualitative variables and c) Kendall rank correlation test between each pair of quantitative variables. Variables were considered correlated beyond an arbitrary threshold of |0.7| (Dormann et al. 2013).

Table S3. Correlations among management variables. Letters indicate the coefficient used. P-value estimation based on a) F test, b) χ^2 test, c) z test, are given *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001.

	Berm mowing	Embankment mowing	Embankment herbicide treatment	N	HTFI
Berm mowing	.	a) 0.38**	b) 0.42*	a) 0.42***	a) 0.16***
Embankment mowing	.	.	a) 0.07*	c) -0.31*	c) -0.03
Embankment herbicide treatment	.	.	.	a) 0.28**	a) 0.02*
N	c) -0.21
HTFI

Reference:

Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D. & Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46.

Appendix S4. Lists of generalist species and their frequency of occurrence in each road-field element. Nomenclature follows that used in the TAXREF v8 database (<http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>; accessed on 15 March 2016).

Generalist species of the road-field boundary were retained when their frequency of occurrence (Bij, Dufrière & Legendre 1997) was at least 50% in each road-field element and when the difference between the highest and the lowest frequency in the different elements was no more than 25%.

Table S4. Generalist species recorded in the three road-field elements. Their total percentage of frequency and their frequency of occurrence in each element are specified.

Species	Total frequency (%, n = 105)	Berm (n = 35)	Embankment (n = 35)	Field margin (n = 35)
<i>Convolvulus arvensis</i> L., 1753	82	0.77	0.83	0.86
<i>Geranium dissectum</i> L., 1755	77	0.77	0.83	0.71
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, 1934	71	0.71	0.77	0.66
<i>Galium mollugo</i> L., 1753	69	0.77	0.71	0.57
<i>Daucus carota</i> L., 1753	68	0.54	0.71	0.77
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop., 1772	67	0.6	0.66	0.74
<i>Heracleum sphondylium</i> L., 1753	56	0.51	0.63	0.54

Reference:

Dufrière, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.

Appendix S5. Generalist species whose abundance was not particularly influenced by management practices made on berms, embankments and field margins.

Details of groups for HTFI and fertilizer input (N):

HTFI ≤ 1.7 (n = 14) and HTFI > 1.7 (n = 21); N ≤ 170 units of nitrogen per hectare (n = 18) and N > 170 units of nitrogen per hectare (n = 17). The HTFI threshold of 1.7 used corresponds to the regional mean (Direction Régionale de l'Alimentation de l'Agriculture et de la Forêt du Centre 2010).

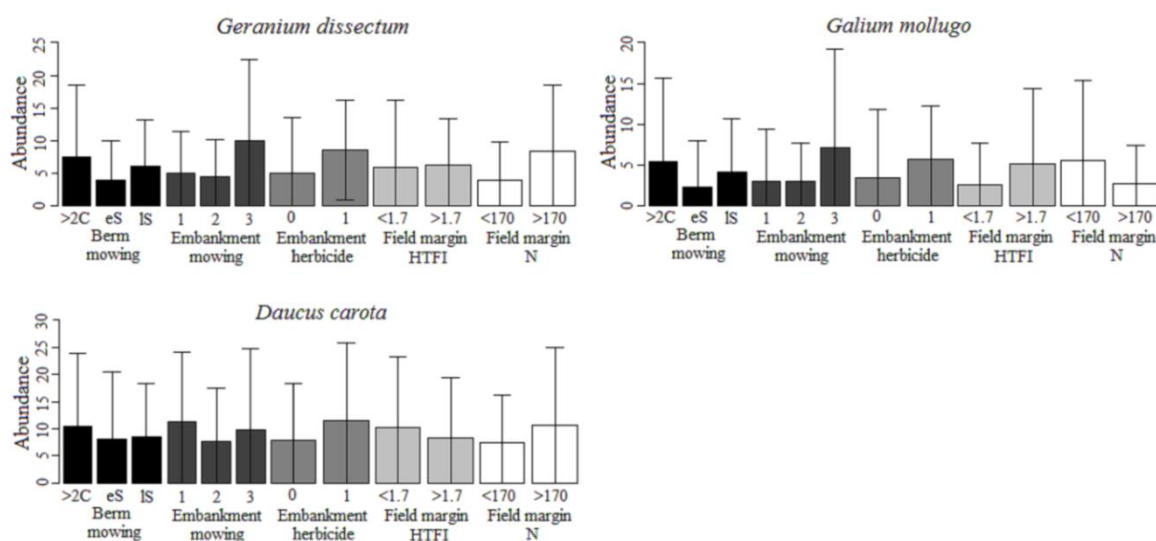


Fig. S5. Generalist species whose abundance was not particularly influenced by management practices made on berms, embankments and field margins. Species are presented with different y-axis scales for a clearer presentation of the results (mean and standard deviation). Species abundance is expressed as an ordinal variable following abundance classes (n = 35). For x-axis from left to right, berm mowing (>2C: at least two cut, eS: early summer, lS: late summer); embankment mowing (1 to 3 cut); embankment herbicide (0: no treatment, 1: treatment); field margin (HTFI: classes of herbicide treatment frequency index, N: classes of units of nitrogen per ha).

Reference:

Direction Régionale de l'Alimentation de l'Agriculture et de la Forêt du Centre 2010. Diagnostic 2010 Région Centre. Chambre Régionale d'Agriculture du Centre-Val de Loire, Orléans, FR. Available at http://www.centre.chambagri.fr/fileadmin/documents/CRA_Centre/Environnement/Ecophyto/Diagnostic_r%C3%A9gion_Centre_version_valid%C3%A9e_CROS2411.pdf

Appendix S6. Plant species richness divided between the road-field elements, i.e. berm, embankment and field margin.

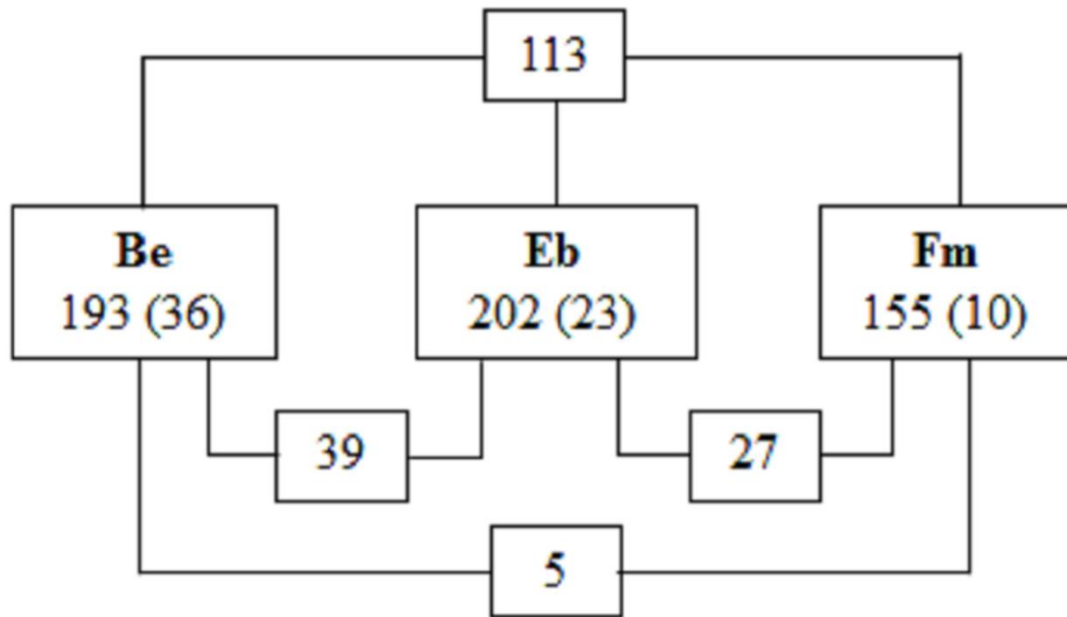


Fig. S6. Plant species richness divided between the road-field elements, i.e. berm (Be), embankment (Eb) and field margin (Fm). The total number of species is given for each road-field element ($n = 120$ in total). The number of unshared species is indicated in brackets, while the number of species shared by two or three road-field elements is presented in the connected boxes.

2 La réponse fonctionnelle des communautés végétales à la compartimentation et aux pratiques de gestion et de l'interface route – champ cultivé

Résumé

Les pratiques de gestion effectuées en bords de routes sont en partie mises en place dans le but de préserver ou d'améliorer la biodiversité des paysages agricoles. Ces bordures sont souvent divisées en quatre compartiments – la zone de sécurité, la berme, le fossé et le talus – connus pour différer en termes de composition taxonomique, résultant principalement des différences dans l'intensité et la nature des pratiques de gestion. Jusqu'à présent, les programmes de gestion s'appuient principalement sur un ajustement de la période et de la fréquence de fauche, et leur évaluation est essentiellement basée sur l'étude de la structure et de la composition taxonomique des communautés. Une meilleure compréhension des processus sous-jacents quant à la réponse des plantes à l'égard de ces perturbations peut améliorer nos prédictions sur l'influence des pratiques de gestion afin de guider leur mise en œuvre dans le futur. Une voie prometteuse ayant apporté des connaissances générales sur la réponse des plantes aux pratiques de gestion est l'approche fonctionnelle. Cette dernière décrit chaque espèce par ses caractéristiques biologique et écologique, chacune pouvant influencer l'occurrence et l'abondance des espèces.

Des études ont démontré que la proximité des bords de routes aux bordures intérieures des champs cultivés pouvait engendrer des perturbations additionnelles de ces champs. Cependant, seulement quelques études ont également considéré que les pratiques de gestion des bords de routes peuvent potentiellement influencer la flore adventice des champs adjacents, en particulier en utilisant l'approche fonctionnelle.

Nous avons abordé deux questions : (1) Comment les traits des plantes répondent-ils à la compartimentation de l'interface route – champ cultivé ? (2) Quelles sont les relations entre les pratiques de gestion et les traits des plantes à l'intérieur des compartiments de l'interface ?

Nous avons échantillonné la berme, le talus et la bordure intérieure du champ de 40 interfaces route – champ situées dans le Centre-ouest de la France, une zone où un fauchage tardif des bermes est expérimenté depuis 2009 dans le but de conserver la biodiversité. Nous avons caractérisé les pratiques de gestion effectuées sur différents compartiments, c'est-à-dire la fréquence et la période de fauchage (début de l'été : eS ou early summer, fin de l'été : lS ou

late summer), les traitements herbicides (l'indicateur de fréquence de traitements herbicides IFT ou HTFI) et le taux d'approvisionnement en engrais azotés. Nous avons extrait des bases de données sept traits et types fonctionnels stables connus pour être influencés par la structure de l'interface route – champ cultivé et par les pratiques de gestion. De manière à identifier les relations entre les traits et les variables environnementales – c'est-à-dire le type de compartiment ou les pratiques de gestion – nous avons tout d'abord effectué des analyses RLQ partielles qui permettent d'extraire l'effet confondant du contexte paysager étudié. Nous avons ensuite calculé la statistique « fourth corner » pour quantifier les relations entre les traits, les variables environnementales et les axes de la RLQ partielle.

La réponse fonctionnelle des plantes à l'interface route – champ cultivé diffère principalement entre les bermes et les bords de champ. Les espèces compétitives monocotylédones et hémicryptophytes étaient en général associées aux bermes, tandis que les espèces rudérales dicotylédones et thérophytes étaient plutôt associées aux bords de champs. De plus, un fauchage tardif de la berme favorise les espèces nitrophiles au sein de la berme et les espèces compétitives plutôt que les espèces rudérales au sein du bord de champ. Dans notre contexte environnemental, la gestion des bords de routes affecte la structure fonctionnelle de l'assemblage des espèces à la fois à l'intérieur du bord de route et à l'intérieur du bord de champ adjacent. Notre étude souligne ainsi la nécessité de considérer à la fois les objectifs de conservation de la biodiversité et l'accroissement potentiel du risque malherbologique lors de la mise en place des programmes de gestion des bords de routes.

Article soumis à *Agriculture Ecosystems & Environment*

Functional response of plant assemblages of road-field boundaries to boundary structure and management practices

Authors' names and affiliations:

Clémence Chaudron^{1,*}, Rémi Perronne², Francesca Di Pietro¹

¹Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

chaudron.c@gmail.com, francesca.dipietro@univ-tours.fr

²UMR GQE – Le Moulon, INRA, Univ Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-91190, Gif-sur-Yvette, France

remi.perronne@moulon.inra.fr

*Corresponding author. Present address: Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France. Tel.: +33 2 47 36 70 92.

E-mail address: chaudron.c@gmail.com (C. Chaudron)

Abstract

Management practices made on road verges are partly implemented to preserve or enhance biodiversity in agricultural landscapes. These boundaries are usually divided in four elements – i.e. the safety zone, the berm, the ditch and the embankment – which are known to differ in terms of taxonomic composition, mainly as a result of differences in the intensity and the nature of management practices. Until now, management programs relied mainly on mowing by adjusting both timing and frequency, and their evaluation were primarily based on the analysis of the taxonomic structure and composition of communities. A better understanding of the underlying processes of plant response to these disturbances might improve our predictions of the influence of management practices in order to guide their implementation in the future. One promising way having provided general insights into plant response to management practices is the functional trait-based approach, describing each species by its biological and ecological characteristics, both potentially influencing the occurrence and abundance of species.

Some studies have demonstrated that the proximity of road verges to inner field margins could lead to additional disturbances from these fields, while only a few have also considered that road verge management practices can potentially influence the weed flora of these adjacent fields, especially using trait-based approaches.

We addressed two questions: (1) How plant traits respond to the type of element in road-field boundaries? (2) What are the relationships between management practices and road-field plant traits within elements?

We sampled the berm, the embankment and the field margin of 40 road-field boundaries located in Central-western France, an area where a delayed mowing of some berms was experienced since 2009 for biodiversity issues. We characterised management practices made on the different elements, i.e. mowing frequency and timing (early summer: eS or late summer: lS), herbicide treatments (e.g. Herbicide treatment frequency index in field margins: HTFI) and nitrogen supply rate. We retrieved from databases seven stable functional traits and types known to be influenced by the boundary structure and management practices. To identify relationships between traits and environmental variables – i.e. the type of element or management practices – we first performed partial RLQ analyses which allow removing confounding effect of the landscape context studied. We then computed the fourth-corner statistic to quantify relationships between traits, environmental variables and partial RLQ axes.

Functional responses of plant assemblages of road-field boundaries differed mostly between berms and field margins. Competitive and grass hemicryptophyte species were usually more associated to berms, while ruderal and broadleaf therophyte species were rather associated to field margins. In addition, late mowing of the berm promoted nitrophilous species within berms and competitive rather than ruderal species within arable field margins. In our environmental context, managing road verges affect the functional structure of plant assemblages both within them and within adjacent arable field margins, thus underlining the need to consider both conservation purposes and a potential increase in weed risk when implementing management programs of road verges.

Keywords: Road verge; Field margin; Mowing; Functional traits; Partial RLQ; Fourth-corner statistic

2.1 Introduction

Over the last four decades, agricultural landscapes have undergone profound changes induced by agricultural intensification at both landscape and field scales, e.g. land-use changes related to the continuous loss of permanent pastures replaced by arable fields (Mignolet et al., 2007; Xiao et al., 2015), and a generalised and increasing use of external inputs to buffer local environmental variability (Robinson and Sutherland, 2002). In addition, an expansion of road networks (Forman and Alexander, 1998; Coffin, 2007) and road verges management changes due to the implementation of new techniques – e.g. flail mowers – and

cost reduction strategy have led to a decrease in mowing frequency in these boundaries (Way, 1977; Parr and Way, 1988). In such changing landscapes, a loss of biodiversity has been observed at different levels (e.g. Robinson and Sutherland, 2002; Stoate et al., 2009), especially a general decline of the weed flora has been highlighted within arable fields throughout Europe (Richner et al., 2015). In this context, road verges – i.e. the herbaceous boundary between the road and the arable field – represent more favourable habitats for many plants in several environmental contexts, including arable weeds as well as grassland species (Tanghe and Godefroid, 2000; Huijser and Clevenger, 2006).

Road verges may provision ecosystem services associated with plant biodiversity, such as pollination (Noordijk et al., 2009; Le Féon et al., 2010), while also promoting the growth of some widespread weeds which may disperse in adjacent arable fields (Theaker et al., 1995; Kleijn and Verbeek, 2000; Marshall and Moonen, 2002). These different and sometimes conflicting roles make the implementation of programs for managing road verges more complex and depending on the environmental context. However, effective management programs maximising ecosystem services while minimising ecosystems disservices are possible, especially based on relevant context-dependent mowing regimes. Indeed, mowing strongly influence plant communities by changing vegetation structure, by reducing the competitive abilities of taller plants and by improving light availability within the vegetation cover (Parr and Way, 1988; Jantunen et al., 2007; Auestad et al., 2011; Tognetti and Chaneton, 2015). Both mowing frequency and timing are well-known to influence the taxonomic composition of road verges communities (e.g. Persson, 1995; Hovd and Skogen, 2005; Köhler et al., 2005; Hellstrom et al., 2006). In addition to mowing regimes, road verges adjacent to arable fields are also recurrently exposed to herbicide drifts and fertilizers misplacements (Kleijn and Verbeek, 2000; Marshall and Moonen, 2002), which modify the taxonomic composition of plant communities within arable fields and adjacent boundaries. Indeed, herbicides can selectively affect the growth of plant species (Freemark and Boutin, 1995; Kleijn and Snoeiijing, 1997), while fertilizer applications usually increase the total biomass production and favour stronger asymmetrical competition for light among neighbouring plants in favour of taller nitrophilous plants (Tilman, 1993; Kleijn and Snoeiijing, 1997; Kleijn and van der Voort, 1997; Schippers et al., 1999; Yin et al., 2005, 2006). While many studies have investigated the taxonomic response of plant communities to these previously mentioned disturbances, the conclusions made were often primarily context-dependent. In contrast, by assuming that functional traits values and functional types are

reliable proxies of the mechanisms driving community assembly (McGill et al., 2006), the functional approach has recently allowed identifying more general patterns in response to many disturbances (Mouillot et al., 2013; Gaba et al., 2014). During the last decade, the functional approach has thus provided insights into plant community response to agricultural and management practices (e.g. Truscott et al., 2005; Storkey, 2006; de Redon de Colombier, 2008; Fried et al., 2012; Perronne et al., 2015) and to environmental properties characterising the different elements of road verges and adjacent arable fields (e.g. Karim and Mallik, 2008; de la Riva et al., 2011; Cordeau et al., 2012; Perronne et al., 2014).

From a general point of view, communities of road verges are often dominated by tall perennial hemicryptophyte species characterised by a competitive strategy, making them relatively comparable to communities of semi-natural grasslands (Šerá and Šerý, 2004; Jantunen et al., 2006; Šerá, 2008). In addition, anemochory – i.e. seed dispersal by wind – represent an appropriate spatial dispersal strategy on road verges due to wind turbulences caused by vehicles (Zwaenepoel et al., 2006; Šerá, 2008; Bozena, 2010). In contrast, arable weed communities are commonly dominated by therophyte species with a ruderal – or at least partly ruderal – strategy (Jauzein, 1995; Lososová et al., 2006; Lososová et al., 2008; Gunton et al., 2011; Cordeau et al., 2012; Gaba et al., 2014). In addition, most arable weeds are characterised by a lack of specific dispersal strategy – i.e. barochory – and their spatial dispersal within and among fields mostly depends on agricultural practices (Benvenuti, 2007). However, some perennial species characterised by a competitive strategy can be present and dominant within arable fields and also occurring within adjacent herbaceous boundaries (Marshall, 1989; José-María et al., 2011; Cordeau et al., 2012), while these boundaries can include a relatively high proportion of therophyte species (Kleijn and Verbeek, 2000; Hovd and Skogen, 2005; Cordeau et al., 2012).

The functional diversity and composition of plant communities are also driven by the range of practices carried out in each element. In perennial herbaceous environments, both timing and frequency of mowing can influence the relative proportions of life forms (Kahmen et al., 2002; Kahmen and Poschlod, 2008; Pakeman et al., 2009), Grime's CSR strategies (Römermann et al., 2009), the onset of flowering period (Köhler, 2001; Kahmen and Poschlod, 2008) and the relative importance of several seed dispersal strategies (de Redon de Colombier, 2008). In addition, an increase in nitrogen supply rate in arable fields can reduce the proportion of perennial broadleaf species in adjacent boundaries (Kleijn and Snoeiijing, 1997; Kleijn and Verbeek, 2000) and modify competitive interactions among plants (Marshall

and Moonen, 2002), while herbicide drifts can reduce the cover of broadleaf species in these boundaries under certain conditions (de Snoo and van der Poll, 1999). Even though many studies have investigated the functional composition of plant communities within road verges elements or field margins, to our knowledge, no studies have compared their functional compositions in the three adjacent road-field elements – i.e. the berm, the embankment and the field margin – and considered consequences of mowing regimes carried out on road verges elements on the functional composition of weed flora of adjacent arable fields.

In this study, we sampled the berm, the embankment and the field margin of 40 road-field boundaries located in Central-western France, an area where a delayed mowing of some berms was experienced for biodiversity issues. We addressed two questions: (1) How plant traits respond to the type of element in road-field boundaries? (2) What are the relationships between management practices and road-field plant traits within elements? Based on the recent literature (see Tableau 13 for details), we may hypothesise that (a) in berms, communities should be dominated by moderately nitrophilous, light-demanding, hemicryptophyte and competitive species with a substantial proportion of anemochorous species, (b) in field margins, communities should rather be dominated by shade-tolerant, nitrophilous, therophyte, ruderal and barochorous weeds, while (c) in embankments, communities could be characterised by an intermediate functional composition, although probably functionally more similar to that of berms, due to the dominance of perennials species and more comparable management regimes, i.e. mainly mowing. In addition, concerning management practices, we hypothesised that (a) an increase in mowing frequency on berm and embankment may either favour hemicryptophytes on these elements, primarily including competitive species with substantial regrowth abilities over a short time-scale, or therophyte species able to germinate because of gaps within the canopy cover (b) a late mowing without biomass removal on berm should promote tall competitive species characterized by a late flowering, commonly investing more aboveground biomass during their vegetative stages into supporting tissues, thus presenting a long-term preferential access to light when competing within these herbaceous elements, (c) an increase of the proportion of competitive species on berm and embankment could promote this strategy in field margin via short-distance spatial seed and/or vegetative dispersal, (d) the level of nitrogen input in field margins should change the dominance of nitrophilous and light-demanding species in field margins and adjacent embankments and berms, and finally (e) an increase in herbicide

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

treatment frequency in field margins may favour a particular plant class in field margins and adjacent embankments and berms.

Tableau 13 : List of traits chosen, sources of data used and hypothesised influences of road-field elements and management practices, based on a review of the recent literature. Categories characterising qualitative traits and types, and range of values characterising semi-quantitative ecological species preferences, are specified, as well as abbreviations used in the presentation of the following results. The main sources are indicated in italic and complementary sources in bracket. Specific hypotheses assumed in this study without literature references are indicated by a “(?)”.HTFI: herbicide treatment frequency index, N: nitrogen input. Sources of data used: (a) Klotz et al. (2002), (b) Plantureux and Amiaud (2009), (c) Hill et al. (1999), (d) Tela-Botanica, (e) Julve (1998), (f) Jauzein (1995).

	Qualitative and quantitative traits or types <i>sources of data used</i>	Categories or range of values (abbreviation)	Influence of elements	Hypothesised influence of management practices		References
				Management practices made in particular elements	Elements influenced	
Qualitative	Raunkiaer's plant life forms <i>a (b, d)</i>	Chamaephyte (Cha), Geophyte (Geo), Hemicryptophyte (Hcr), Phanerophyte (Pha), Therophyte (The), Hemicryptophyte and Therophyte (Hcr/The)	Yes	-Mowing period in berm -Mowing frequency in berm and embankment	-Berm -Berm, embankment and field margin (?)	(Jauzein, 1995; Kahmen et al., 2002; Lososová et al., 2006; Kahmen and Poschlod, 2008; Lososová et al., 2008; Šerá, 2008; Pakeman et al., 2009; Römermann et al., 2009; Bozena, 2010)
	Plant classes <i>f</i>	Grass (Gr), Broadleaf (Bl)		N and HTFI levels in field margin	Embankment and berm (?)	(de Snoo and van der Poll, 1999; Kleijn and Verbeek, 2000)
	Seed spatial dispersal strategies <i>e (b)</i>	Anemochore, Autochore, Barochore, Zoochore	Yes	Mowing period in berm	Berm and field margin (?)	(Lososová et al., 2006; Benvenuti, 2007; de Redon de Colombier, 2008; Šerá, 2008; Bozena, 2010)
	Grime's CSR strategies <i>a (b, d)</i>	C, CR, CS, CSR, R, CR, CS, CSR, R, SR	Yes	-Mowing frequency in berm and embankment -N level in field margin -Mowing period in berm	-Berm, embankment and field margin (?) -Embankment and berm (?) -Berm	(Šerá and Šerý, 2004; Lososová et al., 2006; Lososová et al., 2008; Römermann et al., 2009; Gunton et al., 2011; Cordeau et al., 2012; Gaba et al., 2014)
	Onset of flowering <i>a (b, d)</i>	January – April, May, June, July	Yes*	Mowing period in berm	Berm and field margin (?)	(Köhler, 2001; Storkey et al., 2010; Fried et al., 2012; Perronne et al., 2015)
Semi-quantitative	Ellenberg's ecological indicator value for light (Ellenberg-L) <i>b (c, d)</i>	2 – 9	Yes	-Mowing frequency in berm and embankment -N level in field margin	-Berm and embankment -Embankment and berm (?)	(Carlen et al., 1998; Lososová et al., 2006; Lososová et al., 2008; Tognetti and Chaneton, 2015)
	Ellenberg's ecological indicator value for nutrient (Ellenberg-N) <i>b (c, d)</i>	1 - 9	Yes	N level in field margin	Field margin, embankment and berm (?)	(Lososová et al., 2008; Tognetti and Chaneton, 2015)

*Early flowering species and all-year-round flowering species are favoured in comparison to later-flowering species in winter cereals

2.2 Material and Methods

2.2.1 Study site

The survey (previously described in Chaudron et al., 2016b), was carried out in June 2013, in an agricultural area dominated by arable crops located in Central-western France (Centre region, Indre-et-Loire department). Average annual precipitation was 761 mm and mean temperature was 4.5°C in January and 21.5°C in July. Two main agricultural landscape contexts composed the agricultural area: one landscape context (47.19°N, 0.88°E, landscape context A) dominated by limestone with a low degree of afforestation (around 11% of wooded area), and another landscape context (47.11°N, 1.15°E, landscape context B) dominated by clay soil with a higher degree of afforestation (around 22% wooded area).

2.2.2 Sampling design and vegetation survey

Forty road verges were surveyed, located adjacent to arable fields of winter wheat or winter barley, two dominant cereals in this area involving broadly similar agricultural practices (previously described in Chaudron et al., 2016b). Three elements of the road-field boundary were investigated: the berm, the embankment and the field margin – i.e. the first metre into the field from the first crop row (Chaudron et al., 2016b). In each element, three replicate plots (i.e. observational units) of 2 m² (0.5 × 4 m) were studied. The first plot was located in the middle of the total field boundary length and the others were positioned 20 metres apart (Chaudron et al., 2016b). Plots on the three different adjacent elements were placed along a transect perpendicular to the road, leading to a total of 360 plots over the agricultural area studied (i.e. 40 road-field boundaries × 3 elements × 3 replicate plots, see Chaudron et al., 2016b for details). To avoid simple pseudoreplication in subsequent statistical analyses, the values of the three adjoining plots per element were averaged.

Vascular plant species were identified in each plot and abundance estimated on 2 m² using six classes, based on the scale of Barralis (1976). We generalised this scale proposed primarily to describe weed flora in arable fields to describe the different elements of the road-field boundary by counting ramets as follows: ‘+’ corresponds to one ramet in the 2 m²; ‘1’ 2-10 ramets per 2 m²; ‘2’ 11-25 ramets per 2 m²; ‘3’ 26-50 ramets per 2 m²; ‘4’ 51-75 ramets per 2 m²; ‘5’ > 75 ramets per 2 m² (see Chaudron et al., 2016b). The average abundance classes of each species per element was computed, rounded to the nearest whole number and

transformed into ramet density by using the mean value of the abundance classes, i.e. 1, 6, 18, 38, 63 and 88 ramets on average, respectively (Chaudron et al., 2016b).

2.2.3 Functional traits and types

Seven stable functional traits and types known to be influenced by road-field boundary elements and/or management practices were chosen and extracted from different relevant databases, i.e. Raunkiaer's plant life forms, Grime's CSR strategies, Ellenberg's ecological indicator value for light and nutrients, seed spatial dispersal strategies, onset of flowering and plant classes, i.e. the distinction between grass and broadleaf species (Tableau 13). The terms functional traits and functional types are used to distinguish respectively between (i) any morphological, physiological or phenological characteristic measurable at the individual level that contribute to the fitness either directly or indirectly (Violle et al., 2007) and (ii) other characteristics not measurable at the individual level that cannot be considered as traits sensu Violle et al. (2007). Nevertheless, these characteristics synthesise relevant information on plant ecology by summarising an ecological strategy of a species – Grime's CSR strategies – or the optimal response of a species along an environmental gradient – Ellenberg's ecological indicators. It should be noted that preliminary analyses had shown that other stable functional traits and types – such as the reproduction type – appeared never significant in all subsequent statistical analyses, therefore the results of analyses including these variables have not been shown in the following of the study.

2.2.4 Management practices

To identify management practices made on road-field boundary elements, we interviewed both farmers and the supervisor of local authority employees (see Chaudron et al., 2016b for details). For the farmers, information on usual management practices was obtained for 35 field margins and their adjacent berms and embankments, i.e. 86% of the farmers. The berm mowing management was described by one cut in early summer (eS) or in late summer (lS), or at least two cuts during summer ($\geq 2C$); the embankment management was characterised by the total number of mowing and by the potential herbicide application on this element (Appendix A adapted from Chaudron et al., 2016b). On both berm and embankment, local authority employees and farmers never removed the biomass after mowing. The field margin management was described by the herbicide treatment frequency index (HTFI, OECD, 2001) and the nitrogen supply rate (N, Appendix A adapted from Chaudron et al., 2016b).

2.2.5 Statistical analyses

2.2.5.1 Differences in taxonomic and functional diversity between road-field elements

The taxonomic diversity of each road-field boundary element was analysed in terms of species richness and species evenness (Hill, 1973). Statistical differences in taxonomic diversity between elements were quantified based on generalised linear mixed models with Poisson distribution for species richness and linear mixed models for species evenness, considering a random intercept ‘landscape context’ effect (see Chaudron et al., 2016b for details). We compared taxonomic indices between elements by using a multiple comparison of means with Tukey contrasts and a sequential Bonferroni Holm adjustment (Holm, 1979).

The functional diversity between road-field elements was described using the community-level weighted mean for quantitative traits (CWM, Garnier et al., 2004) or the proportion of the dominant class weighted by the relative abundance of species for qualitative traits. We chose to focus on the dominant class – considering the three elements together – to avoid assessing several significant trends in the following analyses due to logical correlations between multiple classes for a same qualitative trait. Comparisons of functional diversity between the three road-field elements were made using linear mixed models (LMM), including the type of element as fixed effect and the ‘landscape context’ as a random intercept effect ($n = 120$). Up to six influential points were identified using Cook’s distance, leading to their withdrawal. Homogeneity of variances and normality of the residuals were met, using Bartlett test and Shapiro-Wilk test, respectively. A likelihood-ratio test based on the χ^2 distribution was first used to assess the statistical significance of the element in the model, after applying sum to zero contrasts. Tukey contrasts for multiple comparisons of means after Holm adjustment (Holm, 1979) were then used to compare significant differences between pairs of elements.

2.2.5.2 Basic RLQ analyses to quantify relationships between element types or management practices and plant traits and types

RLQ analysis (referred to as basic RLQ, Dolédec et al., 1996) is a three-table ordination method linking a table of the sites described by environmental variables (i.e. the type of element and subsequently the management practices, R-table) to a table of species described by their traits and types (Q-table), by using a central contingency table describing species abundance per site (L-table) as a link. RLQ analysis aims identifying linear combinations of environmental variables (i.e. environmental characteristics of the sites studied) and

combinations of traits (i.e. trait syndrome) in order to maximise their squared cross-covariance (Dray et al., 2014).

To quantify relationships between element types and plant traits and types, the 40 road-field boundaries were considered, i.e. 40 sites \times 3 elements in total. The R-table contained only the type of element defined as a qualitative environmental variable, i.e. the berm, the embankment or the field margin. Moreover, species recorded only once were removed from the dataset, resulting in a L-table of dimension 120 \times 205, a Q-table of dimension 205 \times 7 and a R-table of dimension 120 \times 1.

To quantify relationships between management practices and plant traits and types within each element, the 35 road-field boundaries for which management practices were known were considered. The embankment mowing management (i.e. the number of cuts) as well as the HTFI and the nitrogen supply rate in field margin were defined as quantitative variables, while the berm mowing management (i.e. the frequency and/or the timing of mowing) and the application of herbicide on the embankment were considered as qualitative variables. For each element considered separately, the R-table consisted in a matrix of dimension 35 \times 5. Again, species recorded only once were removed from each dataset resulting in a L-table of dimension 35 \times 136 for the berm, 35 \times 136 for the embankment, and 35 \times 116 for the field margin. Hence the Q-Tables had dimension 136 \times 7 for the berm and the embankment, and 116 \times 7 for the field margin.

Prior to each RLQ analysis, an ordination method was applied on each table separately depending on the type of variable (Dray et al., 2014). A correspondence analysis (thereafter CA) was applied on each L-table after a log+1 transformation to improve the symmetry of the data (Wesuls et al., 2012). Hill and Smith ordinations – whose principal components are centred and normed vectors – were computed on each Q-table contained both qualitative and quantitative data (Hill and Smith, 1976). To quantify relationships between element types and plant traits and types, the R-table contained only the type of element defined as qualitative variable, therefore a multiple correspondence analysis (thereafter MCA) was computed (Tenenhaus and Young, 1985).

After computation of ordination methods on each table and for each issue separately, RLQ analysis used the site scores of the L-table – from the CA – as row weights in the ordination method of the R-table, while species scores of the L-table – again from the CA – were then used as row weights in the ordination method of the Q-table by applying two separate co-inertia analyses (Dolédec et al., 1996).

2.2.5.3 Partial RLQ analyses to quantify relationships between element types or management practices and plant traits and types

Given that vegetation surveys were conducted in two different landscape contexts, in order to remove confounding effects of potential environmental variations between these landscape contexts on trait syndromes, partial RLQ analyses were also performed, based on the same R-, L-, and Q-tables than those previously described. Compared to a basic RLQ analysis (Dolédec et al., 1996), a partial RLQ analysis included an additional covariable, here expressed as a vector of the sites ($n = 120$ or $n = 35$) – describing the landscape context (W-vector, Wesuls et al., 2012). Two regressions with the W-vector as explanatory vector and R-table and L-table as response tables were computed respectively. The residuals of these regressions are contained in two tables R_r and L_r , respectively (Wesuls et al., 2012). After applying a relevant ordination method on each table according to the type of variables as previously described, a basic RLQ is conducted as detailed above following a similar procedure with the R_r - and L_r -tables used instead of the original R- and L-tables. We thus linked the R_r -table – i.e. the sites described by environmental variables after removing the confounding variation in the R-table linked to the landscape context – to the original Q-table, using the central L_r -table as a link – i.e. the table describing species abundance per site after removing the confounding variation in the L-table linked to the landscape context (Wesuls et al., 2012). To summarise, this procedure integrate the landscape context as a partition into landscape contexts A and B, and allowed to remove the variation associated with these contexts (Wesuls et al., 2012). After comparisons of the results of basic RLQ and partial RLQ (Appendices B and C), the latter were retained to identify and quantify relationships between traits, environmental factors and partial RLQ axes, using the fourth-corner statistic (Legendre et al., 1997; Dray and Legendre, 2008).

2.2.5.4 Fourth-corner procedure on partial RLQ axes

In contrast to RLQ analysis, the fourth-corner method quantifies the statistical significance of a set of bivariate associations, i.e. between one environmental variable and one trait (Legendre et al., 1997, Dray and Legendre, 2008). In the context of partial RLQ analysis, after standardisation to mean 0 and variance 1 of the Q-table, environmental variables describing each site after removing the confounding variation linked to the landscape context (R_r -table) were tested against the species scores of the partial RLQ axes representing linear combinations of the traits (Wesuls et al., 2012). The correlations obtained represent a measure of the link between each environmental variable and trait variation across the landscape

context (Wesuls et al., 2012). In the same way, traits and types describing each species (Q-table) were tested against the sites scores of the partial RLQ axes representing linear combinations of the environmental variables after removing the confounding variation related to the landscape context (Wesuls et al., 2012). The correlations obtained represent a measure of the link between each trait or type and environmental variation across the landscape context. The significance of correlations between each environmental variable and partial RLQ axes and between each trait and partial RLQ axes was tested using permutation procedure based on a combination of two permutation models proposed by Legendre et al. (1997) to controlled the Type I error, i.e. permutation models 2 and 4, following the recommendations of Dray and Legendre (2008) (see Appendix D for details). We quantify the significance of each permutation procedure separately after 49 999 permutations using a two-tailed direct test with an alpha level of 2.5%. The combined P-values of these two models were corrected by using a FDR procedure for multiple comparisons and compared at $\alpha = 0.05$ (Verhoeven et al., 2005; Dray et al., 2014).

Fourth corner analysis required several methodological choices that may lead to over- or under-estimate the significance of the results, e.g. the number of variables tested, the number of levels of each qualitative variable, the combination of two permutation models for significance testing, the correction for multiple comparisons, etc. In this context, we based our choices on the most recent literature, and when several choices were proposed, we chose the conservative one. In addition, we frequently compared several choices to evaluate the importance of each alternative in the final statistical result.

All analyses were conducted using the R software version 3.0.2 (R Development Core Team, 2013). Taxonomic diversity indices were computed using the ‘vegan’ package (Oksanen et al., 2013), CWM indices using the ‘FD’ package (Laliberté et al., 2014), and mixed models performed with ‘lme4’ and ‘influence.ME’ packages (Nieuwenhuis et al., 2012; Bates et al., 2015). RLQ and fourth-corner analyses were conducted using the ‘ade4’ package (Dray et al., 2013).

2.3 Results

2.3.1 Differences in taxonomic and functional diversity between road-field elements

Among the 253 species identified in the 120 elements, berms contained 193 species, embankments 202 species and field margins 155 species. As shown in Chaudron et al. (2016b), species richness was significantly lower in field margins than in road verge elements (berm: 34.18 ± 9.82 , embankment: 35.78 ± 7.46 , field margin: 25.98 ± 7.58 ; mean \pm SD) while species evenness was comparable among elements (berm: 0.32 ± 0.07 , embankment: 0.31 ± 0.06 , field margin: 0.32 ± 0.10). The CWM of Ellenberg's ecological indicator value for nutrient and light were comparable between road-field elements, while the proportion of the dominant class per trait weighted by the relative abundance of species differed between two or three elements (Figure 20). The berms appeared dominated by grass, hemicryptophyte, competitive and zoochore species, these characteristics being much less pronounced on field margins, while embankments shown intermediate trends for all dominant classes, with the exception of species characterised by an onset of flowering in June, which were less dominant in this element compared with the two others (Figure 20).

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

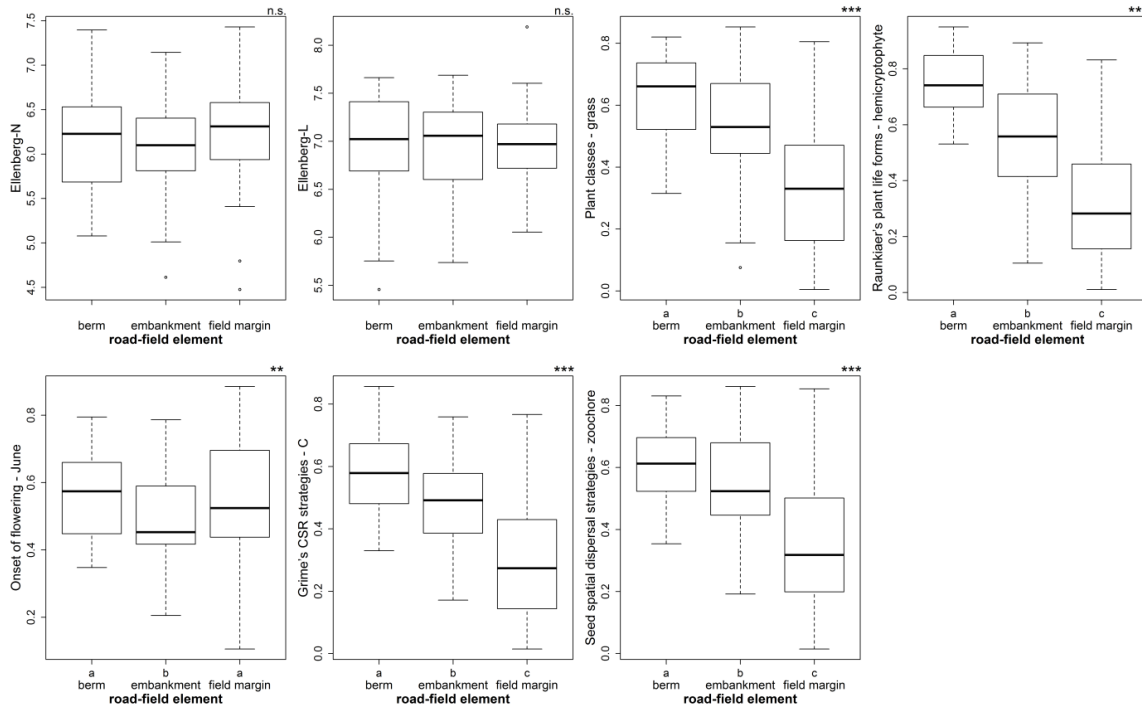


Figure 20 : Functional diversity metrics (i.e. CWM for quantitative traits or proportion of the dominant class weighted by the relative abundance of species for qualitative traits) split by road-field elements ($n = 120$), with results of likelihood-ratio test based on the χ^2 distribution (top right of each figure). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, n.s. non significant. Letters on the x-axis indicate significantly different values according to post-hoc Tukey contrasts for multiple comparisons of means after Holm adjustment. Influential points identified using Cook's distance have not been removed from the figure.

2.3.2 Relationships between element types and plant traits and types

The total co-inertia explained by the two axes of the partial RLQ was similar to the total co-inertia explained by the two axes of the basic RLQ (i.e. sum of eigenvalues = 22.4%, Appendix B). The first axis of both the basic RLQ and the partial RLQ explained 96% of the variance, demonstrating that removing the potential confounding variation of the landscape context did not influence these results. Moreover, the contribution of each road-field element to the total co-inertia is also very similar (Appendix B). In this context, we then only considered the results of the partial RLQ.

Based on this analysis, the field margin and the berm primarily contributed to the total inertia, while the embankment, only explained by the second axis of the partial RLQ, appeared much less informative (Appendix B). According to the fourth-corner statistic, the berm and the field margin were significantly correlated to the first axis (Pearson r statistics: Berm = 0.27, Field margin = - 0.29), while the embankment was significantly negatively correlated to the second axis ($r = - 0.08$). Considering the relationship between traits and

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

partial RLQ axes, major relationships were related to life forms, Grime's CSR strategies and plant classes, these three functional types being correlated with the first partial RLQ axis which represent linear combinations of berms and field margins after removing the confounding variation related to the landscape context (Figure 21). Hemicryptophyte, grass and competitive species showed significant positive correlations with the first axis, while therophyte, hemicryptophyte and therophyte, broadleaf, competitive-ruderal and ruderal species were negatively correlated with the first partial RLQ axis (Figure 21). No significant correlation was found between traits or types and the second axis of the partial RLQ.

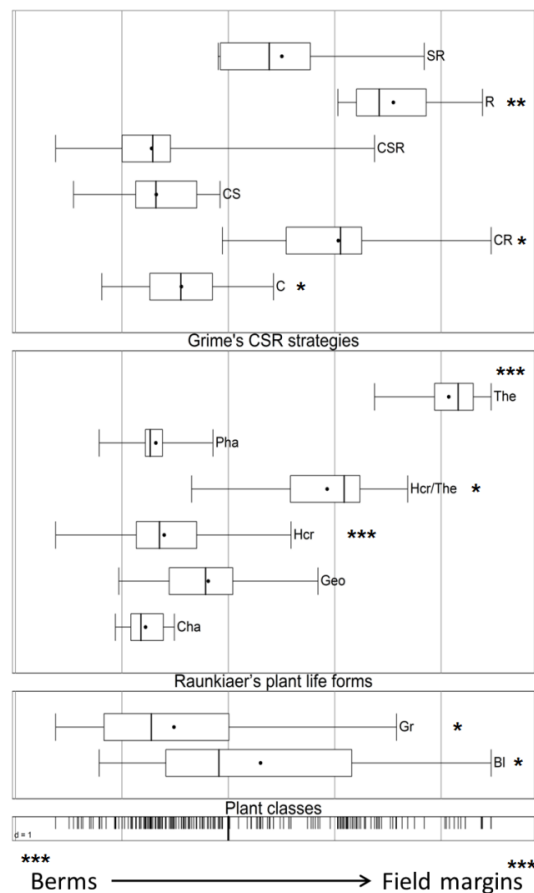


Figure 21 : Score of significant trait or type attributes on the first partial RLQ axis representing linear combinations of berms (negative correlation) and field margins (positive correlation). An arrow (bottom) indicates the position of berms and field margins on the first partial RLQ axis. Cha: chamaephyte, Geo: geophyte, Hcr: hemicryptophyte, Hcr/The: hemicryptophyte and therophyte species. Adjusted P-value based on combination of models 2 and 4 (fourth-corner statistic) and FDR procedure is specified, * $P_{adj.} < 0.05$, ** $P_{adj.} < 0.01$, *** $P_{adj.} < 0.001$ (n = 120).

2.3.3 Relationships between management practices and plant traits and types within each element

By studying each element separately, the total co-inertia explained by the partial RLQ was reduced compared with the basic RLQ for the three road-field elements (e.g. sum of eigenvalues for the berm: 0.170 for the partial RLQ compared to 0.282 for the basic RLQ, Appendix C). Moreover, the contribution of management practices to total co-inertia was also modified for each element. As an example, the timing of mowing of the berm appeared more explanatory in each partial RLQ compared with basic RLQ analyses (e.g. relative contribution of IS to total inertia of the berm: 27.81% compared with 18.49%, Appendix C), which was also observed, to a lesser extent, for the frequency of herbicide used in the field margin (Appendix C). In contrast, the management practices made on the embankment seemed less contribute to the total co-inertia (e.g. input of herbicide treatment: 3.89% for the partial RLQ of the berm compared with 16.41% for the basic RLQ, Appendix C). We then considered the results of the partial RLQ.

2.3.4 Management practices and plant traits and types responses within berms

Within berms, one early and one late mowing of the berm were the most important management practices which contributed to the total inertia of the partial RLQ (Appendix C). According to fourth-corner statistics, one early mowing was positively correlated to the first partial RLQ axis, while one late mowing was negatively correlated to the first partial RLQ axis (Tableau 14). Considering functional traits and types, Ellenberg's ecological indicator value for nutrient contributed predominantly to total inertia (20.44%, Tableau 15), and was negatively correlated to the first partial RLQ axis (Tableau 15).

2.3.5 Management practices and plant traits and types responses within embankments

Within embankments, HTFI in field margins and mowing practices of the berms were the most important management practices contributed to the total inertia of the partial RLQ (Appendix C). According to fourth-corner statistics, only some trends were observed ($P_{adj} = 0.07$), i.e. a positive correlation between HTFI and the first partial RLQ axis, a negative correlation between one late mowing and the second partial RLQ axis, and a positive correlation between a minimum of two cuts and the second partial RLQ axis (Tableau 14). Considering functional traits, grass and zoochore species contributed to 9.58% and 6.25% of

the total inertia and were significantly negatively correlated with the first partial RLQ axis (Tableau 15). In contrast, geophyte and broadleaf species contributed respectively to 9.16% and 6.48% of the total inertia and were positively correlated to the first partial RLQ axis (Tableau 15).

2.3.6 Management practices and plant traits and types responses within field margins

Within field margins, HTFI in field margins and mowing practices of the berms were also the most important management practices contributed to the total inertia of the partial RLQ (Appendix C). According to fourth-corner statistics, one late mowing of the berm was significantly positively correlated to the first partial RLQ axis, while a minimum of two cuts aimed to be negatively correlated to the first partial RLQ axis ($P_{\text{adj}} = 0.07$, Tableau 14). Moreover, HTFI in field margins was significantly positively correlated with the second partial RLQ axis, while one early mowing of the berm tended to be negatively correlated to the second partial RLQ axis ($P_{\text{adj}} = 0.07$, Tableau 14). Considering functional traits, Grime's competitive strategy contributed to 6.01% of the total inertia and was significantly positively correlated to the first partial RLQ axis, while ruderal strategy and species with an onset of flowering ranging between January and April had a contribution of 9.79% and 13.80% respectively and were negatively correlated to the first partial RLQ axis (Tableau 15). Moreover, grass and broadleaf species contributed to 8.48% and 3.36% of the total inertia and were respectively negatively and positively correlated to the second partial RLQ axis (Tableau 15). A negative correlation tended to occur between zoochore species and the second partial RLQ axis ($P_{\text{adj}} = 0.06$, Tableau 15).

Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur les communautés

Tableau 14 : Pearson r correlations of management practices to axes 1 and 2 of the partial RLQ according to the fourth-corner statistic investigated in each element (i.e. berm, embankment and field margin). Adjusted P-value based on combination of permutation models 2 and 4 and FDR procedure is specified, ' ' $P_{adj.} < 0.1$, * $P_{adj.} < 0.05$, *** $P_{adj.} < 0.001$ (n = 35 per element). eS : one cut in early summer, lS : one cut in late summer, $\geq 2C$: at least two cuts during summer.

Management practices	Categories or range of values	Berm		Embankment		Field margin	
		Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2	Axis 1	Axis 2
Berm mowing	eS	0.19***	-0.06	-0.12	0.01	-0.09	-0.12'.'
	lS	-0.19***	-0.07	0.11	-0.11'.'	0.21***	0.04
	$\geq 2C$	0.008	0.13'.'	0.01	0.11'.'	-0.13'.'	0.06
Embankment mowing	1-3	-0.06	0.09	-0.05	0.03	-0.07	0.01
Embankment herbicide treatment	no input	-0.09	0.02	0.03	-0.02	0.03	-0.004
	input	0.09	-0.02	-0.03	0.02	-0.03	0.004
Field herbicide treatment	1 - 3.5	-0.06	-0.02	0.14'.'	0.07	-0.06	0.14*
Field nitrogen fertilizer input	135 - 210	0.08	-0.01	-0.03	0.01	-0.04	-0.01

Tableau 15 : Percentage contribution to total inertia and Pearson r correlations of trait and types for axes 1 and 2 of the partial RLQ according to the fourth-corner statistic investigated in each element (i.e. berm, embankment and field margin). Adjusted P-value based on combination of permutation models 2 and 4 and FDR procedure is specified, ' ' $P_{adj.} < 0.1$, * $P_{adj.} < 0.05$ (n = 35 per element). See Tableau 13 for abbreviations of some qualitative traits or types.

Traits or types	Abbreviations	Relative contribution to total inertia (%)	Berm		Embankment		Field margin			
			Axis 1	Axis 2	Relative contribution to total inertia (%)	Axis 1	Axis 2	Relative contribution to total inertia (%)	Axis 1	Axis 2
Raunkiaer's plant life forms	Cha	0.45	-0.01	-0.004	0.42	0.002	-0.003	1.79	-0.03	-0.01
	Geo	8.04	-0.09	-0.02	9.16	0.10*	-0.03	2.83	0.06	-0.02
	Hcr	0.92	0.002	0.06	3.94	-0.08	-0.03	1.58	0.05	0.01
	Pha	0.53	0.01	0.01	1.64	-0.03	0.004	0.51	-0.003	0.002
	The	4.43	0.06	-0.03	7.93	0.08	-0.03	2.01	0.01	0.02
	Hcr/The	4.68	0.05	-0.05	2.53	0.004	0.06	3.56	-0.09	-0.01
Plant classes	Gr	3.54	-0.07	0.04	9.58	-0.11*	-0.05	8.48	0.02	-0.12*
	Bl	2.97	0.07	-0.04	6.48	0.11*	0.05	3.36	-0.02	0.12*
Seed spatial dispersal strategies	Anemochore	2.10	0.03	-0.04	3.59	0.06	-0.02	8.62	0.10	0.07
	Autochore	1.15	0.02	-0.02	0.96	0.01	0.03	0.90	-0.01	0.02
	Barochore	0.68	-0.01	0.02	3.22	0.06	0.01	2.19	-0.02	0.04
	Zoochore	0.57	-0.01	0.02	6.25	-0.10*	-0.02	8.33	-0.05	-0.11'.
Grime's CSR strategies	C	5.15	-0.10	-0.04	3.59	-0.01	-0.08	6.01	0.12*	-0.002
	CR	0.92	0.01	-0.03	1.25	0.03	-0.02	1.95	0.05	-0.02
	CS	10.96	0.09	0.06	3.58	-0.05	0.01	1.42	0.03	0.004
	CSR	3.74	-0.01	0.06	1.80	0.01	0.04	6.51	-0.10	0.02
	R	8.33	0.09	-0.03	7.12	0.03	0.09	9.79	-0.14*	0.01
	SR	7.87	0.07	-0.06	5.24	-0.02	0.04	2.61	-0.05	0.01
Onset of flowering	January to April	4.91	0.07	-0.01	7.32	-0.02	0.08	13.80	-0.15*	0.04
	May	0.43	0.01	-0.01	1.87	-0.02	0.01	1.48	-0.03	-0.01
	June	2.44	-0.07	-0.001	0.88	0.02	-0.01	1.20	0.04	-0.03
	July	1.65	0.03	0.01	3.32	0.01	-0.04	4.75	0.09	0.01
Ellenberg-L	-	3.09	-0.01	-0.05	3.07	0.005	-0.05	1.73	0.04	-0.01
Ellenberg-N	-	20.44	-0.13*	-0.06	5.28	0.05	-0.05	4.60	0.08	0.03

2.4 Discussion

2.4.1 Plant trait responses to the type of element in road-field boundaries

Functional responses differed mostly between berms and field margins, primarily in terms of Raunkiaer's plant life form, plant classes, seed dispersal and Grime's CSR strategies. For embankments located between these two elements, the functional composition shown intermediate pattern.

In agreement with previous studies, we found that berms were composed of hemicryptophyte, grass and competitive species (e.g. Šerá and Šerý, 2004; Šerá, 2008; Božena, 2010; Auestad et al., 2011). We hypothesised that berms should be dominated by moderately nitrophilous and light-demanding species. However, there was no substantial differences in Ellenberg's ecological indicator value among elements, potentially due to an absence of biomass removal after mowing leading to a larger amount of litter, thus increasing nutrients and reducing light availability within the vegetation cover (Facelli and Pickett, 1991; Schaffers et al., 1998). Moreover, in contrast with previous studies that highlighted that anemochore and exozoochore species are dominant in road verges (Šerá, 2008; Božena, 2010), in our environmental context, we observed a dominance of zoochore species particularly within berms, potentially because road verges can represent a refuge, an habitat and a corridor for animals in agricultural landscapes (De Redon de Colombier et al., 2015).

In accordance with previous studies in different environmental contexts, field margins were mainly composed of therophyte, hemicryptophyte and therophyte, CR and R species (e.g. Lososová et al., 2006; Lososová et al., 2008; Cordeau et al., 2012).

Interestingly, the functional composition of embankments has shown intermediate pattern in terms of dominance of grass, hemicryptophyte, competitive and zoochore species, suggesting that functional strategies dominating both berms and field margins co-occurred in this element located between two distinct habitats, although its management regime was much more comparable with berm. However, this persistence of species with clearly distinct ecological strategies within a same perennial element could be due to intermediate type and intensity of effective management practices, mixing mowing regime with intentional or unintentional agrochemical treatments.

2.4.2 Plant trait responses to management practices in each road-field element

Somewhat surprisingly, management practices made on embankments had no influence on the functional composition of the road-field boundary elements. On the contrary, the timing of mowing of the berm appeared the most influential management practice of the functional composition of road-field elements, favouring nitrophilous species within berms and competitive species in adjacent field margins. Indeed, a late mowing is well-known to promote taller species (Hellstrom et al., 2006; Valtonen et al., 2006; Jantunen et al., 2007) investing more aboveground biomass into supporting tissues. This important biomass production, combined with no removal after mowing, must have increased the level of nutrients in the soil (Facelli and Pickett, 1991; Schaffers et al., 1998), thus promoting nitrophilous species within berms. Moreover, both one late mowing and a minimum of two cuts of berms influenced the functional composition of plant communities within adjacent field margins. Competitive species appeared promoted by one late mowing of the berms. These biennial and perennial species, characterised by taller and denser canopy as well as important extensions of their root architectures (Grime, 1977), often predominated within herbaceous boundaries (Cordeau et al., 2012). Some of these species can be particularly favoured within resource-rich herbaceous boundaries (e.g. *Cirsium arvense*, *Elytrigia repens*, De Cauwer et al., 2008) and are known to disperse in the adjacent arable field (Blumenthal and Jordan, 2001). For instance, *C. arvense* was more abundant in field margins when berms were mown later (Chaudron et al., 2016b), while *Dactylis glomerata* could potentially disperse more seeds from berms mown later to field margins in our environmental context (Chaudron et al., 2016a). In contrast, when a minimum of two cuts were made on berms, ruderal species beginning to flower early tended to be promoted within field margins. These annual environmentally-independent emerging weeds showed a fast-growing typical strategy of dominant weeds of arable fields (Marshall, 1989; Cordeau et al., 2012).

Beyond mowing regime of the berm, the intensity of herbicide treatment in field margins influenced the functional composition of plant communities within field margins and, to a lesser extent, within embankments. On these two elements, broadleaf species were positively associated with an increase of herbicide treatment used in arable fields, suggesting that most farmers applied selective herbicides with a narrow spectrum of action to control several major weed species of the Poaceae family, such as *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua*, *Lolium multiflorum*, favoured by winter crop sequences dominated by winter wheat (35%), winter oilseed rape (15%) and winter barley (10%) in our agricultural area. In agreement with

previous studies (e.g. Kleijn and Snoeijs, 1997; de Snoo and van der Poll, 1999; de Jong et al., 2008), our results support the idea that herbicide drift occurred within embankments, leading to a partially similar functional response compared with adjacent arable field margins.

2.5 Conclusion

We investigated the influence of road-field elements and management practices on the functional plant assemblages of road-field boundaries. Functional responses differed mostly between berms dominated by grass hemicryptophyte competitive species and field margins dominated by broadleaf therophyte ruderal species, while embankments shown intermediate composition. Whereas management practices made on embankments did not influence the functional composition of elements, an increase in herbicide treatment frequency in field margins promoted broadleaf species in field margins and embankments. To limit potential herbicide drifts from arable fields to embankments, the creation of buffer zones along crop edges could be a solution, as previously demonstrated in other environmental context (de Snoo and de Wit, 1998).

We also found that a late mowing of the berm favoured nitrophilous species within berms and more competitive species in adjacent field margins, usually rather dominated by ruderal species. The promotion of competitive species at the expense of ruderal ones in field margins when berms are mown later may represent a new challenge for farmers, especially when some competitive species represent noxious weeds. In addition, we observed that a minimum of two cuts made on the berm seemed rather promote the annual ruderal ecological strategy within field margins. These two results then suggest that the mowing regime of the berm could be a major driver of the functional composition of field margins. Our study thus highlighted the need to consider potential impact of the implementation of management programs of road verges on arable field weed flora. On this context, to reduce potential dispersal of competitive weeds from road verges to field margins, an agroecological solution could be the establishment of sown strips between arable fields and embankments, as previously demonstrated in other environmental context (Cordeau et al., 2012). Moreover, a decision support tool advising the beginning of seed set periods of the main noxious weeds after taking into account soil types and daily weather conditions could also allow managers organising their mowing schedules in order to maximise ecosystem services while controlling the seed spread of noxious weeds from road verges to arable fields.

Acknowledgements

This study was funded by the Région Centre Council and approved by Vegepolys. We thank L. Villemey and F. Botté for their help in the field survey; F. Rongère, Master's student in Agronomy, for her help during interviews; farmers and L. Ridey for information about their management practices and allowing us to work on their land; D. Wesuls and S. Dray for advices on statistical methods.

Appendices. Supplementary data

Appendix A. Management practices carried out by local authority employees and farmers on each element constituting road-field boundaries (Table adapted from Chaudron et al., 2016b).

Appendix B. Comparison of basic RLQ and partial RLQ analyses to quantify relationships between road-field elements (i.e. the berm, the embankment and the field margin) and plant traits and types.

Appendix C. Comparison of basic RLQ and partial RLQ analyses to quantify relationships between management practices and plant traits and types within each element (i.e. the berm, the embankment and the field margin).

Appendix D. Permutation procedure used in fourth-corner method.

References

- Auestad, I., Rydgren, K., Austad, I., 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Annales Botanici Fennici* 48, 289-303.
- Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles; Application à la Côte d'Or. In: COLUMA, P., FR (Ed.) 5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaise Herbes. INRA, Dijon, FR, Dijon, pp. 59-68.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Grothendieck, G., 2015. lme4: Linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4, R package version 1.1-8.
- Benvenuti, S., 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management* 7, 141-157.
- Blumenthal, D., Jordan, N., 2001. Weeds in field margins: a spatially explicit simulation analysis of Canada thistle population dynamics. *Weed Science* 49, 509-519.
- Bozena, Š., 2010. Road-side herbaceous vegetation: life history groups and habitat preferences. *Polish Journal of Ecology* 58, 69-79.
- Carlen, C., Darbellay, C., Gex, P., 1998. Effets à long terme de la fumure et de la fréquence des coupes sur une prairie permanente en montagne AMTRA, Nyon, Suisse.
- Chaudron, C., Chauvel, B., Isselin-Nondedeu, F., 2016a. Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 232, 218-226.
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., Di Pietro, F., 2016b. Influence of management practices on plant assemblages of road-field boundaries in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 19, 644-654.
- Coffin, A.W., 2007. From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15, 396-406.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2012. The impact of sown grass strips on the spatial distribution of weed species in adjacent boundaries and arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 155, 35-40.
- De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I., Milbau, A., 2008. Management of newly established field margins on nutrient-rich soil to reduce weed spread and seed rain into adjacent crops. *Weed Research* 48, 102-112.
- de Jong, F.M.W., de Snoo, G.R., van de Zande, J.C., 2008. Estimated nationwide effects of pesticide spray drift on terrestrial habitats in the Netherlands. *Journal of Environmental Management* 86, 721-730.
- de la Riva, E.G., Casado, M.A., Jiménez, M.D., Mola, I., Costa-Tenorio, M., Balaguer, L., 2011. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain. *J. Veg. Sci.* 22, 292-302.
- de Redon de Colombier, L., 2008. Intérêts écologiques des bords de route en milieu agricole intensif. Thèse de doctorat. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, FR.
- De Redon de Colombier, L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O., Kerbiriou, C., 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? *Acta Oecologica* 62, 58-65.
- de Snoo, G.R., de Wit, P.J., 1998. Buffer zones for reducing pesticide drift to ditches and risks to aquatic organisms. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 41, 112-118.
- de Snoo, G.R., Van der Poll, R.J., 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73, 1-6.

- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C., Champely, S., 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environ. Ecol. Stat.* 3, 143-166.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S., ter Braak, C.J., 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95, 14-21.
- Dray, S., Dufour, A.-B., Thioulouse, J., 2013. Analysis of ecological data: Exploratory and euclidean methods in environmental sciences version 1.6-2.
- Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T., 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57, 1-32.
- Forman, R.T., Alexander, L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual review of ecology and systematics*, 207-C202.
- Freemark, K., Boutin, C., 1995. Impacts of agricultural herbicide use on terrestrial wildlife in temperate landscapes: a review with special reference to North America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52, 67-91.
- Fried, G., Kazakou, E., Gaba, S., 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, ecosystems & environment* 158, 147-155.
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B., Navas, M.-L., 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for sustainable development* 34, 103-119.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist*, 1169-1194.
- Gunton, R.M., Petit, S., Gaba, S., 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *J. Veg. Sci.* 22, 541-550.
- Hellstrom, K., Huhta, A.P., Rautio, P., Tuomi, J., 2006. Search for optimal mowing regime - slow community change in a restoration trial in northern Finland. *Annales Botanici Fennici* 43, 338-348.
- Hill, M., Smith, A., 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, 249-255.
- Hill, M.O., 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54, 427-432.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B., Bunce, R.G.H., 1999. Technical annex—Ellenberg's indicator values for British plants. *ECOFAC*T, England.
- Holm, S., 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6, 65-70.
- Hovd, H., Skogen, A., 2005. Plant species in arable field margins and road verges of central Norway. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110, 257-265.
- Huijser, M.P., Clevenger, A.P., 2006. Habitat and corridor function of rights-of-way. In: Davenport, J., Davenport, J.L. (Eds.), *The ecology of transportation: managing mobility for the environment*. Springer, Netherlands, pp. 233-254.
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., Saarnio, S., 2006. Grassland vegetation along roads differing in size and traffic density. *Annales Botanici Fennici*. JSTOR, pp. 107-117.
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., Saarnio, S., 2007. Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied Vegetation Science* 10, 285-292.

- Jauzein, P., 1995. Flore des champs cultivés. Sopra-INRA, Paris, FR.
- José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Armengot, L., Sans, F.X., 2011. How does agricultural intensification modulate changes in plant community composition? *Agriculture, ecosystems & environment* 145, 77-84.
- Julve, P., 1998. baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France.
- Kahmen, S., Poschlod, P., 2008. Effects of grassland management on plant functional trait composition. *Agriculture, ecosystems & environment* 128, 137-145.
- Kahmen, S., Poschlod, P., Schreiber, K.-F., 2002. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation* 104, 319-328.
- Karim, M.N., Mallik, A.U., 2008. Roadside revegetation by native plants: I. Roadside microhabitats, floristic zonation and species traits. *Ecological Engineering* 32, 222-237.
- Kleijn, D., Snoeijs, G.I.J., 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology* 34, 1413-1425.
- Kleijn, D., van der Voort, L.A.C., 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation* 81, 57-67.
- Kleijn, D., Verbeek, M., 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology* 37, 256-266.
<http://www2.ufz.de/biolflor/index.jsp> Klotz, S., Kühn, I., Durka, W.
- Köhler, B., 2001. Mechanisms and extent of vegetation changes in differently managed limestone grasslands. PhD Thesis. ETH Zürich.
- Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P.J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A., Ryser, P., 2005. Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7, 51-67.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B., Laliberté, M.E., 2014. Package 'FD'. Version 1, 12.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F., Burel, F., 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: a large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 143-150.
- Legendre, P., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M.L., 1997. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78, 547-562.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., 2008. Plant attributes determining the regional abundance of weeds on central European arable land. *Journal of Biogeography* 35, 177-187.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., Hájek, O., Horáková, V., Pyšek, P., Tichý, L., 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8, 69-81.
- Marshall, E., Mooney, A., 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89, 5-21.
- Marshall, E.J.P., 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *Journal of Applied Ecology* 26, 247-257.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21, 178-185.
- Mignolet, C., Schott, C., Benoît, M., 2007. Spatial dynamics of farming practices in the Seine basin: Methods for agronomic approaches on a regional scale. *Sci. Total Environ.* 375, 13-32.

Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 167-177.

Nieuwenhuis, R., te Grotenhuis, H., Pelzer, B., 2012. Influence. ME: tools for detecting influential data in mixed effects models.

Noordijk, J., Delille, K., Schaffers, A.P., Sýkora, K.V., 2009. Optimizing grassland management for flower-visiting insects in roadside verges. *Biological Conservation* 142, 2097-2103.

OECD, 2001. Environmental Indicators for Agriculture. OECD Publishing, Paris, FR, p. 416.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. Vegan: Community ecology package, R package version 2.0-10.

Pakeman, R.J., Lepš, J., Kleyer, M., Lavorel, S., Garnier, E., 2009. Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *J. Veg. Sci.* 20, 148-159.

Parr, T., Way, J., 1988. Management of roadside vegetation: the long-term effects of cutting. *Journal of Applied Ecology* 25, 1073-1087.

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 Botanica Gallica* 161, 243-252.

Perronne, R., Le Corre, V., Bretagnolle, V., Gaba, S., 2015. Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields. *J. Veg. Sci.* 26, 348-359.

Persson, T.S., 1995. Management of roadside verges: vegetation changes and species diversity. Ph.D. thesis. Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, SE.

<http://eflorasys.univ-lorraine.fr/index.php/fr/species/index> Plantureux, S., Amiaud, B.

R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

Richner, N., Holderegger, R., Linder, H., Walter, T., 2015. Reviewing change in the arable flora of Europe: a meta-analysis. *Weed Research* 55, 1-13.

Robinson, R.A., Sutherland, W.J., 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of applied Ecology* 39, 157-176.

Römermann, C., Bernhardt-Römermann, M., Kleyer, M., Poschlod, P., 2009. Substitutes for grazing in semi-natural grasslands—do mowing or mulching represent valuable alternatives to maintain vegetation structure? *J. Veg. Sci.* 20, 1086-1098.

Schaffers, A., Vasseur, M., Sýkora, K., 1998. Effects of delayed hay removal on the nutrient balance of roadside plant communities. *Journal of Applied Ecology* 35, 349-364.

Schippers, P., Snoeiijing, I., Kropff, M.J., 1999. Competition under high and low nutrient levels among three grassland species occupying different positions in a successional sequence. *New Phytologist* 143, 547-559.

Šerá, B., 2008. Road vegetation in Central Europe—an example from the Czech Republic. *Biologia* 63, 1085-1088.

Šerá, B., Šerý, M., 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobotanica* 39, 27-40.

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91, 22-46.

Storkey, J., 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46, 513-522.

- Storkey, J., Moss, S.R., Cussans, J.W., 2010. Using Assembly Theory to Explain Changes in a Weed Flora in Response to Agricultural Intensification. *Weed Science* 58, 39-46.
- Tanghe, M., Godefroid, S., 2000. Road verge grasslands in southern Belgium and their conservation value. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 45, 147-163.
- Tela-Botanica. <http://www.tela-botanica.org/site:botanique> (31st Jan. 2016).
- Tenenhaus, M., Young, F.W., 1985. An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis and other methods for quantifying categorical multivariate data. *psychometrika* 50, 91-119.
- Theaker, A.J., Boatman, N.D., Froud-Williams, R.J., 1995. Variation in *Bromus sterilis* on farmland: evidence for the origin of field infestations. *Journal of Applied Ecology* 32, 47-55.
- Tilman, D., 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74, 2179-2191.
- Tognetti, P.M., Chaneton, E.J., 2015. Community disassembly and invasion of remnant native grasslands under fluctuating resource supply. *Journal of Applied Ecology* 52, 119-128.
- Truscott, A.M., Palmer, S.C.F., McGowan, G.M., Cape, J.N., Smart, S., 2005. Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. *Environmental Pollution* 136, 109-118.
- Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J., 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal biodiversity and conservation* 29, 133-148.
- Verhoeven, K.J., Simonsen, K.L., McIntyre, L.M., 2005. Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos* 108, 643-647.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E., 2007. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* 116, 882-892.
- Way, J.M., 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. *Biological Conservation* 12, 65-74.
- Wesuls, D., Oldeland, J., Dray, S., 2012. Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *J. Veg. Sci.* 23, 98-113.
- Xiao, Y., Mignolet, C., Mari, J.-F., Benoît, M., 2015. Characterizing historical (1992–2010) transitions between grassland and cropland in mainland France through mining land-cover survey data. *Journal of Integrative Agriculture* 14, 1511-1523.
- Yin, L., Cai, Z., Zhong, W., 2005. Changes in weed composition of winter wheat crops due to long-term fertilization. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107, 181-186.
- Yin, L., Cai, Z., Zhong, W., 2006. Changes in weed community diversity of maize crops due to long-term fertilization. *Crop Protect.* 25, 910-914.
- Zwaenepoel, A., Roovers, P., Hermy, M., 2006. Motor vehicles as vectors of plant species from road verges in a suburban environment. *Basic and Applied Ecology* 7, 83-93.

Appendix A. Management practices carried out by local authority employees and farmers on each element constituting road-field boundaries (Table adapted from Chaudron et al., 2016). The number of road-field boundaries is specified for levels of qualitative variables and the mean and standard deviation (SD) are indicated for quantitative variables. A dot indicates that no herbicide treatment is carried out on embankment.

Element	Management practices	Levels or range of values	Actors	Number of road-field boundaries or mean \pm SD
Berm	Mowing	eS: 1 cut in early summer	Local authority	9
		lS: 1 cut in late summer	Local authority	13
		\geq 2C: a minimum of 2 cuts during the summer	Local authority and farmers	13
Embankment	Mowing	1-3: number of cuts per year	Local authority and farmers	2.09 \pm 0.7
	Herbicide treatment	0: no treatment	.	24
Field margin	Herbicide treatment	1: treatment	Farmers	11
		HTFI: herbicide treatment frequency index	Farmers	2 \pm 0.71
	Nitrogen fertilizer input	N: input in units of nitrogen per hectare	Farmers	176 \pm 20

Reference

Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., Di Pietro, F., 2016. Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science*, 19, 644-654.

Appendix B. Comparison of basic RLQ and partial RLQ analyses to quantify relationships between element types and plant traits and types. Sum of eigenvalues (sum of eig.) is specified in bracket. Eigenvalues, percentage of variance and cumulative percentage of variance explained by the first axes are indicated. The relative contribution of each element to the total inertia of basic and partial RLQ is given.

Basic RLQ (sum of eig.: 0.224)				Partial RLQ (sum of eig.: 0.224)		
Axis	Eigenvalue	%	Cum.%	Eigenvalue	%	Cum.%
1	0.215	96	96	0.215	96	96
2	0.009	4	100	0.009	4	100
Elements	Relative contribution to total inertia (%)			Relative contribution to total inertia (%)		
Berm	41.30			41.21		
Embankment	2.41			2.38		
Field margin	56.29			56.41		

Appendix C. Comparison of basic RLQ and partial RLQ analyses to quantify relationships between management practices and plant traits and types within each element (i.e. the berm, the embankment and the field margin). Sum of eigenvalues (sum of eig.) is specified in bracket. Eigenvalues, percentage of variance and cumulative percentage of variance explained by the first axes are indicated. The relative contribution of each management practices to the total inertia of basic and partial RLQ is given. eS : one cut in early summer, IS : one cut in late summer, $\geq 2C$: at least two cuts during summer, HTFI : herbicide treatment frequency index, N: nitrogen input.

		Berm					Embankment					Field margin							
		Basic RLQ (sum of eig.: 0.282)			Partial RLQ (sum of eig.: 0.170)			Basic RLQ (sum of eig.: 0.186)			Partial RLQ (sum of eig.: 0.132)			Basic RLQ (sum of eig.: 0.200)			Partial RLQ (sum of eig.: 0.179)		
Axis		Eig.	%	Cum. %	Eig.	%	Cum. %	Eig.	%	Cum. %	Eig.	%	Cum. %	Eig.	%	Cum. %	Eig.	%	Cum. %
1		0.206	72.97	72.97	0.115	67.79	67.79	0.096	51.79	51.79	0.068	51.53	51.53	0.085	42.35	42.35	0.099	54.94	54.94
2		0.054	19.12	92.09	0.036	21.26	89.05	0.049	26.48	78.27	0.037	27.96	79.49	0.049	24.31	66.66	0.049	27.13	82.07
3		0.012	4.22	96.31	0.011	6.30	95.35	0.024	12.78	91.05	0.015	11.34	90.83	0.046	22.98	89.64	0.014	7.56	89.62
Management practices	Categories or range of values	Relative contribution to total inertia (%)			Relative contribution to total inertia (%)			Relative contribution to total inertia (%)			Relative contribution to total inertia (%)			Relative contribution to total inertia (%)					
Berm mowing	eS	20.69			29.18			11.49			17.53			15.36					
	IS	18.49			27.81			13.66			18.80			19.63					
	$\geq 2C$	3.43			8.93			11.07			12.38			11.63					
Embankment mowing	1-3	14.45			11.32			11.02			10.35			10.58					
Embankment herbicide treatment	no input	9.04			2.14			7.06			1.39			6.80					
	input	16.41			3.89			12.58			2.47			13.04					
Field margin HTFI	1 - 3.5	6.24			8.89			28.35			32.87			18.52					
Field margin N	135 - 210	11.24			7.82			4.77			4.22			4.45					

Appendix D. Permutation procedure used in fourth-corner method.

The significance of correlations between each environmental variable and partial RLQ axes and between each trait and partial RLQ axes was tested using permutation procedure based on a combination of two permutation models proposed by Legendre et al. (1997) to controlled the Type I error, i.e. permutation models 2 and 4, following the recommendations of Dray and Legendre (2008). Model 2 permuted the site vectors at random in the L-table, which allowed to test if species assemblages are dependent on environmental characteristics of the sites where they are found (Legendre et al., 1997). Model 4 permuted the species vectors of the L-table and allowed to test whether the distribution of species is dependent on their traits (Legendre et al., 1997). The combination of these two permutation models allow testing the null hypothesis that at least one table (Rr- or Q-table) is not linked to L-table, i.e. no bivariate associations between one environmental variable and one trait. The alternative hypothesis assumed that both trait and environmental variable influence species distribution.

References

- Dray, S., Legendre, P., 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89, 3400-3412.
- Legendre, P., Galzin, R., Harmelin-Vivien, M.L., 1997. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78, 547-562

PARTIE 3 : INFLUENCE DES PRATIQUES DE FAUCHE SUR LA DISPERSION DES GRAINES



1 Influences de la fauche tardive sur la richesse spécifique de la végétation exprimée de la berme et sur la pluie de graines de l'interface route – champ cultivé

Résumé

Retarder la première date de fauche sur le bord de route est une pratique fréquente pour préserver ou améliorer la biodiversité. Bien que les effets de cette pratique sur la richesse spécifique végétale restent controversés, il a été démontré qu'elle permet à un plus grand nombre d'espèces de produire des graines. Tandis qu'une gestion intégrée de la flore adventice est actuellement encouragée dans les parcelles cultivées adjacentes aux bords de route, retarder le fauchage de ces bordures de champ peut être questionné, en particulier car la dispersion des graines des bords de route vers les parcelles cultivées peut être augmentée. Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est d'évaluer l'influence potentielle d'un retard de la première date de fauche des bermes sur (1) la richesse spécifique de la berme (BSV), (2) le nombre de graines et (3) la composition de la pluie de graines des bords de routes et des bords de champ adjacents. Dans ce but, nous avons étudié la végétation exprimée et la pluie de graines dans quatre zones, i.e. la berme, le talus, la zone entre le bourrelet de culture et le 1^{er} rang de culture, ainsi que les premiers mètres à partir du 1^{er} rang de culture, sur un total de 252 points d'échantillonnage. Nous avons tout d'abord analysé l'effet de la période de fauche (c'est-à-dire au début ou à la fin de l'été) sur la richesse spécifique de la BSV et de la pluie de graines de la berme. Ensuite, à chaque point d'échantillonnage des quatre zones, nous avons étudié les variations de (i) l'abondance des graines (i.e. le nombre de graines), (ii) la contribution de la BSV à chaque pluie de graines (i.e. indices de similarité de Sorensen et de dissimilarité de Bray-Curtis entre la BSV et chaque point d'échantillonnage) et (iii) l'abondance des graines des espèces les plus fréquemment observées au sein de la BSV.

Nos résultats ont montré que retarder la première fauche à la fin de l'été pendant quatre ans n'a eu aucun impact sur la richesse spécifique de la BSV, tandis que cette pratique a augmenté le nombre d'espèces et l'abondance des graines dans la pluie de graines de la berme. Nous avons également démontré que la BSV des bermes fauchées tardivement contribuait davantage à la pluie de graines de la berme que celle des bermes fauchées précocément. De plus, nos résultats suggèrent que par rapport à une fauche précoce, seule *Dactylis glomerata*, a

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

dispersé de manière significative plus de graines des bernes fauchées tardivement aux bords de champs. Concernant les espèces adventices les plus fréquemment observées dans la BSV, par exemple *Elytrigia repens*, *Arrhenatherum elatius* et *Convolvulus arvensis*, le nombre de graines piégées dans les bords de champs était faible excepté pour *A. elatius*. Enfin, dans notre contexte environnemental, un fauchage tardif reste inefficace pour promouvoir la richesse spécifique végétale des bernes, mais ne représente pas un facteur particulier de risque malherbologique en bords de champs.

Agriculture, Ecosystems and Environment 232 (2016) 218–226

Contents lists available at ScienceDirect

 **Agriculture, Ecosystems and Environment** 

journal homepage: www.elsevier.com/locate/agee

Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields  CrossMark

Clémence Chaudron^{a,*}, Bruno Chauvel^b, Francis Isselin-Nondedeu^a

^a Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 Avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France
^b INRA, UMR1347 Agroécologie, 17 rue de Sully, BP 86510, F-21065 Dijon Cedex, France

Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields

Authors' names and affiliations:

Clémence Chaudron^{1,*}, Bruno Chauvel², Francis Isselin-Nondedeu¹

¹Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

chaudron.c@gmail.com, francis.isselin@univ-tours.fr

²Inra, UMR1347 Agroécologie, 17 rue de Sully, BP 86510, F-21065 Dijon cedex, France
bruno.chauvel@dijon.inra.fr

*Corresponding author. Current address: Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France. Tel.: +33 2 47 36 70 92.

E-mail address: chaudron.c@gmail.com (C. Chaudron)

Abstract

Delaying the first date of mowing of road verges is frequently practised as a way of preserving or enhancing biodiversity. Although the effects of this management practice on plant species richness remains controversial, it has been demonstrated that it allows more species to set seed. While an integrated management of the weed flora is currently promoted in arable fields adjacent to road verges, delaying the mowing of these field boundaries can be questioned, especially because seed dispersal from road verges to arable fields through field margins can be increased. In this context, the study aimed to assess the potential influence of delaying the first date of mowing of berms on (1) the species richness of berm standing vegetation (BSV), (2) the number of seeds and (3) the composition of seed rains in road verges and adjacent arable fields. To this end, we surveyed the standing vegetation and seed rain in four areas, i.e. in the berm, embankment, crop edge and field margin from a total of 252 sampling points. First, we analysed the effect of the mowing period (i.e. early or late summer) on species richness of both BSV and berm seed rain. Then, at each sample point in the four areas, we studied the variation in (i) seed abundance (i.e. number of seeds), (ii) contribution of BSV to each seed rain (i.e. Sorensen's similarity and Bray-Curtis' dissimilarity indices between the BSV and each sample point) and (iii) seed abundance of the most frequent species recorded in BSV.

Our findings showed that delaying the first mowing to late summer for four years had no impact on the species richness of BSV, while it increased species number and abundance of seeds in the berm seed rain. We also demonstrated that BSV of the late mown berms

contributed more to the berm seed rain, than that of early mown berms. Moreover, our results suggest that compared to early mowing, only *Dactylis glomerata* dispersed more seeds from the late mown berms to field margins. Regarding the most frequent weed species observed in the BSV, for example *Elytrigia repens*, *Arrhenatherum elatius* and *Convolvulus arvensis*, the number of seeds trapped in field margins was low except for *A. elatius*. Finally, under our conditions, late mowing remained inefficient in promoting plant species richness on berms, but did not represent a particular factor of weed risk in field margins.

Keywords: Mowing regime; Berm; Embankment; Field; Standing vegetation; Seed dispersal

1.1 Introduction

Over the past century, the extension of road infrastructures and the increase in the area dedicated to arable fields have led to a loss of semi-natural habitats in agricultural landscapes (Coffin, 2007; Stoate et al., 2009). By contrast, road verges – i.e. the herbaceous boundary between the road and the arable field – represent remnants favourable for many plant species (Huijser and Clevenger, 2006). In recent years, management practices on road verges have been defined in order to conserve and promote biodiversity in agricultural landscapes (e.g. Way, 1977; Parr and Way, 1988; Persson, 1995; Valtonen et al., 2006; Jantunen et al., 2007; Auestad et al., 2011). However, beyond the potential role of road verges in preserving plant biodiversity, several arable weed species occur frequently in these field boundaries (Hovd and Skogen, 2005). Weeds generally refer to plant species growing in disturbed habitats and interfering with activities and welfare of man (Zimdahl, 2013). From an agricultural viewpoint, these plant species are particularly undesirable as they can compete with crop plants for nutrients, water and light, thus potentially affecting crop yield and quality of seed crops, and increasing protection costs (Zimdahl, 2013). Since some weeds occurring in field boundaries are able to colonise and reproduce within the cropped area (Marshall, 1989; Cordeau et al., 2012), management programs of road verges defined for conservation purposes may also be questioned as to their potential influence on weed dispersal in adjacent arable fields, particularly in the context of the current management strategy for arable fields aimed at reducing herbicide use (Blackshaw et al., 2006; Chikowo et al., 2009).

Management programs of road verges vegetation in some French regions currently involve delaying until late summer the first mowing of the berm, i.e. the area of the road verge located between the safety zone and the ditch (Figure 22a). A number of studies have demonstrated

that impacts on plant diversity can be contrasting depending on the mowing period. Indeed, based on a meta-analysis of mowing practices on meadows, Humbert et al. (2012) highlighted that species richness could be enhanced when the first mowing was delayed from spring to summer while unchanged or reduced when delayed from summer to autumn or from early summer to late summer. In two studies conducted in Finland (Valtonen et al., 2006) and the United Kingdom (Parr and Way, 1988), no change in plant species richness was observed when road verge cutting was delayed by around one month in summer.

Delaying mowing also allows several plant species to complete their life cycle (Jantunen et al., 2007). In particular, it has been demonstrated that it can increase the number of species setting seed (Leng et al., 2011) and the number of seeds produced according to the delay of mowing and the species considered (Smith and Jones, 1991; Smith et al., 1996b; Lennartsson and Oostermeijer, 2001). In this way, delaying mowing may increase the number of seeds in the berm seed rain but could also promote weed dispersal in adjacent arable fields.

Seed dispersal – i.e. the movement of seeds away from their parent plants – is a complex process which occurs over time through the longevity of seeds in the soil seed bank, and also over space, potentially over long distances (Nathan and Muller-Landau, 2000). Humans also contribute to this process, for example, seed dispersal along roads over long distances can occur due to seeds being transported by vehicles (Von der Lippe and Kowarik, 2007). Seed dispersal in space is an important factor for weed population dynamics both within and between arable fields, potentially facilitating weed spread at various spatial scales (i.e. from the field to the landscape scale, Petit et al., 2013).

De Cauwer et al. (2008) reported that seed dispersal from a herbaceous boundary into a cultivated field decreased with increasing distance into the field. Based on the few studies which have investigated weed seed dispersal from boundary to arable field, only a few seeds seem able to spread to more than three or four meters into the field margin (Rew et al., 1996; De Cauwer et al., 2008). Nevertheless, for conservation purposes, other studies have demonstrated that mowing practices can increase opportunities for seed dispersal of some species (Coulson et al., 2001; Leng et al., 2011). In this way, while road verge management is established to preserve plant diversity, it may potentially conflict with an integrated management of the weed flora in adjacent arable fields. However, to our knowledge, the influence of delaying the first berm mowing on seed dispersal from berms to adjacent arable fields has not been considered to date.

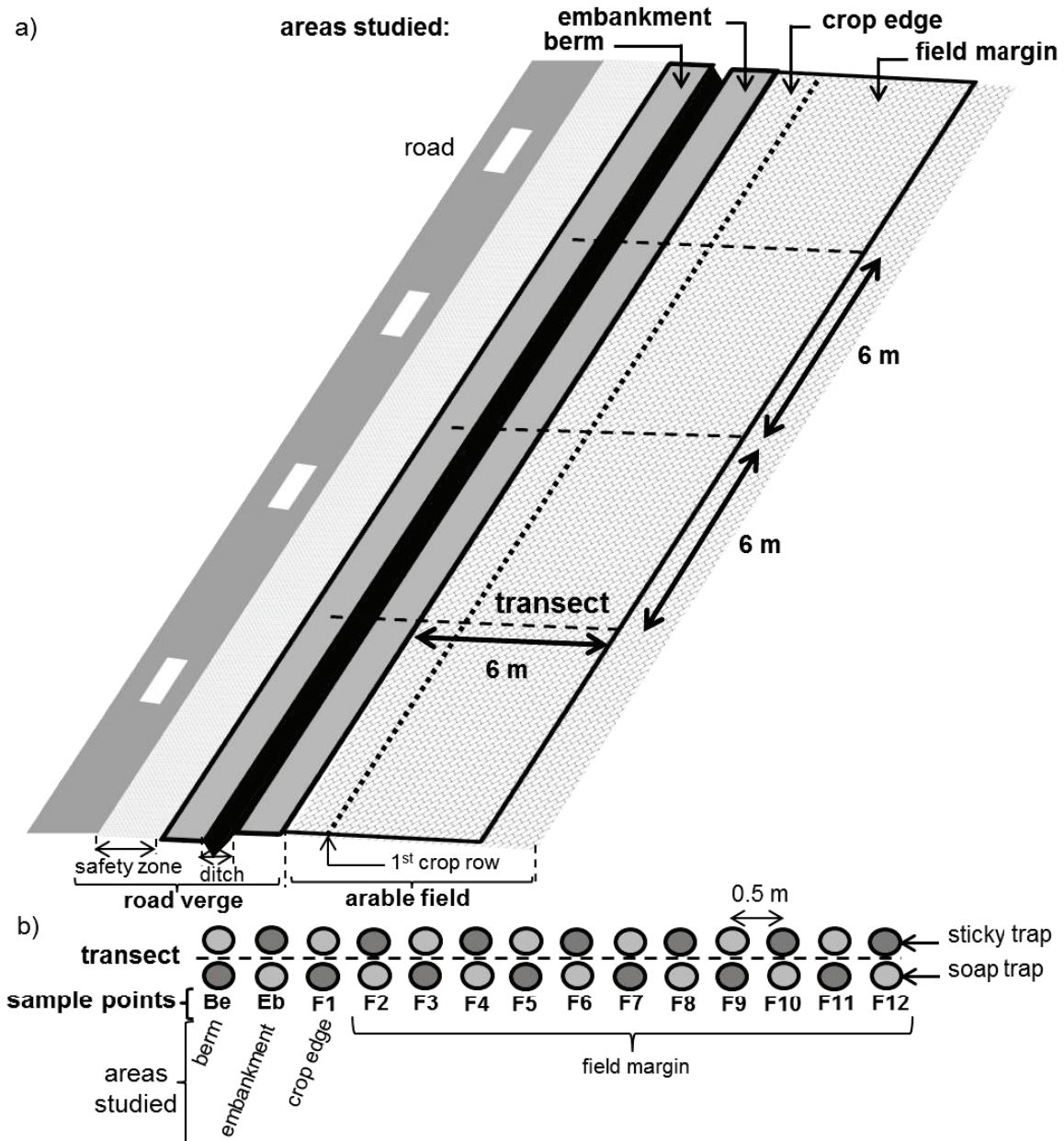


Figure 22 : Areas studied and sampling design used, a) position of the three transects from the berm, to the field margin b) focus on one transect with sample points in the four areas, from left to right: berm (Be), embankment (Eb), crop edge (F1) and field margin (F2 to F12).

The aim of this study was to assess the effects of delayed mowing of berms on (1) the species richness of berm standing vegetation (BSV), (2) the number of seeds and (3) the composition of seed rains. We hypothesised that delaying the first mowing from early to late summer should not impact greatly the species richness of the berm standing vegetation. In addition, we postulated that late mowing would increase species number and abundance of seeds in the berm seed rain, and could enhance dispersal from berm to adjacent field margins

of weed seeds. For each species, we specified their status as an agricultural weed and their life-form. Indeed, it has been demonstrated that therophyte species, which reproduce and disperse only by seed (Raunkiaer, 1934), are especially favoured by disturbances (Pedley and Dolman, 2014).

1.2 Material and Methods

1.2.1 Study sites

The experiment was conducted in Central-western France, in the Région Centre (Indre-et-Loire department; 47°6'N, 1°7'E; Appendix A), where normal average annual rainfall is 695.6 mm, minimum mean temperature is 1.9°C in February and maximum mean temperature is 25.5°C in July (Météo France database) . Temperature conditions during the study year in 2013 followed the same fluctuations as usual, while there was a greater fluctuation in rainfall than usual, particularly over the study months (Appendix B). During the sampling period, rainfall in May was higher than usual (91.6 mm compared to an average of 62.3 mm during the period 1981 – 2010, Appendix B) and then decreased until August (23.4 mm in 2013 and 42.5 mm on average during the period 1981 - 2010, Appendix B). Prevailing winds in the study area were from the west.

The study area included six road verges and six adjacent arable fields sown with winter wheat or barley and managed similarly in terms of soil tillage and input. Three road verges were located on the north north-east of the field and the other three on the south south-west (see Appendix A for details). All the sites were characterised by cambisols and lightly leached cambisols (Chambre d'Agriculture d'Indre et Loire, 1986). On each site, four areas were studied (Figure 22a), i.e. the berm, the embankment, the crop edge (i.e. the tilled zone between the boundary and the first crop row, Cordeau et al., 2011) and the first metres into the field margin (i.e. the first metres in the field from the first crop row, Cordeau et al., 2011). Berms were always wider than embankments (mean 1.95 ± 0.73 (SD) and 0.83 ± 0.46 m respectively) and these two areas consisted of naturally growing plants which had not been sown. All the berms were mown by local authority agents, three of them in early summer (i.e. in July during week 27 or 28) and the other three in late summer (i.e. in September during week 39 or 40) for four years. All embankments were mown only once a year in winter. On both berms and embankments mowing practices did not include removal of the biomass. In France and particularly in several of the French departments in the Région Centre, it is

common practice to apply a different mowing regime to the berm than to the embankment without removal of the biomass from either (ADSTD et al., 2009; Association Hommes et Territoires, 2011). Similarly, variability in mowing frequency and timing on different parts of the verge, as well as an absence of biomass removal is also practised in Finland (Valtonen et al., 2006).

1.2.2 Sampling design

On each site, three transects were positioned perpendicular to the berm and stretched 6 m into the field. The three transects were placed 6 m apart (Figure 22a) as most herbaceous and anemochorous species disperse only a few metres from the parent plants (Verkaar et al., 1983; Czarnecka, 2004), thus creating transects with enough degree of independence. Fourteen sample points were positioned regularly every 0.5 m along each transect and resulting in a total of 252 sample points over the study area (6 sites \times 3 transects \times 14 sample points).

On each transect, the first sample point was located in the berm area (Be), the second on the embankment (Eb), the third in the crop edge (F1) and the other 11 in the field margin area (F2 to F12) (see Figure 22b for details).

1.2.3 Seed rain

Seed rain was measured from 3 May to 13 August 2013, i.e. prior to the start of crop harvest and prior to the mowing period in late summer. During 2013, the flowering period of herbaceous species ranged overall from March to October corresponding to habitual conditions (Réseau national de surveillance aérobiologique; Julve, 1998). Early species started to flower in March or April (e.g. *Cerastium glomeratum*, *Myosotis arvensis*, *Stellaria holostea* and *Veronica arvensis*), while later species flowered in July (e.g. *Lactuca serriola* and *Cirsium arvense*). Our sampling period coincided with the time of seed set for the majority of species observed. In May several Poaceae and Asteraceae species set seed (e.g. *Holcus lanatus* and *Taraxacum officinale*); in June some Cyperaceae and Apiaceae species were observed (e.g. *Carex spicata* and *Aethusa cynapium*), while in July some Rubiaceae species such as *Galium aparine* set seed. Measurements ended before the beginning of harvest in August, when other Asteraceae species were setting seed (e.g. *Lactuca serriola*, *Tripleurospermum inodorum*), which was also the case for some Apiaceae and Juncaceae species (e.g. *Pastinaca sativa* and *Juncus bufonius* respectively). Seed rain was measured using traps which consisted of 140 mm diameter plastic plates fixed with pegs (Buisson and Dutoit, 2004) and were of two kinds: a sticky trap made of paper filters coated with grease

and attached with drawing pins, and a soap trap consisting of a soap mixture (70% soap and 30% water). Sticky traps were appropriate for anemochorous species (Chabrerie and Alard, 2005), whereas soap traps were employed because initial tests highlighted that sticky traps underestimated long-dispersal species, particularly seeds with pappus, which are common in the road verges and fields of our study area.

At each sample point, sticky and soap traps were placed side by side and positioned along the transect, while alternating the traps (i.e. sticky / soap followed by soap / sticky traps, etc. Figure 22b). The soap traps were filled weekly according to climatic conditions (i.e. temperature and rain), and seeds were collected every three weeks (4 trapping sessions, with a total of 2016 traps).

Seeds extracted from the two types of trap were then cleaned under ethanol and dried in a heat incubator at 50°C, before identification and counting. Seeds were identified under a binocular loupe to the species level, or at the genus level when it was not possible to clearly distinguish between species, by using a reference collection and books (Montégut, 1970; Cappers et al., 2006). Hereafter, for convenience, the word “seed” will be used to describe any dispersal unit, instead of the real unit, i.e. “diaspore”.

1.2.4 Standing vegetation

Standing vegetation was recorded in July 2013 in a plot of 2 × 0.5 m around each pair of seed traps at each sample point, i.e. a total of 252 plots. Vascular plants were identified to the species level, or at the genus level when it was not possible to clearly distinguish between species, by using floras and the nomenclature chosen according to the French taxonomic reference TAXREF v8.

The average plant density of each species in 1 m² was estimated using five classes based on the scale proposed by Barralis (1976) in arable fields adapted to use a unique scale to describe the berm, the embankment, the crop edge and the field margin: ‘1’ one or two individuals (1.5 on average per m²); ‘2’ 3-10 individuals (6.5 on average per m²); ‘3’ 10-20 individuals (15 on average per m²); ‘4’ 21-50 individuals (35.5 on average per m²); ‘5’ >50 individuals (75.5 on average per m²).

The life-form of each species recorded during the study period (i.e. in the standing vegetation and the seed rain), was specified, based on Jauzein (1995), or according to the Tela-Botanica database. The classification of each species as an agricultural weed (i.e. weed status) was based on the frequency of occurrence of each species in arable fields in France

(Mamarot and Rodriguez, 2011) and also on their occurrence in the French department of Indre-et-Loire (pers. obs.).

1.2.5 Statistical analyses

1.2.5.1 Influence of the mowing period on berm species richness

Species richness was calculated in the BSV and berm seed rain. To test whether these values were influenced by the mowing period, generalised linear mixed models (GLMM) with Poisson distribution were used. Mowing period was expressed as a fixed factor and site was expressed as a random intercept factor.

1.2.5.2 Influence of the mowing period on seed abundance

The abundance of seeds at each sample point, i.e. the total number of seeds trapped in the two kinds of trap, was computed. The effect of berm mowing period on the abundance of seeds was then analysed using a GLMM procedure with mowing period as the fixed factor and site as the random intercept factor for each sample point separately. Homogeneity of variance was checked prior to the analyses. These analyses did not require any data transformation.

1.2.5.3 Influence of the mowing period on the contribution of the BSV to seed rains

The contribution of the BSV to the species composition of each seed rain was calculated using Sorensen's qualitative similarity index and Bray-Curtis' quantitative dissimilarity index (Legendre and Legendre, 1998). These two indices were computed between the BSV and the seed rain at each sample point.

We then tested whether the contribution of the BSV was higher with late mowing. This was achieved, after checking for homogeneity of variance, by analysing variation in Sorensen's and Bray-Curtis' indices using a linear mixed model (LMM). This model included mowing period as the fixed factor and site as the random intercept factor. Sample points for which homogeneity of variance was met corresponded to the berm, embankment, crop edge and sample points F2 to F4 in the field margin. These analyses did not require any data transformation. For the other sample points in the field margin where homogeneity of variance was not met (i.e. sample points F5 to F12), variation in Sorensen's and Bray-Curtis' indices were analysed using Wilcoxon Mann-Whitney non-parametric tests.

1.2.5.4 Influence of the mowing period on the abundance of the most frequent species in the BSV at each sample point

For each species, we calculated their total frequency of occurrence in the 18 BSV and in the 252 samples of trapped seeds. The most frequent species were retained when they occurred in at least 30% of all BSV and in at least 4% of those samples (i.e. 10 species). Among these species, we considered those for which the number of seeds was at least 40 (i.e. the species abundant enough for statistical analyses).

The effect of the mowing period on the abundance of each species in each seed rain sampled was then studied using Wilcoxon Mann-Whitney tests. Finally, the same procedure was applied to analyse the effect of the mowing period on the abundance of each species in the standing vegetation at each sample point.

For all tests, a correction for multiple comparisons was applied using a False Discovery Rate Controlling procedure (FDR), which controlled for the rate at which all null hypotheses were wrongly rejected (Benjamini and Hochberg, 1995). This method was chosen in view of the relatively low statistical power of each individual test due to the small number of replicates studied per sample point (i.e. 9 for each mowing period).

All analyses were carried out using R software version 3.0.2 (R Development Core Team, 2013). Species richness, Sorensen's and Bray-Curtis' indices were computed using the 'vegan' package (Oksanen et al., 2013) and mixed models were performed using the 'lme4' package (Bates et al., 2015).

1.3 Results

In total 123 species were recorded (i.e. 104 in the standing vegetation and 59 in the seed rain, $n = 252$), of which 29 were common and 16 were very common agricultural weeds (Appendix C).

Of the 59 species recorded in the 252 samples of trapped seeds, 18 species (31%) were trapped only in road verge areas (i.e. berms and/or embankments) and 9 species (15%) only in field areas (i.e. crop edge and/or field margin), while 32 species (54%) were observed in both road verges and fields (Appendix D).

Among the species trapped in both road verges and fields, 18 occurred in berms, embankments, crop edges and field margins, with a majority of hemicryptophyte and therophyte species (8 species (44%) and 7 species (39%), see Appendix D for details). In addition, among these 18 species, six species were classified as common agricultural weeds (i.e. *Elytrigia repens*, *Taraxacum officinale*, *Cirsium arvense*, *Anisantha sterilis*, *Poa annua* and *Arrhenatherum elatius*, Appendix D) while three were very common (i.e. *Sonchus asper*, *Alopecurus myosuroides* and *Lolium multiflorum*, Appendix D).

Out of the 4939 seeds trapped, species without pappus were found similarly in both kinds of trap (soap: mean 9.83 ± 23.36 SD species, sticky: 8.81 ± 17.63) while those with pappus were more abundant in the soap than the sticky traps (0.40 ± 1.05 and 0.10 ± 0.33 respectively, Mann-Whitney test: $W = 27,507.50$, $P < 0.001$). Four species with pappus were frequently trapped, namely *T. officinale* (15%), *C. arvense* (9%), *S. asper* (8%) and *Senecio vulgaris* (6%).

Regarding the BSV, 73 species were recorded of which 48% were hemicryptophytes and 36% were therophytes. Among these 73 species, 22% were common weeds and 11% were very common.

Only ten of the 73 species occurred in at least 30% of all plots, with a majority of hemicryptophyte species (Tableau 16). Regarding these ten species, three of them were classified as common weeds (i.e. *A. elatius*, *E. repens* and *Potentilla reptans*), and one as very common (*Convolvulus arvensis*), while only *A. elatius* and *E. repens* also occurred in the 252 samples of trapped seeds (551 seeds for *A. elatius* and 17 seeds for *E. repens*, Tableau 16).

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

Tableau 16 : Frequencies of the most frequent species in BSV and seed frequencies and abundances in the 252 samples of trapped seeds. Their frequencies of occurrence within berms (in %, n = 18), and their total frequencies of occurrence and the number of seeds in all the seed rains (n = 252) are specified. The life-form of each species are given according to Jauzein (1995). T: therophyte, G: geophyte, H: hemicryptophyte and P: phanerophyte species. The classification of each species as an agricultural weed (i.e. weed status) is based on the frequency of occurrence of each species in arable fields in France (Mamarot and Rodriguez, 2011) and also on their occurrence in the French department of Indre-et-Loire (pers. obs.), VCo: very common weeds; Co: common weeds; Ra: rare weeds; Nd: not determined (i.e. frequency of occurrence unknown); -: classification not possible at the genus level. The flowering period of each species are given according to Julve (1998). Nomenclature chosen according to the French taxonomic reference TAXREF v8.

Species	Frequency (%) in the BSV	Frequency (%) in all the seed rains	Total number of seeds	Life-form	Weed status
<i>Dactylis glomerata</i> L.	72	21	618	H	Nd
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.ex J.Presl &C.Presl	56	27	551	H	Co
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	56	2	17	G	Co
<i>Rubus fruticosus</i> L.	56	0	0	H	Ra
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	50	4	44	H	Nd
<i>Heracleum sphondylium</i> L.	50	0.4	1	H	Ra
<i>Urtica dioica</i> L.	50	2	6	H	Ra
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	44	0	0	G	VCo
<i>Potentilla reptans</i> L.	44	0	0	H	Co
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	33	10	192	H	Nd

1.3.1 Influence of the mowing period on berm species richness

The period of mowing did not influence the species richness of the BSV (GLMM: -0.61 ± 0.38 , $P = 0.11$, Figure 23a). Early mown berms contained 17.11 ± 10.46 (SD) species, including some frequently occurring species i.e. *Rubus fruticosus* and *Dactylis glomerata* which occurred in 89% and 67% of all berms respectively, and *P. reptans* and *Brachypodium pinnatum* each occurring in 56% of all berms. Berms characterised by late mowing presented 8.33 ± 2.12 (SD) species, frequently including *E. repens* and *D. glomerata* which both occurred in 78% of all berms, and *Urtica dioica*, *Heracleum sphondylium* and *A. elatius* which occurred in 67% of all berms.

Significantly more species were found in the seed rain of the berms mown later than those mown earlier (7.33 ± 0.87 SD and 4.22 ± 1.56 SD species respectively, GLMM: 0.55 ± 0.20 , $P < 0.01$ Figure 23b). Four species trapped only under late mowing were observed in the BSV mown both early and late, i.e. *B. pinnatum*, *E. repens*, *Poa trivialis* and *U. dioica*. In addition, 11 species were trapped under late mowing but were not recorded in the BSV e.g. *T. officinale*, *Lactuca serriola* and *S. asper*.

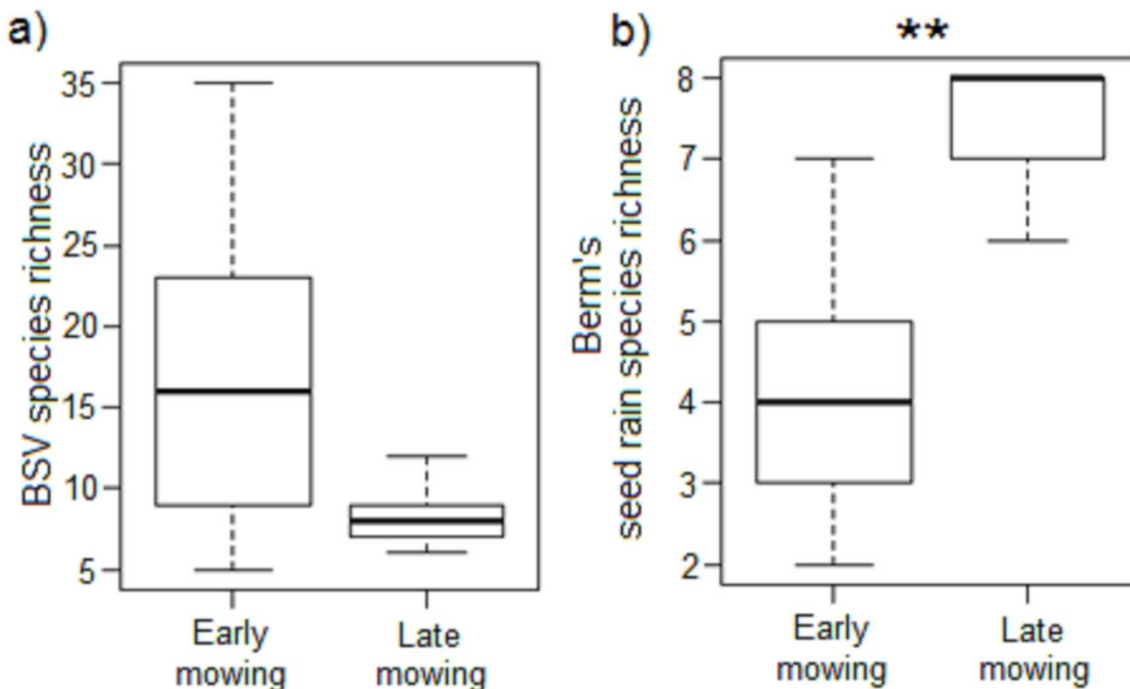


Figure 23 : Variation in berm species richness according to the mowing period, a) berm standing vegetation (BSV), b) berm seed rain. Significant P-value based on generalised linear mixed model is given, ** $P < 0.01$ ($n = 9$ per mowing period).

1.3.2 Influence of the mowing period on seed abundance

Significantly more seeds were trapped in the seed rain of berms mown later (GLMM: 1.77 ± 0.23 , $P_{\text{adj.}} < 0.001$, Figure 24, Appendix E). In addition, the number of seeds trapped in embankments tended to be higher under the late mowing regime (GLMM: 0.98 ± 0.43 , $P_{\text{adj.}} = 0.08$) (Figure 24, Appendix E). In the seed rains sampled in berms mown late and in the adjacent embankments three main species were found, i.e. *A. elatius* (23.56 ± 25.41 SD and 10.11 ± 10.28 SD seeds respectively), *Poa pratensis* (23.11 ± 29.28 SD and 31.22 ± 75.20 SD) and *D. glomerata* (21.22 ± 19.14 SD and 14.56 ± 19.35 SD). In addition, on late mown berms, *Schedonorus arundinaceus* was also abundant (15 ± 22.49 SD).

In fields, we observed an abundance of seeds trapped under the early mowing regime and particularly in the crop edge (77.33 ± 72.52 SD, Figure 24). Results from the GLMM followed by FDR correction showed that early mowing significantly increased seed abundance at 5.50 m (1.18 ± 0.40 , $P_{\text{adj.}} < 0.05$) (F11, Figure 24, Appendix E).

In addition, out of the total 2828 seeds trapped in fields, *A. myosuroides* was the most abundant species (i.e. 1257 seeds, 44%) and appeared particularly frequently in both standing vegetation and seed rain in the crop edge compared to the field margin area (i.e. frequency in the standing vegetation: 50% in crop edge, 20% in field margin; frequency in the seed rain: 61% in crop edge, 34% in field margin). This therophyte, a very common weed species, was also frequently trapped in the embankment seed rain (i.e. in 61% of all sample points), while occasionally observed in the embankment standing vegetation (i.e. 17% of all sample points).

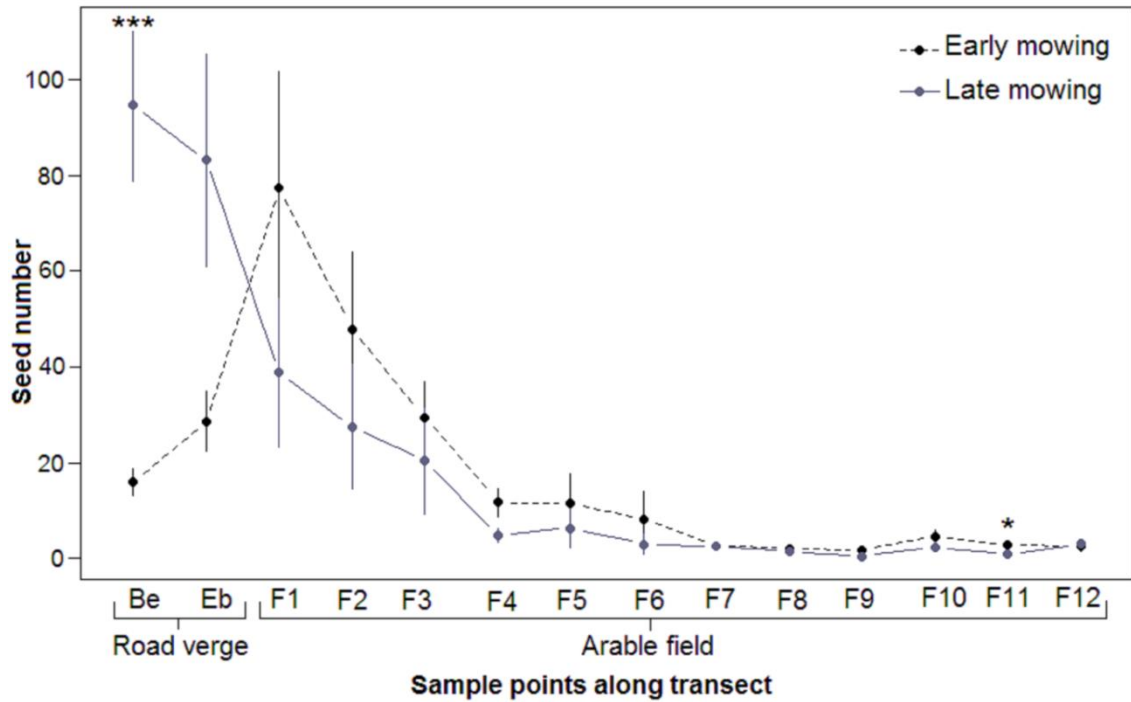


Figure 24 : Influence of the mowing period on the number of seeds trapped at each sample point ($n = 9$ per mowing period). Black dashed lines: mean abundance and standard error under early mowing, grey full lines: mean abundance and standard error under late mowing. From left to right, Be: berm, Eb: embankment, F1: crop edge, F2-F12: field margin sample points. Significant adjusted P-value based on generalised linear mixed models and FDR procedure are indicated, $*P_{adj.} < 0.05$, $***P_{adj.} < 0.001$. ($n = 252$ in total).

1.3.3 Influence of the mowing period on the contribution of the BSV to seed rains

Even though indices of dissimilarity between the BSV and each seed rain remained high (above 0.60, Figure 25), the Bray-Curtis dissimilarity index was significantly lower on the berm when mowing was later (LMM: -0.21 ± 0.04 , $P_{adj.} < 0.01$, Figure 25).

Similarly, Sorensen's similarity index between the BSV and berm seed rain was higher under the late mowing (LMM: 0.24 ± 0.07 , $P_{adj.} < 0.05$, Appendix F). Furthermore, this practice tended to increase the similarity between the BSV and the embankment seed rain (LMM: 0.13 ± 0.06 , $P_{adj.} < 0.1$, Appendix F).

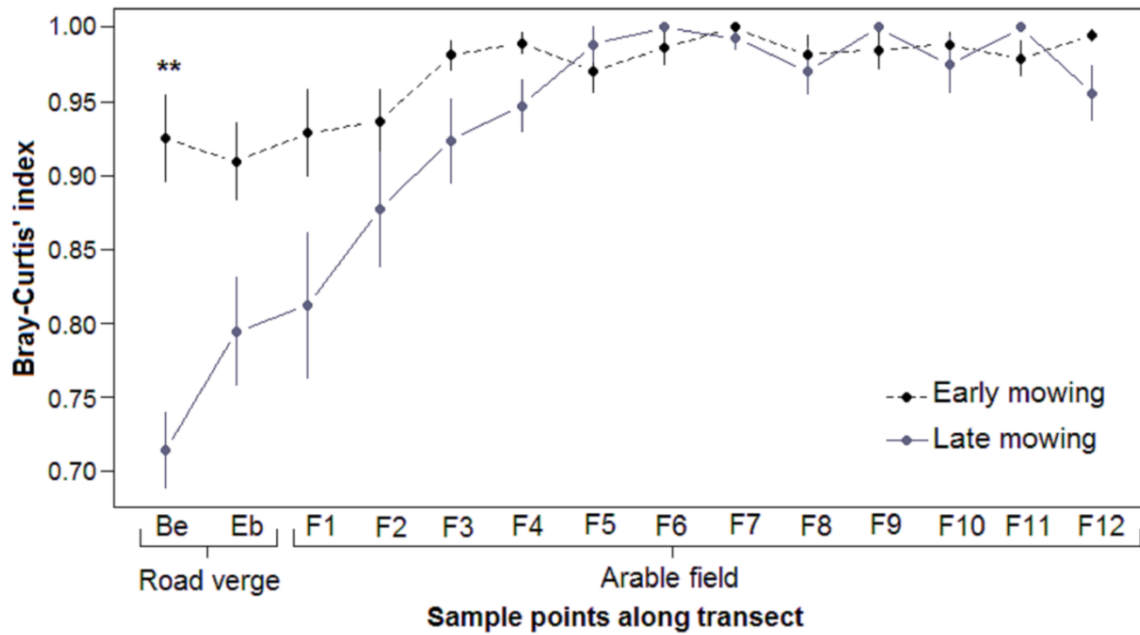


Figure 25 : Influence of the mowing period on Bray-Curtis' dissimilarity index between BSV and seed rain at each sample point (n = 9 per mowing period). Black dashed lines: mean abundance and standard error under early mowing, grey full lines: mean abundance and standard error under late mowing. From left to right, Be: berm, Eb: embankment, F1: crop edge, F2-F12: field margin sample points. Significant adjusted P-value based on linear mixed models and FDR procedure is indicated, $**P_{adj.} < 0.01$. (n = 252 in total).

1.3.4 Influence of the mowing period on the abundance of the most frequent species in the BSV at each sample point

Among the ten species which occurred in at least 30% of all the BSV, no seeds of therophyte species were found. Only four hemicryptophyte species were relatively frequent and abundant in the 252 samples of trapped seeds, i.e. *D. glomerata*, *A. elatius*, *B. pinnatum* and *S. arundinaceus*, while only *A. elatius* was classified as a common weed (see Tableau 16). Each of these species was particularly abundant in standing vegetation of both berms and embankments, while never being recorded in field margins (F2 to F12, Appendix G).

Both *D. glomerata* and *A. elatius* were only observed in the standing vegetation in the crop edge under the late mowing regime (Appendix G). For this mowing period, *D. glomerata* was significantly more abundant in the embankment seed rain ($P_{adj.} < 0.01$, Figure 26), and it tended to be more abundant in the berm seed rain ($P_{adj.} = 0.07$), crop edge ($P_{adj.} = 0.06$) and at 2 m into the field margin ($P_{adj.} = 0.06$, F4, Figure 26). *A. elatius* was significantly more abundant under late mowing in the berm seed rain ($P_{adj.} < 0.01$, Figure 26). These two species

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

were also relatively, but not significantly, more abundant in the seed rain at 1 m into the field margin with late mowing (F2, Figure 26).

B. pinnatum was significantly more abundant in both berm and embankment seed rains under late mowing ($P_{adj.} = 0.01$ for both areas, Figure 26). This species was less abundant in the BSV mown later but to a non-significant degree (Appendix G). The abundance of *S. arundinaceus* was not significantly influenced by the mowing period at any sample point either in standing vegetation or seed rain. Nevertheless, it was more abundant in the berm seed rain under late mowing, and it was as abundant in the late mown as in the early mown BSV (Figure 26 and Appendix G).

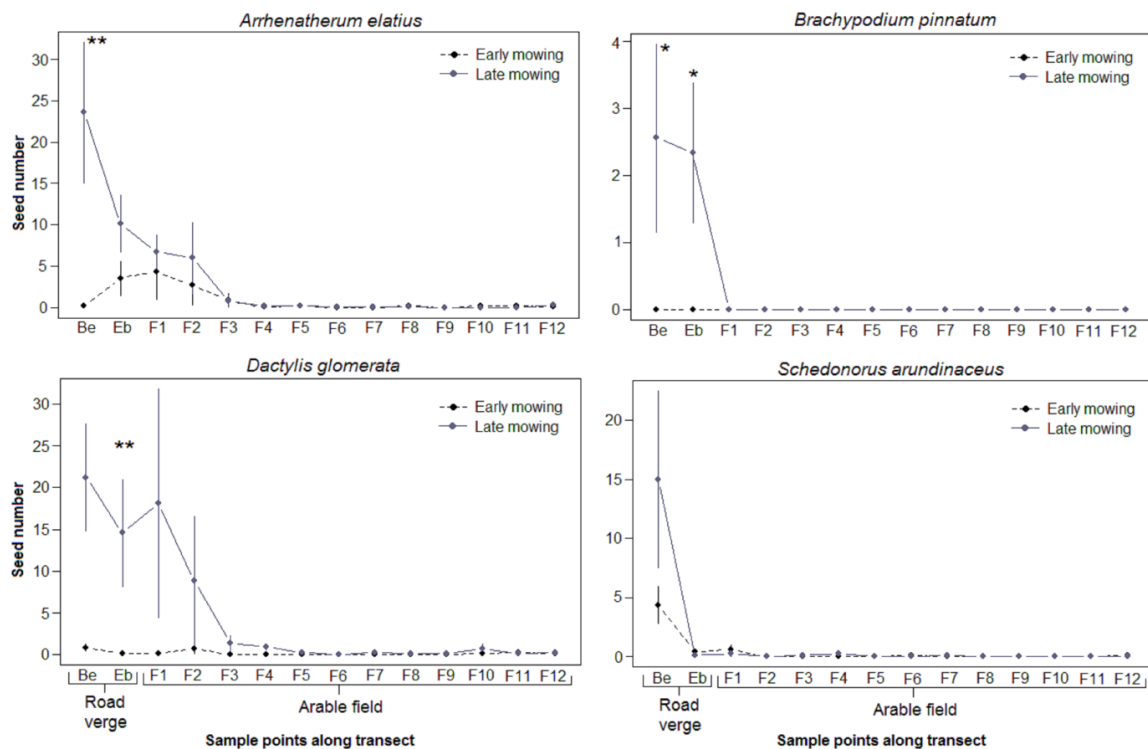


Figure 26 : Influence of the mowing period on the number of seeds of the most frequent species observed in the BSV trapped at each sample point ($n = 9$ per mowing period). Species are presented with different scales on the y-axis for clarity (results are mean and standard error). Black dashed lines: early mowing, grey full lines: late mowing. From left to right, Be: berm, Eb: embankment, F1: crop edge, F2-F12: field margin sample points. Significant adjusted P-value based on Wilcoxon Mann-Whitney tests and FDR procedure are indicated, $*P_{adj.} < 0.05$, $**P_{adj.} < 0.01$. ($n = 252$ in total).

1.4 Discussion

The main results of the study were that: (1) delaying the first date of mowing of berms did not change the species richness of the BSV but increased the number of species and the abundance of seeds in the berm seed rain, as well as the contribution of the BSV to the berm seed rain, (2) compared to early mowing, it appeared that only *D. glomerata* dispersed more seeds from the late mown berms to field margins, and (3) for the most frequent weed species observed in the BSV the number of trapped seeds in field margins was low except for *A. elatius*.

In this study, we found a majority of hemicryptophytes in the BSV, which is in line with other work (Akbar et al., 2009), and we also found that these plants occurred frequently in the seed rains. In addition, several hemicryptophytes, including *A. elatius*, *P. pratensis*, *D. glomerata* and *S. arundinaceus*, were major contributors to the high number of seeds trapped in berms mown later. This finding is consistent with a previous experimental study conducted on meadows which indicated that the number of grass seeds, such as those of *P. pratensis*, increased when the mowing period was delayed from June to September (Smith et al., 1996b).

The study highlighted that delaying mowing from early to late summer (i.e. July to September) for four years did not influence plant species richness on berms which is in line with a previous experimental study conducted on grassland (Smith et al., 1996a). In addition, we showed that late mowing increased (1) the species richness of the berm seed rain, (2) the number of seeds produced and (3) the contribution of the BSV to the berm seed rain. These patterns underline that more species were able to complete their life cycle and produce seeds (Smith and Jones, 1991; Leng et al., 2011). For instance, *B. pinnatum*, *E. repens* and *U. dioica* were observed in the BSV regardless of the period of mowing, although they were only trapped on berms mown later, as they produce their seeds in late summer (i.e. August or September, Grime et al., 1988). Nevertheless, some species trapped on berms mown later were not recorded in the BSV, which could suggest that conditions for germination and establishment were limited on these berms. Under the late mowing regime, the increase in vegetation height and in cover of taller species (Hellstrom et al., 2006; Valtonen et al., 2006; Jantunen et al., 2007) could have limited the establishment and seed germination of some species as previously suggested (Hutchings and Booth, 1996).

Regarding adjacent habitats, a large number of seeds were found in the crop edge when the period of mowing was in early summer, which could potentially be due to their dispersal by

mowing machinery (Strykstra et al., 1996). This has been demonstrated in an experimental study which showed that this factor could increase seed dispersal by 3.1 m (Coulson et al., 2001). This potential amount of seeds dispersed from the BSV could then be trapped by the crop (wheat or barley) in summer, as established plants can act as seed traps (Bullock and Moy, 2004). In addition, considering prevailing wind conditions and the location of road verges with respect to fields, for the fields with their margins adjacent to road verges facing south-west, the wind could have increased seed dispersal preferentially in one direction (Coulson et al., 2001), here from berms to field margins (sites 4 and 5).

In contrast, under the late mowing regime, as the distance of seed dispersal is highly correlated with plant height (Thomson et al., 2011) and as maximum plant height is reached at the end of the growing season, we postulated that this practice promoted seed dispersal to embankments and fields. However, our analyses on both areas did not confirm this hypothesis. Firstly, we showed that both the number of seeds trapped in the embankment and the similarity between the BSV and the embankment seed rain only tended to be higher with late than early mowing; thus suggesting that this relative enrichment of the embankment seed rain was not specifically correlated with later mowing of the BSV. As vegetation of the embankment was dense, it could have acted as a physical barrier to seed dispersal (Thiede and Augspurger, 1996; Russell and Schupp, 1998; Bullock and Moy, 2004; Gabay et al., 2012). In addition, variations in wind speed and direction at the local scale, and airflow disturbances by vehicles known to facilitate seed dispersal along roads (Von der Lippe et al., 2013), could have limited seed dispersal to embankments and fields.

Nevertheless, we showed that for two species *B. pinnatum* and *D. glomerata* which produce seeds in late summer (Grime et al., 1988), the number of seeds trapped in the embankment was higher for the late rather than the early mowing period. We also observed that under the late mowing regime, seeds from *D. glomerata* tended to be more abundant in the crop edge and at two meters into the field. Although the source of the seeds captured by the seed traps is unknown, the fact that we found no plants of *D. glomerata* in the field margins but only in crop edges close to late mown berms supports the idea that dispersal from the berm would be higher when this area was under late mowing regime.

One of farmers' main concerns regarding management of semi-natural habitats adjacent to arable fields is related to an increased risk of weed dispersal to their fields (Mante and Gerowitt, 2009).

Although we found some common agricultural weeds in the BSV, *A. elatius* seeds were not dispersed more significantly from berms to field margins under late than early mowing. Also, *E. repens* contributed little to any of the seed rains from the study. This latter species is a noxious arable weed known to spread rapidly within arable fields, particularly because tillage can fragment and disperse its rhizomes (Légère and Samson, 2004), but its seeds were found in only five seed-traps (17 seeds out of the total 4939 collected). In addition, even though it was trapped more on sites where berms were mown later (13 seeds out of 17 trapped in all the seed rains), no seed dispersal from berms to fields was observed during the study year. The lack of seeds trapped in the areas studied could have been due to the presence of a large number of self-sterile individuals or plants producing few seeds (Williams and Attwood, 1971; Werner and Rioux, 1977). However, this species can disperse efficiently through rhizomes (Werner and Rioux, 1977) or like many grasses it may be dispersed over long distance by vehicles (Pickering and Mount, 2010).

On the embankment standing vegetation, an agricultural species, *A. myosuroides*, was occasionally observed, but was frequently trapped in the seed rain in the embankment. This annual weed is very common in winter cereal fields (Fried et al., 2014), and it was frequently trapped in arable fields, especially at the crop edge. Thus, as this species disperses its seeds naturally in the first 50 cm from the parent plants (Colbach and Sache, 2001), it could have potentially dispersed from the crop edge to the embankment, increasing the abundance of seeds on the embankment.

1.5 Conclusion

Delaying the first mowing to late summer did not change the species richness in the BSV, but increased species number and seed abundance in the berm seed rain, and potentially raised the dispersal of *D. glomerata* from the berm to field margin. Nevertheless, further surveys employing seed tracking (Lemke et al., 2009) remain necessary to confirm the source of propagules.

D. glomerata was found in the standing vegetation in crop edges only under late mowing, which suggests that this species could find refuge in this less disturbed zone (Fried et al., 2009).

Under our conditions, no dispersal of noxious weed species from berms to arable fields was observed. However, considering the high inter-annual variability in seed production and dispersal (Coffin and Lauenroth, 1989; Kelly, 1989) further studies based on more replicates

are necessary to confirm that late mowing does not increase weed pressure in arable fields. For most species found in the BSV, vegetative dispersal is also another efficient means of dispersal along berms and into fields. Therefore, the effects of mowing practices on the dispersal of vegetative parts of plant species, particularly weeds, should also be considered.

To promote species richness, mowing road verges twice a year followed by a removal of the biomass should be preferred, as shown under other environmental conditions (Persson, 1995; Auestad et al., 2011). Such practices, conducted in early summer and in early autumn, can be relevant in an agricultural landscape, both to promote flower diversity and flower-visiting insects (Noordijk et al., 2009) which could also enhance crop pollination and pest control services for agriculture (Kremen and Chaplin-Kramer, 2007). Nevertheless, the time between two successive mowing periods has to be carefully planned as it influences both the number of seed-setting species and the availability of seeds for dispersal (Leng et al., 2011).

Acknowledgements

This study was funded by the Région Centre Council and approved by Vegepolys. We thank C. Delaplace and F. Gueniffey for their help in the field survey; E. Cadet (Inra, Dijon), for her help in seed identification and R. Perronne for valuable comments on the manuscript. We also thank the farmers whose land was involved for letting us work in their fields. We are grateful to the two anonymous reviewers who helped us improve the manuscript.

Appendices. Supplementary data

Appendix A. Location of the study area and zoom on the six field-sites.

Appendix B. Normal temperature and rainfall conditions in the study area and during the sampling year.

Appendix C. List of all species recorded, their frequency of occurrence in all the seed rains and in the standing vegetation, and the number of trapped seeds.

Appendix D. Seed distribution in road verges and arable field areas.

Appendix E. Influence of the mowing period on the number of seeds trapped at each sample point using generalised linear mixed model and FDR procedure.

Appendix F. Influence of the mowing period on Sorensen's similarity index between BSV and seed rain at each sample point.

Appendix G. Influence of the mowing period on the abundance of the most frequent species observed in BSV at each sample point.

References

- ADSTD, Noremat, Grand Lyon Sétra, CETE de l'Est, CETE Normandie-Centre, 2009. Fauchez mieux, le fauchage raisonné. Note d'information du Sétra - Série Chaussées Dépendances n°122. <http://www.infra-transport-materiaux.cerema.fr/fauchez-mieux-le-fauchage-raisonne-a4305.html>.
- Akbar, K.F., Hale, W.H., Headley, A.D., 2009. Floristic composition and environmental determinants of roadside vegetation in north England. *Polish J. Ecol.* 57, 73-88.
- Association Hommes et Territoires, 2011. Gestion des dépendances routières et bordures de champs à l'échelle de la région Centre, dans le cadre du Grenelle de l'environnement et de la Trame Verte et Bleue. http://www.donnees.centre.developpement-durable.gouv.fr/etudes/Gestion_bords_routes_Hommes_et_Territoires.pdf.
- Auestad, I., Rydgren, K., Austad, I., 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Ann. Bot. Fenn.* 48, 289-303.
- Barralis, G., 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles; Application à la Côte d'Or. In: COLUMA, P., FR (Ed.) 5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaise Herbes. INRA, Dijon, FR, Dijon, pp. 59-68.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B., Grothendieck, G., 2015. lme4: Linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4, R package version 1.1-8.
- Benjamini, Y., Hochberg, Y., 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *J. R. Stat. Soc. Ser. B. (Stat. Methodol.)* 57, 289-300.
- Blackshaw, R.E., O'Donovan, J.T., Harker, K.N., Clayton, G.W., Stougaard, R.N., 2006. Reduced herbicide doses in field crops: A review. *Weed Biol. Manag.* 6, 10-17.
- Buisson, E., Dutoit, T., 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecol.* 174, 371-384.
- Bullock, J.M., Moy, I.L., 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecol.* 25, 35-41.
- Cappers, R.T.J., Bekker, R.M., Jans, J.E.A., 2006. Digitale zadenatlas van Nederland / Digital seed atlas of the Netherlands, second ed. Barkhuis, Eelde.
- Chabrierie, O., Alard, D., 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. *Plant Ecol.* 176, 101-112.
- Chambre d'Agriculture d'Indre et Loire, 1986. Carte des sols de la région Centre au 1/50.000.
- Chikowo, R., Faloya, V., Petit, S., Munier-Jolain, N., 2009. Integrated weed management systems allow reduced reliance on herbicides and long-term weed control. *Agric. Ecosyst. Environ.* 132, 237-242.
- Coffin, A.W., 2007. From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *J. Transp. Geogr.* 15, 396-406.
- Coffin, D.P., Lauenroth, W.K., 1989. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. *Am. J. Bot.* 76, 53-58.
- Colbach, N., Sache, I., 2001. Blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) seed dispersal from a single plant and its consequences on weed infestation. *Ecol. Model.* 139, 201-219.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2011. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Res.* 52, 88-97.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2012. 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.

Coulson, S.J., Bullock, J.M., Stevenson, M.J., Pywell, R.F., 2001. Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *J. Appl. Ecol.* 38, 204-216.

Czarnecka, J., 2004. Microspatial structure of the seed bank of xerothermic grassland-intracommunity differentiation. *Acta Soc. Bot. Pol.* 73, 155-164.

De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I., Milbau, A., 2008. Management of newly established field margins on nutrient-rich soil to reduce weed spread and seed rain into adjacent crops. *Weed Res.* 48, 102-112.

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

Fried, G., Petit, S., Dessaint, F., Reboud, X., 2009. Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? *Biol. Conserv.* 142, 238-243.

Gabay, O., Perevolotsky, A., Shachak, M., 2012. How landscape modulators function: woody plant impact on seed dispersal and abiotic filtering. *Plant Ecol.* 213, 685-693.

Grime, J.P., Hodgson, J.G., Hunt, R., 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species.* Unwin Hyman Ltd, London, UK.

Hellstrom, K., Huhta, A.P., Rautio, P., Tuomi, J., 2006. Search for optimal mowing regime - slow community change in a restoration trial in northern Finland. *Ann. Bot. Fenn.* 43, 338-348.

Hovd, H., Skogen, A., 2005. Plant species in arable field margins and road verges of central Norway. *Agric. Ecosyst. Environ.* 110, 257-265.

Huijser, M.P., Clevenger, A.P., 2006. Habitat and corridor function of rights-of-way. In: Davenport, J., Davenport, J.L. (Eds.), *The ecology of transportation: managing mobility for the environment.* Springer, Netherlands, pp. 233-254.

Humbert, J.-Y., Pellet, J., Buri, P., Arlettaz, R., 2012. Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland? *Environ. Evid.* 1, 9.

Hutchings, M.J., Booth, K.D., 1996. studies of the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *J. Appl. Ecol.* 33, 1182-1190.

Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., Saarnio, S., 2007. Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Appl. Veg. Sci.* 10, 285-292.

Jauzein, P., 1995. *Flore des champs cultivés.* Sopra-INRA, Paris, FR.

Julve, P., 1998. *baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France.* Version (30st Oct. 2015). Programme Catminat. <http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>

Kelly, D., 1989. Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *J. Ecol.* 77, 747-769.

Kremen, C., Chaplin-Kramer, R., 2007. Insects as providers of ecosystem services: crop pollination and pest control. In: Stewart, A.J.A., New, T.R., Lewis, O.T. (Eds.), *Insect Conservation Biology - Proceedings of the Royal Entomological Society's 23rd International Symposium.* CAB International, Wallingford, UK, pp. 349-382.

Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical ecology,* 3rd ed. Elsevier science BV, Amsterdam, Netherlands.

Légère, A., Samson, N., 2004. Tillage and weed management effects on weeds in barley-red clover cropping systems. *Weed Sci.* 52, 881-885.

Lemke, A., Von Der Lippe, M., Kowarik, I., 2009. New opportunities for an old method: using fluorescent colours to measure seed dispersal. *J. Appl. Ecol.* 46, 1122-1128.

Leng, X., Musters, C.J.M., de Snoo, G.R., 2011. Effects of mowing date on the opportunities of seed dispersal of ditch bank plant species under different management regimes. *J. Nat. Conserv.* 19, 166-174.

Lennartsson, T., Oostermeijer, J.G.B., 2001. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *J. Ecol.* 89, 451-463.

Mamarot, J., Rodriguez, A., 2011. Mauvaises herbes des cultures, 3ème ed. Acta, Paris, FR.

Mante, J., Gerowitt, B., 2009. Learning from farmers' needs: Identifying obstacles to the successful implementation of field margin measures in intensive arable regions. *Landsc. Urban Plan.* 93, 229-237.

Marshall, E.J.P., 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *J. Appl. Ecol.* 26, 247-257.

Météo France <http://www.meteofrance.com/climat/france/tours/37179001/normales> (31st Jan. 2016).

Montégut, J., 1970. Clé de détermination des semences des mauvaises herbes: texte. Laboratoire de botanique, Ecole nationale supérieure d'horticulture de Versailles, Versailles, France.

Nathan, R., Muller-Landau, H.C., 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 15, 278-285.

Noordijk, J., Delille, K., Schaffers, A.P., Sýkora, K.V., 2009. Optimizing grassland management for flower-visiting insects in roadside verges. *Biol. Conserv.* 142, 2097-2103.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H., 2013. *Vegan: Community ecology package*, R package version 2.0-10.

Parr, T., Way, J., 1988. Management of roadside vegetation: the long-term effects of cutting. *J. Appl. Ecol.* 25, 1073-1087.

Pedley, S.M., Dolman, P.M., 2014. Multi-taxa trait and functional responses to physical disturbance. *J. Anim. Ecol.* 83, 1542-1552.

Persson, T.S., 1995. Management of roadside verges: vegetation changes and species diversity. Ph.D. thesis. Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, SE.

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.

Pickering, C., Mount, A., 2010. Do tourists disperse weed seed? A global review of unintentional human-mediated terrestrial seed dispersal on clothing, vehicles and horses. *J. Sustain. Tour.* 18, 239-256.

R Development Core Team, 2013. *R: A language and environment for statistical computing*. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.

Raunkiaer, C., 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford University Press, Oxford, UK.

Réseau national de surveillance aérobiologique <http://www.pollens.fr/moteur-infos-pollens/criteres-rech.php> (31st Jan. 2016).

Rew, L.J., Froud-Williams, R.J., Boatman, N.D., 1996. Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* seed within arable field margins. *Agric. Ecosyst. Environ.* 59, 107-114.

Russell, S.K., Schupp, E.W., 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81, 434-443.

Smith, R., Buckingham, H., Bullard, M., Shiel, R., Younger, A., 1996a. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England. 1. Effects of grazing, cutting date and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward. *Grass Forage Sci.* 51, 278-291.

Smith, R., Jones, L., 1991. The phenology of mesotrophic grassland in the Pennine Dales, northern England: historic hay cutting dates, vegetation variation and plant species phenologies. *J. Appl. Ecol.* 58, 42-59.

Smith, R., Pullan, S., Shiel, R., 1996b. Seed shed in the making of hay from mesotrophic grassland in a field in Northern England: effects of hay cut date, grazing and fertilizer in a split-split-plot experiment. *J. Appl. Ecol.* 33, 833-841.

Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L., Ramwell, C., 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *J. Environ. Manag.* 91, 22-46.

Strykstra, R., Bekker, R., Verweij, G., 1996. Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing machinery. *Acta Bot. Neerl.* 45, 557-562.

TAXREFv.8 <http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref> (31st Jan. 2016). Gargominy, O., Tercerie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, P., Dupont, P., Vandel, E., Daszkiewicz, P., Poncet, L.

Tela-Botanica <http://www.tela-botanica.org/site:botanique> (31st Jan. 2016).

Thiede, D.A., Augspurger, C.K., 1996. Intraspecific variation in seed dispersal of *Lepidium campestre* (Brassicaceae). *Am. J. Bot.*, 856-866.

Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D., Kingsford, R.T., 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *J. Ecol.* 99, 1299-1307.

Valtonen, A., Saarinen, K., Jantunen, J., 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Anim. Biodivers. Conserv.* 29, 133-148.

Verkaar, H.J., Schenkeveld, A.J., Van de Klashorst, M.P., 1983. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. *New Phytol.* 95, 335-344.

Von der Lippe, M., Bullock, J.M., Kowarik, I., Knopp, T., Wichmann, M., 2013. Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PloS one* 8, e52733.

Von der Lippe, M., Kowarik, I., 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conserv. Biol.* 21, 986-996.

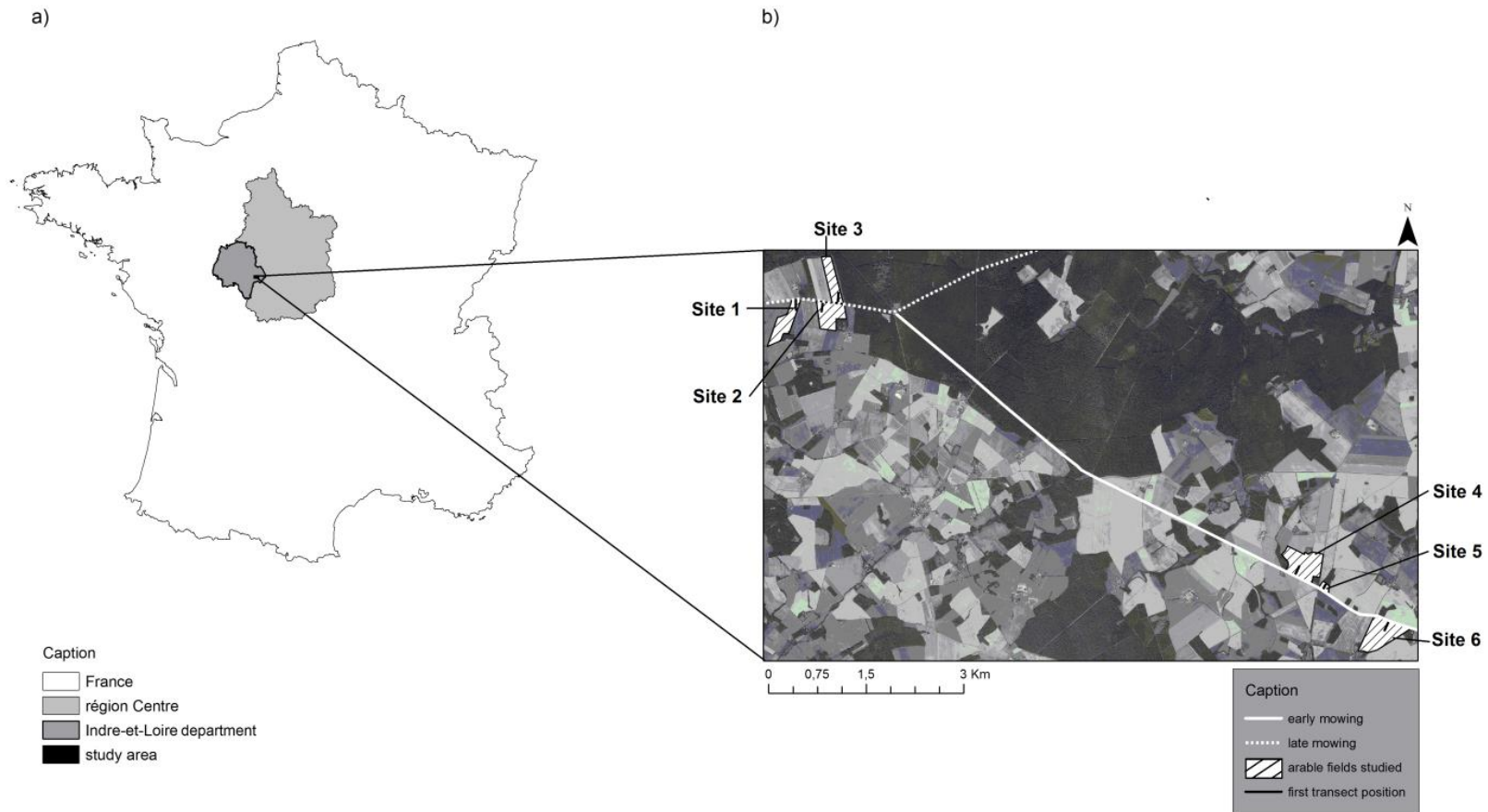
Way, J.M., 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. *Biol. Conserv.* 12, 65-74.

Werner, P.A., Rioux, R., 1977. The biology of Canadian weeds. 24. *Agropyron repens* (L.) Beauv. *Can. J. Plant Sci.* 57, 905-919.

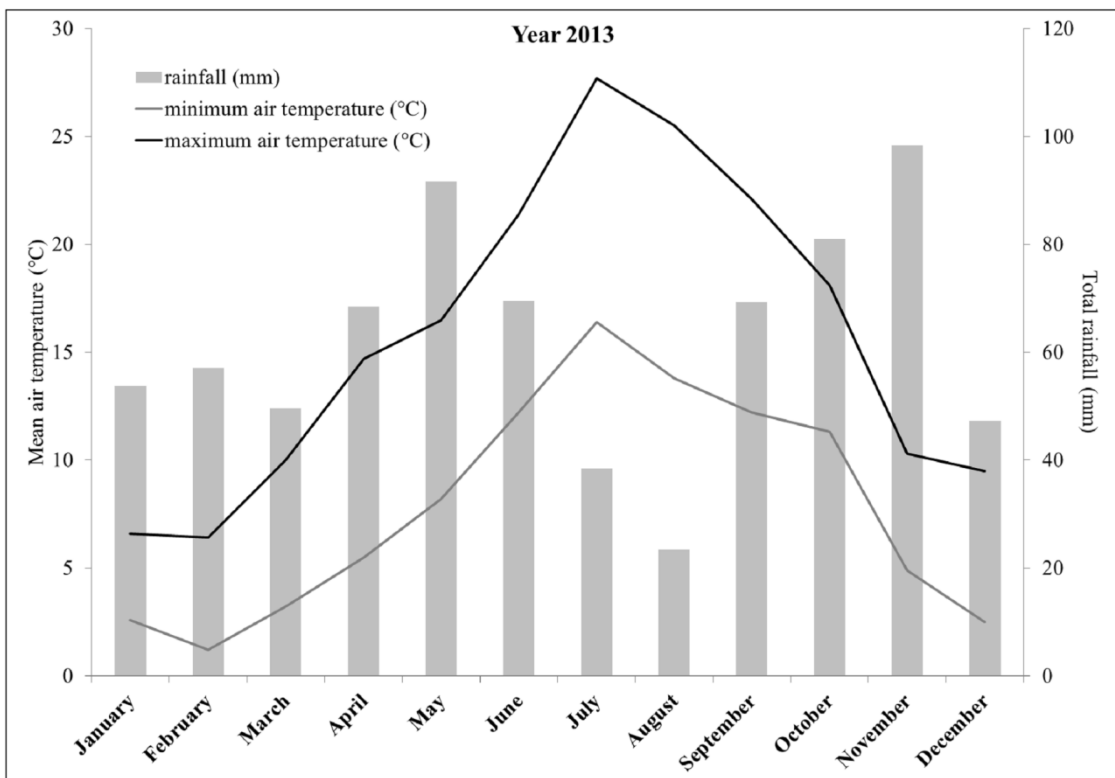
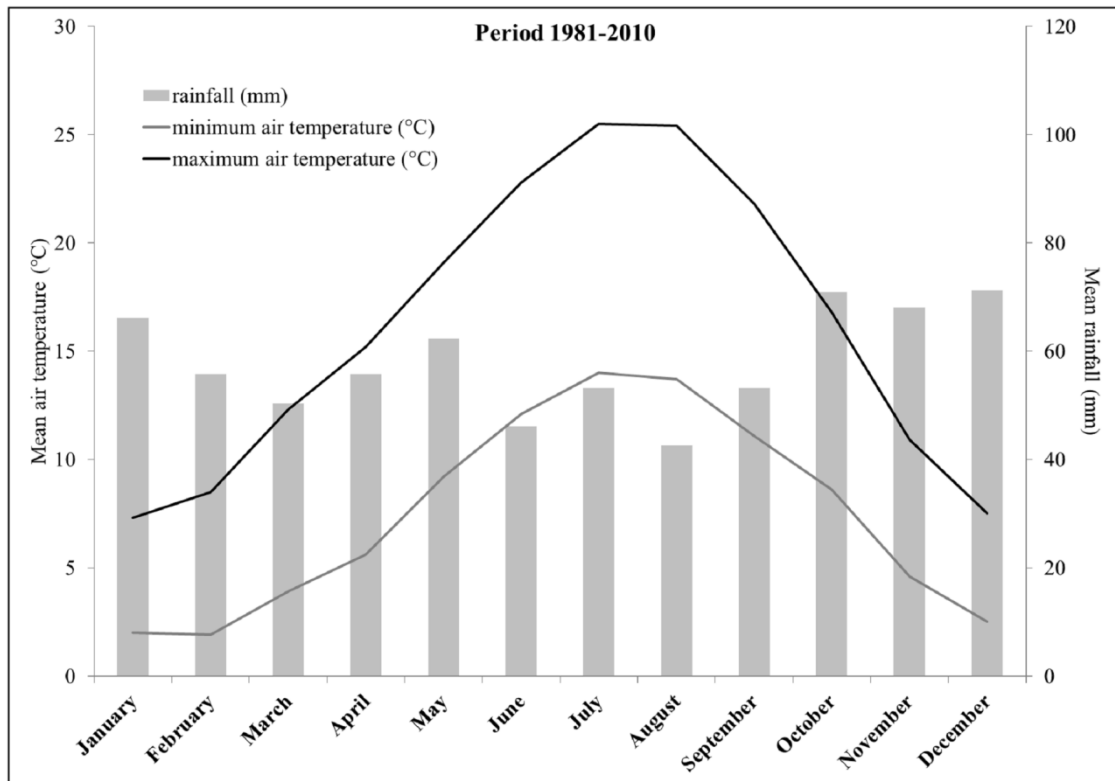
Williams, E., Attwood, P., 1971. Seed production of *Agropyron repens* (L.) Beauv. in arable crops in England and Wales in 1969. *Weed Res.* 11, 22-30.

Zimdahl, R.L., 2013. *Fundamentals of weed science*, 3rd ed. Academic Press, San Diego, USA.

Appendix A. a) Location of the study area (Indre-et-Loire, France) and b) Zoom on the six field-sites (Site 1: 47°8'4.92''N, 1°4'29.352''E; Site 2: 47°8'4.56'', 1°4'47.604''E; Site 3: 47°8'4.92''N, 1°5'1.715''E; Site 4: 47°5'54.708''N, 1°10'38.316''E; Site 5: 47°5'47.436'', 1°10'59.951''E; Site 6: 47°5'31.992''N, 1°11'47.976''E, an interactive map is available online). The first transect was perpendicular to the berm and stretched 6 m into the arable field (black lines, not to scale, map b)). The time of mowing on berms is indicated by a white dashed line for late mowing and a white solid line for early mowing, map b)).



Appendix B. Normal temperature and rainfall conditions in the study area (1981-2010, top) and during the sampling year (2013, bottom). Minimum air temperature (°C, gray lines) and maximum air temperature (°C, black lines) are specified, while grey bars indicate rainfall (mm) for each month.



Appendix C. Species recorded, frequency of occurrence (%) in the seed rain and in the standing vegetation (n = 252), and total number of trapped seeds. Slashes indicate an absence of the species in the standing vegetation or the seed rain. The life-form of each species is given according to Jauzein (1995) or according to the Tela-Botanica database. T: therophyte, G: geophyte, H: hemicryptophyte, and P: phanerophyte species. The classification of each species as an agricultural weed (i.e. weed status) is based on the frequency of occurrence of each species in arable fields in France (Mamarot and Rodriguez, 2011) and also on their occurrence in the French department of Indre-et-Loire (pers. obs.), VCo: very common weeds; Co: common weeds; Ra: rare weeds; Nd: not determined (i.e. frequency of occurrence unknown); -: classification not possible at the genus level. Nomenclature chosen according to the French taxonomic reference TAXREF v8.

Species	Frequency (%) in the seed rain	Total number of seeds	Frequency (%) in the standing vegetation	Life- form	Weed status
<i>Achillea millefolium</i> L.	/	/	1	H	Nd
<i>Aethusa cynapium</i> L.	0.4	1	/	T	Co
<i>Agrimonia eupatoria</i> L.	/	/	0.4	H	Nd
<i>Allium vineale</i> L.	/	/	1	G	Nd
<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.	38	1394	21	T	VCo
<i>Anisantha rigida</i> (Roth) Hyl.	/	/	12	T	Nd
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski	3	23	3	T	Co
<i>Aphanes arvensis</i> L.	/	/	6	T	VCo
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.ex J.Presl &C.Presl	27	551	8	H	Co
<i>Artemisia vulgaris</i> L.	/	/	3	H	Ra
<i>Avena sterilis</i> L.	1	4	/	T	Co
<i>Betula pendula</i> Roth	2	6	/	P	Nd
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	4	44	6	H	Nd
<i>Bromus hordeaceus</i> L.	6	176	2	T	Co
<i>Bromus racemosus</i> L.	6	32	3	T	Ra
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	/	/	1	G	Nd
<i>Carex divulsa</i> Stokes	/	/	3	H	Nd
<i>Carex hirta</i> L.	1	2	0.4	G	Ra
<i>Carex</i> sp	/	/	3		-
<i>Carex spicata</i> Huds.	0.4	1	0.4	G	Nd
<i>Centaurea</i> sp	/	/	1		-
<i>Cerastium brachypetalum</i> Desp. ex Pers.	/	/	1	T	Nd
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	/	/	1	T	Co
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.	9	28	1	G	Co
<i>Cirsium</i> sp	/	/	19		-
<i>Convolvulus arvensis</i> L.	/	/	26	G	VCo
<i>Cruciata laevipes</i> Opiz	/	/	2	H	Nd
<i>Dactylis glomerata</i> L.	21	618	10	H	Nd
<i>Daucus carota</i> L.	/	/	10	T	Co
<i>Elytrigia elongata</i> (Host) Nevski	/	/	2	H	Nd
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	2	17	14	G	Co
<i>Epilobium</i> sp	/	/	5		-
<i>Epilobium tetragonum</i> L.	1	4	0.4	H	Co
<i>Eruca sativa</i> Mill.	/	/	6	T	Nd
<i>Festuca rubra</i> L.	6	72	4	H	Nd
<i>Festuca</i> sp	2	1	/		-
<i>Galium aparine</i> L.	2	19	8	T	VCo
<i>Galium mollugo</i> L.	/	/	2	H	Nd
<i>Galium</i> sp	/	/	9		-
<i>Galium verum</i> L.	/	/	1	H	Nd
<i>Genista tinctoria</i> L.	/	/	0.4	C	Nd
<i>Geranium dissectum</i> L.	6		3	T	VCo
<i>Geranium molle</i> L.	/	/	0.4	T	Co
<i>Geranium rotundifolium</i> L.	2	17	2	T	VCo
<i>Geranium</i> sp	0.8	4	5		-

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

<i>Heracleum sphondylium</i> L.	0.4	1	12	H	Ra
<i>Holcus lanatus</i> L.	2	9	2	H	Nd
<i>Holcus mollis</i> L.	24	511	6	G	Nd
<i>Hordeum vulgare</i> L.	/	/	0.4	T	Nd
<i>Hypericum perforatum</i> L.	/	/	8	H	Co
<i>Jacobaea vulgaris</i> Gaertn.	/	/	1	H	Nd
<i>Juncus bufonius</i> L.	3	59	1	T	Ra
<i>Lactuca serriola</i> L.	0.4	1	0.4	T	Co
<i>Lamium purpureum</i> L.	1	0.4	/	T	Co
<i>Lamium</i> sp	2	1	/		-
<i>Lathyrus latifolius</i> L.	/	/	2	H	Nd
<i>Lathyrus pratensis</i> L.	/	/	2	H	Nd
<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	1	0.4	/	H	Co
<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	5	61	3	T	VCo
<i>Lolium perenne</i> L.	2	13	/	H	VCo
<i>Lolium</i> sp	/	/	4		-
<i>Lotus corniculatus</i> L.	/	/	2	H	Nd
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC.	/	/	0.4	H	Nd
<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb.	0.4	1	14	T	Ra
<i>Mentha</i> sp	/	/	2		-
<i>Mercurialis annua</i> L.	/	/	1	T	Co
<i>Myosotis arvensis</i> Hill	/	/	1	T	VCo
<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel	/	/	1	T	Nd
<i>Ononis spinosa</i> L.	/	/	1	H	Nd
<i>Papaver rhoeas</i> L.	0.4	3	11	T	Co
<i>Pastinaca sativa</i> L.	0.4	6	8	T	Ra
<i>Persicaria maculosa</i> Gray	/	/	2	T	Co
<i>Plantago lanceolata</i> L.	/	/	1	T	Co
<i>Plantago major</i> L.	/	/	0.4	H	Ra
<i>Poa annua</i> L.	8	58	12	T	Co
<i>Poa pratensis</i> L.	22	593	2	H	Nd
<i>Poa</i> sp	/	/	3		-
<i>Poa trivialis</i> L.	8	67	13	T	Ra
<i>Polygonum aviculare</i> L.	0.4	1	12	T	VCo
<i>Polygonum</i> sp	/	/	16		-
<i>Potentilla reptans</i> L.	/	/	3	H	Co
<i>Prunus spinosa</i> L.	/	/	2	P	Nd
<i>Ranunculus acris</i> L.	/	/	2	H	Nd
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	0.4	5	/	T	Co
<i>Rubus fruticosus</i> L.	/	/	10	H	Ra
<i>Rumex acetosa</i> L.	8	34	2	H	Ra
<i>Rumex conglomeratus</i> Murray	/	/	1	H	Nd
<i>Rumex crispus</i> L.	1	5	/	H	VCo
<i>Rumex obtusifolius</i> L.	0.4	5	0.4	H	Co
<i>Rumex</i> sp	0.4	1	2		-
<i>Rumex thyrsoiflorus</i> Fingerh.	2	6	/	H	Nd
<i>Salix cinerea</i> L.	/	/	1	P	Nd
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	10	192	5	H	Nd
<i>Senecio</i> sp	0.4	1	0.4		-
<i>Senecio vulgaris</i> L.	6	19	/	T	VCo
<i>Silaum silaus</i> (L.) Schinz & Thell.	/	/	2	H	Nd
<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.	0.4	1	/	H	Nd
<i>Silene latifolia</i> Poir.	0.4	1	0.4	H	Co
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	0.4	1	/	H	Ra
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill	8	19	1	T	VCo
<i>Stellaria graminea</i> L.	/	/	0.4	H	Nd
<i>Stellaria holostea</i> L.	/	/	1	H	Nd
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	/	/	1	T	VCo
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	15	55	/	H	Co
<i>Tragopogon pratensis</i> L.	0.4	1	/	T	Nd
<i>Trifolium repens</i> L.	/	/	0.4	H	Nd
<i>Trifolium</i> sp	/	/	0.4		-

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

<i>Tripleurospermum inodorum</i> Sch. Bip.	2	1	/	T	VCo
<i>Tripleurospermum</i> sp	/	/	6		-
<i>Triticum aestivum</i> L.	/	/	1	T	Nd
<i>Urtica dioica</i> L.	2	6	6	H	Ra
<i>Valerianella locusta</i> f. <i>carinata</i> (Loisel.), Devesa, J. López & R. Gonzalo	0.4	18	/	T	Co
<i>Veronica arvensis</i> L.	/	/	6	T	Co
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	/	/	1	H	Nd
<i>Veronica hederifolia</i> L.	/	/	0.4	T	VCo
<i>Veronica</i> sp	/	/	4		-
<i>Vicia hirsuta</i> (L.) Gray	/	/	3	T	Co
<i>Vicia sativa</i> L.	/	/	2	T	Co
<i>Vicia</i> sp	/	/	1		-
<i>Vicia tetrasperma</i> (L.) Schreb.	/	/	0.4	T	Nd
<i>Viola</i> sp	1	4	2		-
<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray	0.4	1	/	T	Nd
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.	2	28	0.4	T	Ra

Appendix D. Seed distribution in road verges and arable field areas. Species are classified according to their presence – indicated by a cross – in (i) road verge areas only, (ii) both road verge and arable field areas, (iii) arable field areas only. The life-form of each species are given according to Jauzein (1995). T: therophyte, G: geophyte, H: hemicryptophyte and P: phanerophyte species. The classification of each species as an agricultural weed (i.e. weed status) is based on the frequency of occurrence of each species in arable fields in France (Mamarot and Rodriguez, 2011) and also on their occurrence in the French department of Indre-et-Loire (pers. obs.), VCo: very common weeds; Co: common weeds; Ra: rare weeds; Nd; not determined (i.e. frequency of occurrence unknown); -: classification not possible at the genus level. Nomenclature chosen according to the French taxonomic reference TAXREF v8. (n = 252 in total).

Classification	Species	Road verge areas		Arable field areas		Life-form	Weed status	
		Berm	Embankment	Crop edge	Field margin			
Road verge	<i>Senecio</i> sp	X				T	-	
	<i>Pastinaca sativa</i> L.	X				T	Ra	
	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke	X				H	Ra	
	<i>Lactuca serriola</i> L.	X				T	Co	
	<i>Rumex</i> sp	X				H	-	
	<i>Silene latifolia</i> Poir.	X				H	Co	
	<i>Aethusa cynapium</i> L.	X				T	Co	
	<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.	X				H	Nd	
	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb.	X				T	Ra	
	<i>Carex hirta</i> L.	X	X			G	Ra	
	<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) P.Beauv.	X	X			H	Nd	
	<i>Tripleurospermum inodorum</i> Sch. Bip.	X	X			T	VCo	
	<i>Heracleum sphondylium</i> L.		X			H	Ra	
	<i>Rumex obtusifolius</i> L.		X			H	Co	
	<i>Papaver rhoeas</i> L.		X			T	Co	
	<i>Polygonum aviculare</i> L.		X			T	VCo	
	<i>Lamium purpureum</i> L.		X			T	Co	
	<i>Valerianella locusta</i> f. <i>carinata</i> (Loisel.), Devesa, J. López & R. Gonzalo		X			T	Co	
	Road verge and field	<i>Viola</i> sp	X		X		T	-
		<i>Lolium perenne</i> L.	X	X		X	H	VCo
<i>Urtica dioica</i> L.		X	X		X	H	Ra	
<i>Holcus lanatus</i> L.		X	X		X	H	Nd	
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski		X	X	X	X	G	Co	
<i>Dactylis glomerata</i> L.		X	X	X	X	H	Nd	
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.		X	X	X	X	H	Co	
<i>Holcus mollis</i> L.		X	X	X	X	G	Nd	
<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.		X	X	X	X	G	Co	
<i>Rumex thyrsoiflorus</i> Fingerh.		X	X	X	X	H	Nd	
<i>Rumex acetosa</i> L.		X	X	X	X	H	Ra	
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill		X	X	X	X	T	VCo	
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski		X	X	X	X	T	Co	
<i>Juncus bufonius</i> L.		X	X	X	X	T	Ra	
<i>Poa trivialis</i> L.		X	X	X	X	T	Ra	
<i>Poa pratensis</i> L.		X	X	X	X	H	Nd	
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	X	X	X	X	H	Nd		
<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.	X	X	X	X	T	VCo		

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

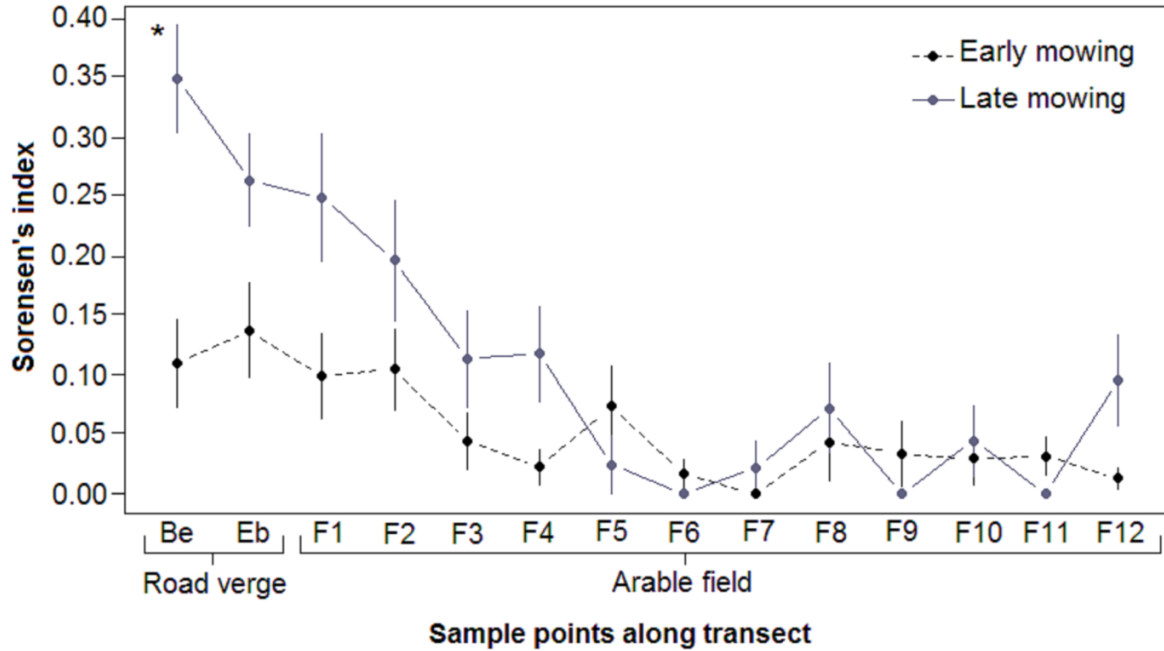
	<i>Festuca rubra</i> L.	X	X	X	X	H	Nd
	<i>Lolium multiflorum</i> Lam.	X	X	X	X	T	VCo
	<i>Poa annua</i> L.	X	X	X	X	T	Co
	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.ex J.Presl &C.Presl	X	X	X	X	H	Co
	<i>Bromus hordeaceus</i> L.		X	X	X	T	Co
	<i>Galium aparine</i> L.		X	X	X	T	VCo
	<i>Geranium dissectum</i> L.		X	X	X	T	VCo
	<i>Rumex crispus</i> L.		X		X	H	VCo
	<i>Geranium rotundifolium</i> L.		X	X	X	T	VCo
	<i>Geranium</i> sp		X		X	T	-
	<i>Senecio vulgaris</i> L.		X	X	X	T	VCo
	<i>Betula pendula</i> Roth		X		X	P	Nd
	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.		X	X	X	T	Ra
	<i>Lamium</i> sp		X		X	T	-
	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.			X		T	Co
	<i>Carex spicata</i> Huds.			X		G	Nd
Field	<i>Epilobium tetragonum</i> L.			X	X	H	Co
	<i>Avena sterilis</i> L.			X	X	T	Co
	<i>Bromus racemosus</i> L.				X	T	Ra
	<i>Festuca</i> sp				X	H	-
	<i>Tragopogon pratensis</i> L.				X	T	Nd
	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray				X	T	Nd
	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.				X	H	Co

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

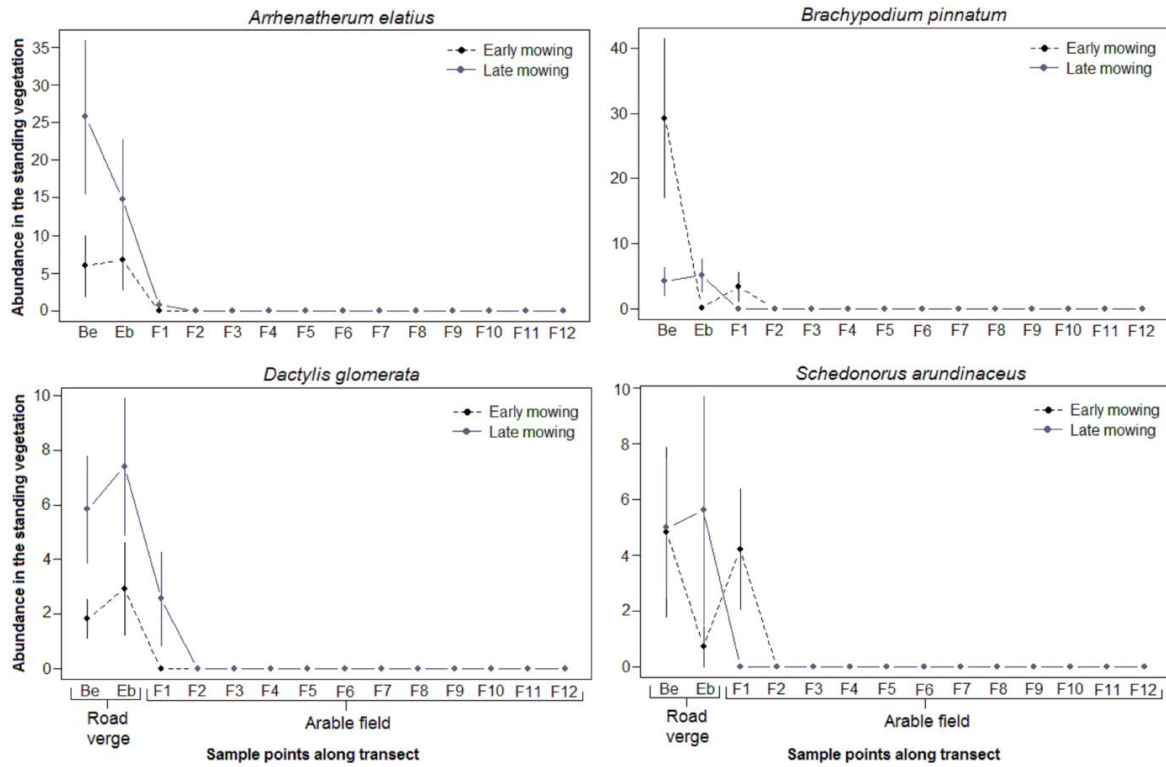
Appendix E. Influence of the mowing period on the number of seeds trapped at each sample point (n = 9 per mowing period). Generalised linear mixed models with a random intercept field effect were used, the estimated coefficient and standard error is indicated for the late mowing condition. Adjusted P-value based on generalised linear mixed models and FDR procedure is specified, ‘.’P_{adj.} < 0.1, *P_{adj.} < 0.05, **P_{adj.} < 0.01, ***P_{adj.} < 0.001, n.s.: non-significant. (n = 252 in total).

Areas studied		Sample points	Late mowing (mean ± SE)
Road verge areas	Berm	Be	1.77 ± 0.23 ***
	Embankment	Eb	0.98 ± 0.43 ‘.’
	Crop edge	F1	-0.82 ± 0.45 ^{ns}
Arable field areas	Field margin	F2	-0.88 ± 0.78 ^{ns}
		F3	-0.61 ± 0.8 ^{ns}
		F4	-0.79 ± 0.74 ^{ns}
		F5	-0.44 ± 1.06 ^{ns}
		F6	-1.23 ± 1.13 ^{ns}
		F7	0.002 ± 0.38 ^{ns}
		F8	-0.38 ± 0.37 ^{ns}
		F9	-1.32 ± 0.56 ‘.’
		F10	-0.69 ± 0.55 ^{ns}
		F11	-1.18 ± 0.4 *
F12	0.19 ± 0.41 ^{ns}		

Appendix F. Influence of the mowing period on Sorensen's similarity index between BSV and seed rain at each sample point (n = 9 per mowing period). Black dashed lines: mean abundance and standard error under early mowing, grey solid lines: mean abundance and standard error under late mowing. From left to right, Be: berm, Eb: embankment, F1: crop edge, F2-F12: field margin sample points. Significant adjusted P-value based on linear mixed models and FDR procedure is indicated, * $P_{adj.} < 0.05$. (n = 252 in total).



Appendix G. Influence of the mowing period on the abundance of the most frequent species observed in BSV at each sample point (n = 9 per mowing period). Species are presented with different scales on the y-axis for clarity (results are mean and standard error). Black dashed lines: early mowing, grey solid lines: late mowing. Be: berm, Eb: embankment, F1: crop edge, F2-F12: field margin sample points. (n = 252 in total).



2 Le matériel de fauche augmente-t-il la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ ?

Résumé

L'objectif de cette étude était d'explorer les effets du matériel de fauche sur les patrons de dispersion des graines sur les bords de route et les bords de champ cultivés adjacents, situés dans le Centre-ouest de la France.

Pour ce faire, nous avons développé deux techniques de suivi de graines, (i) la coloration de fruits et de diaspores de plusieurs espèces composant la végétation exprimée, et (ii) la conception de fausses plantes contenant une quantité estimée de graines colorées. Pour cette dernière expérimentation, nous avons aussi testé les effets du type de graine et de la taille des plantes, en utilisant trois morphologies et deux hauteurs. Après avoir collecté les graines au moyen de pièges, le centre des patrons de dispersion des graines a été calculé en estimant les centroïdes et les centres de gravité de chaque espèce. Pour identifier les effets du matériel de fauche sur les patrons de dispersion, nous avons estimé la distance de dispersion moyenne depuis le bord de route et l'angle de déviation moyen à partir de la direction du fauchage pour chaque patron de dispersion.

Les graines colorées *in-situ* ont été détectées à une distance de 1 à 4,5 mètres des bords de route, avec un angle de déviation de 1 à 140°. Les graines des fausses plantes avaient une distance de dispersion moyenne plus élevée allant de 2 à 9,5 mètres, et un angle de déviation plus faible de -90° à 0°. La distance moyenne de dispersion était comparable pour le centroïde de graines de forme allongée appartenant à deux grandes fétuques étudiées sous les deux techniques.

Bien que la faucheuse soit revêtue de protections, nos recherches ont démontré que la machine de fauche utilisée en bord de route peut contribuer à la dispersion des graines dans la direction des parcelles cultivées adjacentes. Nous pensons que l'utilisation de fausses plantes pourrait être une méthode efficace pour étudier la dispersion des graines et proposons une amélioration de cette technique.

Article soumis à Plant Ecology

Does mowing machinery increase seed dispersal from road verges to arable fields? A test of two methods of seed tracking

Clémence Chaudron^{*}, Francis Isselin-Nondedeu
Université François Rabelais, UMR CNRS 7324 CITERES, IPAPE, 33 avenue Ferdinand de Lesseps, 37200 Tours, France

^{*}Corresponding author. E-mail address: chaudron.c@gmail.com, Telephone number: +33 2 47 36 70 92

Acknowledgements This study was funded by the Région Centre Council and approved by Vegepolys. We thank L. Frindel, N. Bonvallet, M. Thomas, V. Bouthonnier, M. Guimier and L. Albert for their help in the field survey; L. Ridet for his help in the planning of the experiment and A. Mullot whose land was involved for letting us work in his field.

Abstract

The aim of this study was to explore the effects of mowing machinery on seed dispersal patterns in roadsides and adjacent arable field margins in Central western France. We developed two techniques to track seeds, (i) by marking fruiting and diaspores of several species within the standing vegetation and (ii) by making fake plants which contained known estimated quantities of marked seeds. With this last experimental design, we also tested the effects of seed types and height of plants, using three seed morphologies and two heights. After collecting seeds from seed traps, the centre of seed shadows was calculated with the centroids and the gravity centres for each species. We estimated a mean distance of dispersal from roadsides and a mean deviation angle from the direction of the mowing for each centre of seed shadows to determine effects of mowing. Seeds coloured in-situ were detected from 1 to 4.5 meters away from roadsides with deviation angles from the mowing machinery ranging from 1° to 140°. Seeds contained in fake plants had higher mean distance of dispersal from 2 to 9.5 meters and lower deviation angles from -90° to 0°. The mean distance of dispersal was comparable for the centroid of elongated seeds belonging to two tall fescues tracked with both techniques. Our findings demonstrated that the mowing machinery used along roads can play a role in projecting seeds in the direction of adjacent arable fields. We suggest that fake plants method can provide a valuable way of studying seed dispersal.

Keywords: Seed dispersal, Mower, Road verges, Field margins, Seed shadows, Seed traits

2.1 Introduction

Understanding plant dispersal is crucial for addressing questions about population and community dynamics (Levine & Murrell 2003). Dispersal is known as the process of a propagule moving through space and time from the separation from the parent plant to a landing point. Propagule release from the parent plant can be passive, involving gravity, active, for instance with structural adaptations allowing propulsion, or can be ensured by diverse agents such as wind, water, desiccation, animals, machinery and vehicles. Considering dispersal mediated by humans, vectors can be diverse and efficient in dispersing seeds far away from the parent plants (Petit et al. 2013; Pickering & Mount 2010; Pickering et al. 2011), for example the most known and studied vectors are clothing (Pickering et al. 2011), footwear that can transport seeds over 5 km (Clifford 1956; Ware et al. 2012), motor vehicles like cars which have proved to disperse viable seeds and on some situation 250 km away from the initial site (Taylor et al. 2012; Von der Lippe et al. 2013; Zwaenepoel et al. 2006), or non-motorized vehicles like bikes where seeds can be stick on tires and then easily transported from 50 to 500 meters away (Weiss et al. 2016). In agricultural landscapes as for example motor vehicles can also promote seed dispersal along roads hence ensuring connectivity at the landscape scale network (Auffret & Cousins 2013). Harvester machines can also disperse seeds in the direction of cultivation (Bischoff 2005; Rew et al. 1996). Mowing management of road verges vegetation by machinery can also influence seed dispersal patterns by transporting seeds along roads (Vitalos & Karrer 2009) and increasing their dispersal from fields to fields (Strykstra et al. 1997). To our knowledge interactions between mowing and seed traits and morphology have little been considered. Seed mass is known to be inversely correlated to dispersal distance, the lighter being dispersed farther (Tackenberg et al. 2003). However, Thomson et al. (2011) found in their review that seed dispersal distances were principally determined by the height of the parent plants than by seed mass.

The spatial pattern of landing seeds is then represented by the different quantities of propagules scattered away from the parent plants at different locations and by the different vectors. Several methods are commonly used to measure spatial dispersal of seeds, whether direct – i.e. by trapping or tracking - or indirect through genetic measures (Bullock et al. 2006; Nathan et al. 2003). Trapping methods allow to quantify propagules deposited at a particular location, irrespective of the dispersal vector (Bullock et al. 2006), while tracking is generally specific to a particular vector such as bird species (Pons & Pausas 2007), as well as vehicles (Taylor et al. 2012). Tracking propagules implies that dispersers or propagules are

followed, potentially in real time (Skarpaas et al. 2004), from a source point to a final point where conditions for germination can be appropriate. Methods of seed tracking used different seed tagging techniques such as magnet locators (Alverson & Diaz 1989), radioactive marking (Vander Wall et al. 2006), wire tin-tagging and thread-marking (Xiao et al. 2006) and colour marking (Aerts et al. 2006; Isselin-Nondedeu et al. 2006; Lemke et al. 2009).

In this study, we tested the effects of road verge mowing on the dispersal of seeds and asked whether (1) mowing machine increase seed dispersal from road verges to adjacent arable field margins? and (2) Do seed dispersal patterns differ between species of the mown standing vegetation? We developed and tested two simple techniques for tracking the seeds of several species within the standing vegetation and of fake plants containing an estimated quantity of marked seeds. Seeds were tracked in the adjacent field by collecting seeds from seed traps. For each species and both methods, we thus measured a mean deviation angle from the mowing machinery and a mean dispersal distance from the road verge. We also examined whether there was a link between seed characteristics and morphology with seed dispersal pattern under mowing. We assumed that mowing can increase (1) the dispersal distance from road verges to field margins particularly, and (2) the mean deviation angle from the mowing direction.

2.2 Material and Methods

2.2.1 Study sites

The study was conducted in central-western France, (Indre-et-Loire department), at one road verge close to an arable field sown with winter wheat (47°05' N, 1°10' E). Annual rainfall is 695.6 mm, minimum mean temperature is 1.9°C in February and maximum mean temperature is 25.5°C in July (MétéoFrance; www.meteofrance.com). The sampling day occurred the 27th of June, from 13 to 21 p.m, according to the mowing period. During this period, rainfall was null, mean temperature was 21.98°C (± 0.89 SD) and mean wind ranged from 2 to 10 km.h⁻¹ (Infoclimat database; www.infoclimat.fr).

2.2.2 Experimental design

In order to measure the spatial patterns of seeds we combined two methods both set up at the same road verge.

2.2.2.1 Technique 1: fake plants with coloured seeds

Most techniques involved tagging or painting the entire fruits or several dispersal units at the same time, because it is difficult to attain the dispersal unit only or the seeds. For this purpose, we designed fake plants which can be “planted” within the standing vegetation and mown. In addition, we filled their fake fruits with a known quantity of coloured seeds.

We selected seeds of three species that can be found in roadside vegetation, and with seeds easily found in the market. They differ in term of diaspore form and length: *Triticum aestivum* (elongated diaspore, on average: 7 mm length x 3 mm width and 2.80 mg dry mass), *Festuca rubra* (elongated diaspore, 6 mm length x 1 mm width and 0.44 mg dry mass) and *Panicum miliaceum* (a spherical diaspore of 3 mm length x 2.6 mm width, and 3.28 mg dry mass). Sixty samples of 2 or 1 g of seeds for each species were made, i.e. 2 g of *T. aestivum* (45 seeds on average), 1 g of *F. rubra* and *P. miliaceum* (110 and 450 seeds on average respectively). For each species, the 60 samples were divided into 6 groups and coloured with fluorescent and shiny paints (i.e. 18 colours, ESM 1) applied with a spraying gun of 0.3 mm needle size (Von der Lippe et al. 2013).

Each seed sample was then enclosed in fake fruits made of tissue of density $11 \pm 1 \text{ g.m}^{-2}$ which were enclosed and fixed with staples at the base of a cone made of paper (9 cm height, 5 cm radius, Figure 27a). Each cone was then fixed with adhesive tape on the top of one reed stem, the overall forming a « fake plant » (Figure 27a). We made 60 fake plants for each of the three species, and tested two types. A small-sized type of 15 cm height, and a tall-sized type of 60 cm height (Figure 27b). Thirty fake plants of each size were thus tested with each species seeds.

Three blocks of 3 x 0.5 m were placed 3 m apart along the berm (i.e. the area between the safety zone and the ditch,

Figure 28b). Within each block, 20 fake plants of each species were planted at random into the soil (i.e. 10 small fake plants of one colour and 10 tall fake plants of another colour, Figure 27b, colours used are given in the ESM 1). Colours within each block were chosen in order to avoid confusions between species, between fake plants and between blocks (2 colours for each species per block, 6 colours per block, 18 colours in total, ESM 1).

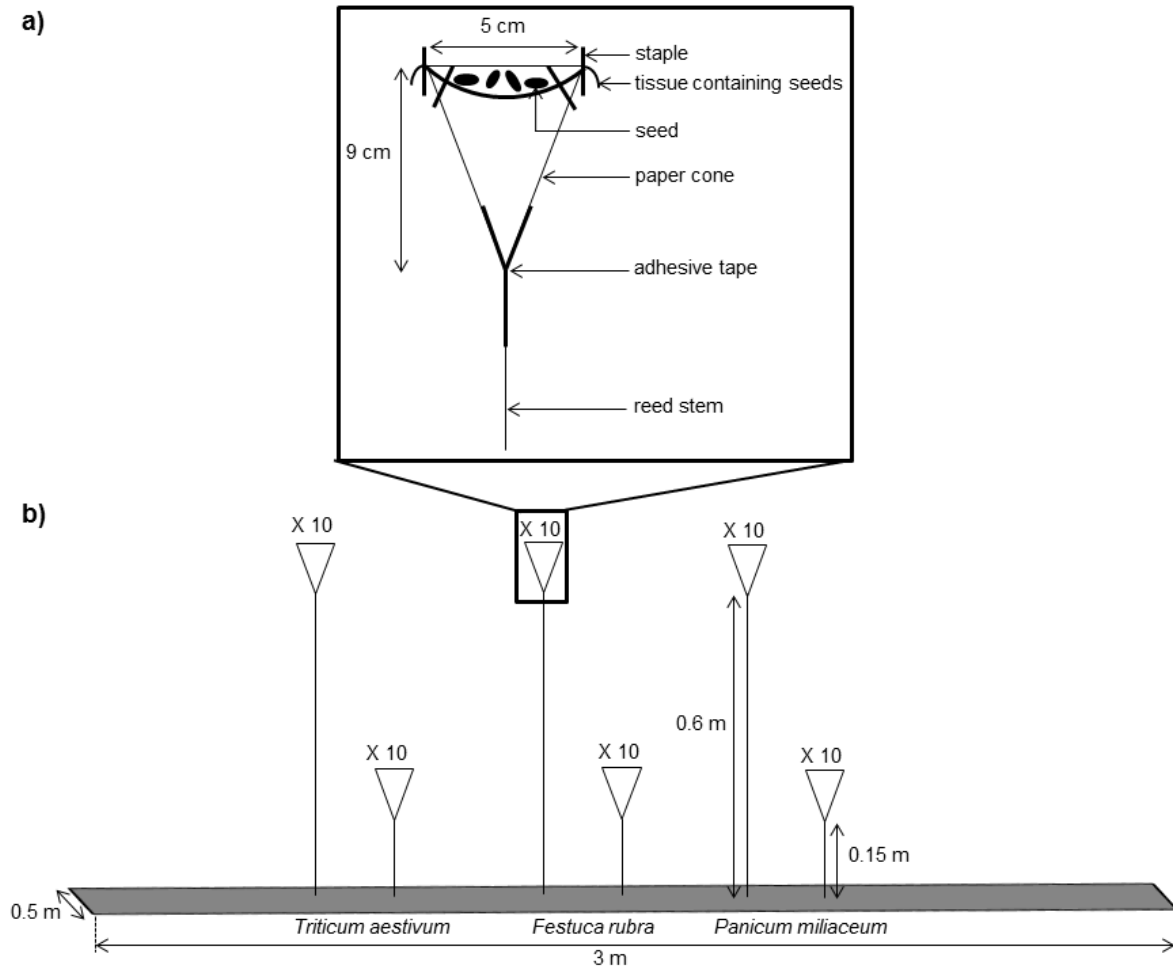


Figure 27 : Fake parent plants within block. a) Design of fake fruits of one plant and b) Set up of the fake plants of the three species within one block.

2.2.2.2 Technique 2: in-situ marking of diaspores

We applied the colouring directly on mature fruits and dispersal structures of species growing in the berm. Colouring in situ was made the 27th of June just prior to the beginning of the mowing. Thus, we marked 16 species in the block 1, 12 species in the block 2 and 13 species in the block 3 (Species are listed in ESM 2) and this was made on about 10 individuals for rare species, approximately 20 and 50 individuals for frequent species and abundant species respectively (see ESM 2 for details).

Three different colours were used (i.e. one colour per block, ESM 1) and the diaspores of each individuals were marked with spraying gun of 0.3 mm needle size (Von der Lippe et al. 2013). Two sides of the diaspores were coloured at a distance of 10 cm from the individuals to avoid colouring diaspores outside of the block. In order to examine possible links between

seed characteristics and dispersal pattern under mowing, we collected a minimum of 20 diaspores in the neighbouring vegetation for species which were in at least two blocks. Thus, we measured seed dry mass and specified shape and morphological characteristics (Tableau 17). Hereafter, for convenience, we will use the word “seed” instead of the real unit “diaspore”.

Tableau 17 : Mean dry mass and morphological characteristics for most abundant seeds coloured in-situ. The total number of seed trapped for each species during the experiment is specified in the right column.

Species	Mean weight (mg)	Morphology		Total seed number
		Shape	Ornamentations	
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2.46	Elongated	Beard at the base of the lemma, long and curve awn	286
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1.52	Elongated	Medium awn	396
<i>Bromopsis erecta</i>	3.64	Elongated	Medium awn	85
<i>Bromus hordeaceus</i>	2.57	Elongated	Medium awn	46
<i>Dactylis glomerata</i>	0.51	Elongated	Small awn	1206
<i>Galium aparine</i>	4.72	Spherical	Hooked	35
<i>Holcus lanatus</i>	0.32	Elongated	Small awn	157
<i>Poa pratensis</i>	0.19	Elongated	No awn	57
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	0.78	Elongated	Small awn	2440

2.2.3 Vegetation mowing

Twenty-seven meters of the berm was mown by mowing machinery usually used by local state agents (Thénon 560 PL, 70-horsepower). The mowing machinery was attached to a 90-horsepower tractor (CLAAS-ARION 410). The rotor was fitted with 120 flails which had a rotational speed of 3000 rpm. The cutting width was 1600 mm and the height of the stubble after cutting was 7 cm. The machinery began to mow 6 m before block 1 and stopped 6 m after block 3 (Figure 28a).

2.2.4 Seed sampling

Patterns of seed dispersal were investigated along 55 transects perpendicular to the road and regularly placed every 0.5 m (Figure 28a). Transects positioned 6 meters before the first block crossed the berm, the ditch and the embankment while all other transects stretched 6 m into the field margin (Figure 28a). Before the block 1, we did not set up transects into the field margin because first tests highlighted that the machinery dispersed few plants material in the opposite direction of the mowing and because of time constraint.

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

Along each transect, sticky traps were positioned regularly every 0.5 m except within experimental blocks (Figure 28a). The traps were made with 140 mm diameter plastic plates each containing a paper filter coated with grease and fixed to the soil with skewer metallic pegs. Two traps were placed within the berm, four traps within the ditch, one trap within the embankment, one trap within the crop edge and 12 traps within the field margin (Figure 28b). A total of 949 traps were fixed on the ground the day prior to the mowing and were collected just after the mowing. All coloured seeds were then identified to the species level and counted in laboratory under a binocular microscope.

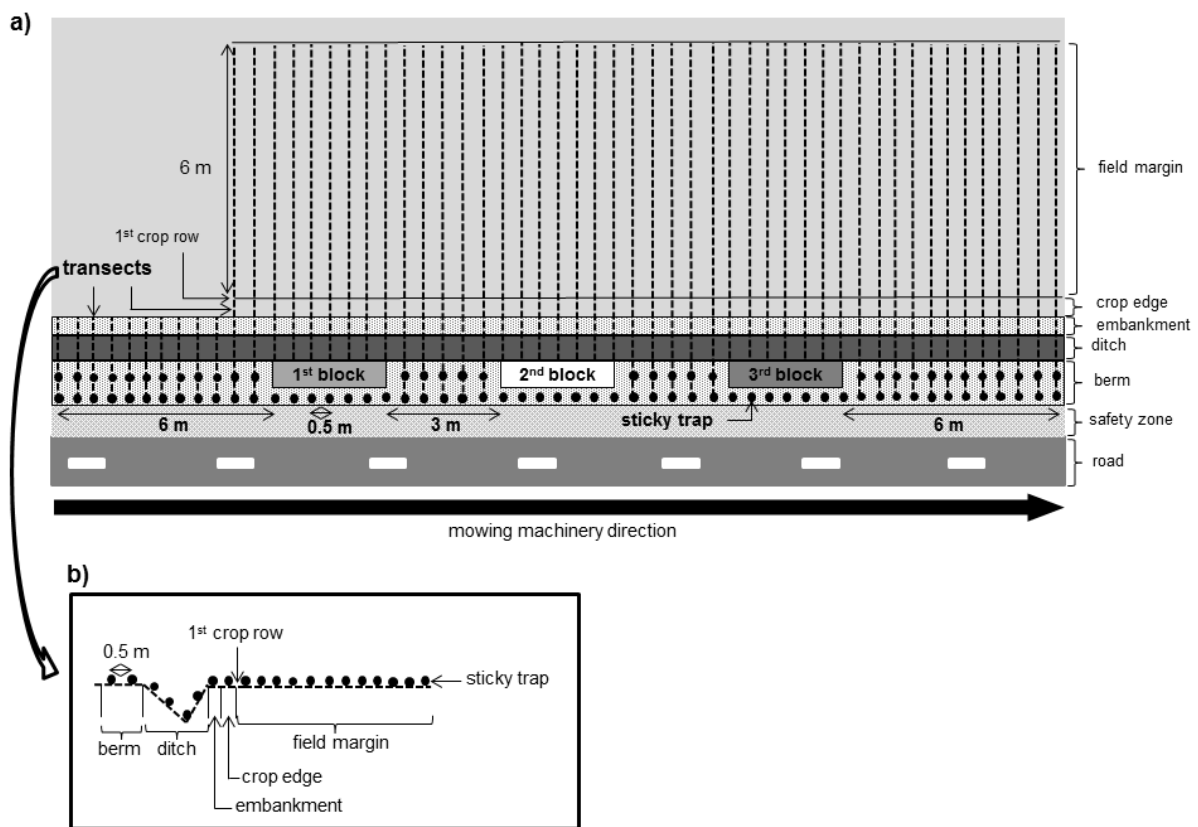


Figure 28 : Design sampling of seed dispersal patterns. a) Top view of the site including the three blocks and the transects crossing the road verge and the first meters in the arable field and b) Position of sticky traps along one transect crossing the berm, ditch, embankment, crop edge and field margin.

2.2.5 Analysis of spatial pattern

For seeds coloured in-situ, we only retained species for which the number of seeds trapped was at least 35 and those for which their parent-plants occurred in at least two blocks (i.e. 9 species, Tableau 17 et ESM 2).

The centroid and the gravity centre of each species and height of fake plants were computed for each block by using the R software (R Development Core Team 2013) and the SDMTools package. The centroid referred to as the mean value of x and y coordinates of seeds trapped (Bischoff 2005) while the gravity centre was obtained by weighting the x and y coordinates by the number of seeds in each trap.

We estimated the distance of dispersal of each species by calculating the length of the vector joining the centre of each block and the centroid or the gravity centre (ESM 3). We then calculated the deviation angle between the mowing direction and each vector of dispersal (ESM 3). These two metrics were obtained using Pythagoras.

2.3 Results

For seeds coloured in-situ, a total of 5132 seeds were trapped, corresponding to 20 species. The 9 species retained for the analyses contributed to 92% of all seeds trapped (4708) and *Schedonorus arundinaceus* was the most abundant species (2440 seeds, 52%, Tableau 17). The mean seed weight of these nine species ranged between 0.19 and 3.64 mg. Eight species had elongated seeds and contributed to 91% of all seeds trapped, while only *Galium aparine* had spherical diaspore (Tableau 17). Considering mean distance of dispersal per block, both gravity and centroid centres of seed shadows showed higher values in block 1 than block 2 and 3, while deviation angles decreased (Tableau 18). Deviation angles of gravity centres were on average higher than those of centroids, i.e. $\alpha > 14^\circ$ for centroids and $\alpha > 30^\circ$ for gravity centres (Tableau 18). Concerning the dispersal distances measured by the centroids, *S. arundinaceus* had the highest distance of dispersal ($D = 4.52$ m in block 2) whereas *Brachypodium sylvaticum* and *G. aparine* had the shortest distances ($D = 1.06$ m both in block 1). For the deviation angles measured by centroids, *G. aparine* had the highest deviation angles in block 1 but the shortest in block 2 ($\alpha = 135$ and 8.82° respectively). For gravity centres, *G. aparine* had the highest distance of dispersal ($D = 3.17$ m in block 2), *S. arundinaceus* had the shortest ($D = 0.93$ m in block 1) while *B. sylvaticum* had the highest deviation angles in block 1 but the shortest in block 3 ($\alpha = 147.99$ and 0.91° respectively, Tableau 18). *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *G. aparine*, *Holcus lanatus*, *Poa*

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

pratensis and *S. arundinaceus* had on average the highest distance of dispersal (i.e. $D > 2$ m for centroids while slightly less for gravity centres, Tableau 18). On the contrary, centroids of *B. sylvaticum*, *Bromopsis erecta* and *Bromus hordeaceus* had a distance of dispersal less than 2 m (Tableau 18).

Tableau 18 : Distance (D, in meter) and deviation angles α ($^{\circ}$) between centroids or gravity centres of seed shadows and each centre of the block for seeds coloured in-situ. The mean and standard deviation of distances and angles within blocks and among blocks are given. For both centroid and gravity centre, highest and shortest distance of dispersal and deviation angles among blocks and species are in bold.

	Block 1				Block 2				Block 3				Total			
	Centroids		Gravity centres		Centroids		Gravity centres		Centroids		Gravity centres		Centroids		Gravity centres	
	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α
Seeds coloured in-situ																
<i>Arrhenatherum elatius</i>	1.35	47.82	1.01	67.55	2.92	17.74	1.92	26.10	2.22	12.99	2.38	8.62	2.16 ± 0.79	26.18 ± 18.89	1.77 ± 0.70	34.09 ± 30.27
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	1.06	131.19	1.44	147.99	1.49	26.57	0.94	41.82	2.09	16.53	2.36	0.91	1.55 ± 0.52	58.10 ± 63.50	1.58 ± 0.72	63.57 ± 75.91
<i>Bromopsis erecta</i>	1.26	69.44	1.29	91.91	1.46	30.96	1.53	22.38	2.39	12.09	2.21	11.59	1.70 ± 0.60	37.50 ± 29.29	1.68 ± 0.48	41.96 ± 43.59
<i>Bromus hordeaceus</i>	1.68	51.58	1.75	65.41	1.33	41.19	1.22	39.47	NA	NA	NA	NA	1.51 ± 0.25	46.39 ± 7.35	1.49 ± 0.37	52.44 ± 18.34
<i>Dactylis glomerata</i>	2.52	23.03	1.39	37.81	2.70	20.82	1.05	57.78	2.39	16.02	2.45	11.47	2.54 ± 1.56	19.96 ± 3.58	1.63 ± 0.73	35.69 ± 23.23
<i>Galium aparine</i>	1.06	135	1.29	140.60	3.67	8.82	3.17	8.56	1.68	26.57	1.80	21.80	2.14 ± 1.36	56.80 ± 68.31	2.09 ± 0.97	56.99 ± 72.71
<i>Holcus lanatus</i>	1.63	42.71	1.27	52.63	3.12	9.21	2.54	10.08	1.80	33.69	1.57	32.01	2.18 ± 0.82	28.54 ± 17.33	1.79 ± 0.66	31.57 ± 21.28
<i>Poa pratensis</i>	NA	NA	NA	NA	2.73	20.10	2.06	28.23	1.68	34.22	1.65	37.30	2.21 ± 0.74	27.16 ± 9.98	1.86 ± 0.29	32.77 ± 6.41
<i>Schedonorus arundinaceus</i>	3.24	16.76	0.93	106.84	4.52	9.88	1.72	23.35	2.88	15.90	2.64	15.75	3.55 ± 0.86	14.18 ± 3.75	1.76 ± 0.86	48.65 ± 50.54
Total (mean ± SD)	1.73 ± 0.77	64.69 ± 45.29	1.30 ± 0.25	88.84 ± 40.41	2.66 ± 1.08	20.59 ± 10.95	1.79 ± 0.73	28.64 ± 15.66	2.14 ± 0.42	21.00 ± 9.11	2.13 ± 0.40	17.43 ± 12.24				

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

For the fake plants, on the 36 300 seeds approximately coloured, 400 seeds were trapped including 349 seeds of *Festuca rubra*, 46 of *Triticum aestivum* and 5 of *Panicum miliaceum*. Globally, main differences between blocks also concerned deviation angles. Except for one seed of *P. miliaceum*, dispersal occurred predominantly in the direction of mowing (i.e. on average $\alpha < 5^\circ$ for both centroid and gravity centre 19). Considering mean distance of dispersal per block, both centres of seed shadows and deviation angles showed no clear pattern (Tableau 19). Considering both centres of seed shadows, short plants with seeds of *P. miliaceum* had the highest distance of dispersal in blocks 1 and 2 ($D = 9.51$ m), but tall plants had the shortest distance of dispersal in block 2 ($D = 0.5$ m). In addition, tall plants with seeds of *P. miliaceum* had the highest deviation angle ($\alpha = -90^\circ$ in block 2). The tall fake plants with seeds of *F. rubra* in blocks 1 and 3, short plants with *F. rubra* seeds in block 3, short plants with *T. aestivum* seeds in blocks 1 and 3 and tall plants with *T. aestivum* seeds in block 1 all had the shortest deviation angles ($\alpha = 0^\circ$, Tableau 19). Considering *F. rubra* and *T. aestivum*, their distance of dispersal was on average upper than 3.62 m for centroids and upper than 2.93 m for gravity centres (Tableau 19). For gravity centres, deviation angles appeared on average higher for *F. rubra* than *T. aestivum*. Considering different heights of fake plants, short plants of *F. rubra* had on average a higher distance of dispersal and a higher deviation angle (except for α of gravity centre, Tableau 19). The same tendency was observed for centroids of *T. aestivum* while the gravity centre of tall fake plants had on average a higher distance of dispersal but a lower deviation angle (Tableau 19).

Tableau 19 : Distance (D, in meter) and deviation angles α ($^{\circ}$) between centroids or gravity centres of seed shadows and each centre of the block for fake plant method. The mean and standard deviation of distances and angles within blocks and among blocks are given. Two heights of fake plants were tested H1: 0.15 m height, H2: 0.60 m height. For both centroid and gravity centre, highest and shortest distance of dispersal and deviation angles among blocks and species are in bold.

	Block 1				Block 2				Block 3				Total				
	Centroids		Gravity centres		Centroids		Gravity centres		Centroids		Gravity centres		Centroids		Gravity centres		
	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	D	α	
Fake plants																	
<i>Festuca rubra</i> H1	6.29	6.84	4.22	9.09	7.01	3.07	5.97	3.08	2	0	2	0	5.1 ± 2.71	3.30 ± 3.43	4.06 ± 1.99	4.06 ± 4.62	
<i>Festuca rubra</i> H2	2	0	2	0	3.7	4.84	1.25	12.93	5.17	0	7.16	0	3.62 ± 1.59	1.61 ± 2.79	3.47 ± 3.22	4.31 ± 7.47	
<i>Panicum miliaceum</i> H1	9.51	3.01	9.51	3.01	9.51	3.01	9.51	3.01	2.76	5.19	2.76	5.19	7.26 ± 3.90	3.74 ± 1.29	7.26 ± 3.90	3.74 ± 1.29	
<i>Panicum miliaceum</i> H2	NA	NA	NA	NA	0.5	-90	0.5	-90	NA	NA	NA	NA	0.5	-90	0.5	-90	
<i>Triticum aestivum</i> H1	5.83	0	1.1	0	5.19	5.53	5.19	5.53	2.5	0	2.5	0	4.51 ± 1.77	1.84 ± 3.19	2.93 ± 2.08	1.84 ± 3.19	
<i>Triticum aestivum</i> H2	NA	NA	NA	NA	5.56	2.29	4.68	1.23	2.25	0	2.38	0	3.91 ± 2.34	1.15 ± 1.62	3.53 ± 1.63	0.62 ± 0.87	
Total (mean ± SD)	5.91 ± 3.08	2.46 ± 3.25	4.21 ± 3.77	3.03 ± 4.29	5.25 ± 3.04	-11.88 ± 38.29	4.52 ± 3.30	-10.70 ± 39.07	2.94 ± 1.28	1.04 ± 2.32	3.36 ± 2.14	1.04 ± 2.32					

2.4 Discussion

In this work we investigated the understudied effects of mowing machinery on the dispersal of seeds along roadside vegetation and from roadside to adjacent arable fields. We tested the effects by setting up two original methods for tracking the seeds from the mown parent plants to the landing sites. We experimentally demonstrated that mowing had a light influence on the dispersal and seed shadow of several species growing on roadsides

Although the direction of mowing is parallel to the road and the mower is protected, both experiments allowed to track seeds and to detect seeds from one to 4.5 meters away from the roadsides where diaspores of the species were marked, with quite important deviation angles ranging from 1° to 140° . The trial with fake plants allowed us to find seed shadows with higher mean distance of dispersal, from 2 to 9.5 meters, and lower deviation angles, from -90° to 0° .

These results support previous studies that showed that several anthropogenic disturbances associated to roads influenced seed dispersal patterns such as: the increase of longitudinal and lateral movements of seeds due to airflow of vehicles (Von der Lippe et al. 2013), the transport of seeds through mud attached to vehicles (Zwaenepoel et al. 2006) and the transport of seeds by mower (Vitalos & Karrer 2009). While it has been shown that different parts of a mowing machine can transport seeds (Strykstra et al. 1997), in addition we found that the machine can also play a role in projecting seeds in the direction of adjacent fields.

With the in-situ colouring method, the number of seeds trapped was particularly high (5132), and more important than the quantity of seeds trapped during a previous study in a neighbour site (4939 seeds after 3 months, Chaudron et al, 2016). This highlights the influence of mowing machine on seed dispersal. When we consider the morphology of diaspores, the results showed that the majority of species found in the seed traps after the mowing were Poaceae. This in agreement with (Hensen & Müller 1997; Rabinowitz & Rapp 1981) who found that Poaceae under controlled environment were good aerial dispersers. They estimated the dispersal ability of several species of Poaceae by releasing diaspores from 1 to 4.2 meters height with or without simulated winds and observed maximum dispersal distances between 0.11 to 0.46 m, and 0.22 to 2.50 m. Under the influence of mowing, we observed higher distances of dispersal that ranged between 1.06 and 4.52 m for centroids and 0.93 and 2.64 m for gravity centres. Even if we consider that painting the seeds increased their weight and their terminal velocity (Von der Lippe et al. 2013), our results support the fact that the mowing machine increased the distance of dispersal of these species either because of the

projecting effect of the rotating blades or by the related blowing air stream. It is noticeable, that this latter factor has been experimentally tested by Hensen & Müller (1997). We observed that *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Galium aparine*, *Holcus lanatus*, *Poa pratensis* and *Schedonorus arundinaceus* had on average a relatively high distance of dispersal. For *D. glomerata*, *Holcus lanatus*, *P. pratensis* and *S. arundinaceus*, this could be related to their low weight, as previously suggested (Greene & Johnson 1993; Venable & Brown 1988). Considering *A. elatius*, we could suppose that its long and curve awn and the beard at the base of the lemma may favoured its dispersal, while the spherical seeds of *G. aparine* might more easily roll, although its hooked bristles could limit this pattern.

Despite the protection provided by the deck assembly (that enclosed the blades), we assumed that the mowing machine could also increase the deviation angle from the mowing direction, which was confirmed by position of centroids (i.e. on average $\alpha > 14^\circ$) and gravity centres (i.e. on average $\alpha > 30^\circ$), revealing a dispersal in the direction of the field margin. Deviation angles of gravity centres were on average higher than those of centroids, suggesting that a majority of seeds were dispersed in a preferential direction. Nevertheless, these differences between angles could have been increased by a potential sticky effect of the paint during the colouring of diaspores in relatively dense vegetation. In addition, we observed higher dispersal distances and deviation angles for seeds of block 1 than for block 2 and 3. One explanation could be that even if the mowing machine started to cut six meters before the block 1 and controlled the cutting height, the blades may have been a little higher in the first block than in the others, projecting the seeds a little further.

With the fake plants, a low quantity of seeds was trapped in the sampled area and no seeds were observed on the road pavement. We propose the two following hypotheses: (i) a dispersal occurred mainly on the opposite road verge and, more likely, (ii) too low quantity of seeds was released potentially due to the exaggerated resistance of the fabric tissue used to design the fake fruits and/or to a high resistance of the staples. A very low amount of seeds of *Panicum miliaceum* were trapped while several fruits were found during identification, suggesting that their coloured coat were destroyed by the mowing machinery. Considering *Festuca rubra* and *Triticum aestivum*, their deviation angles were low, revealing a preferential dispersal in the direction of the mowing. In comparison with real plants, the resistance of the adhesive tapes used to fix the fake fruits on the stem and the easiness to dig the fake plants out of the soil, may have facilitated the transport of the fake plants by the mowing machine. Indeed, mowers are able to accumulate and transport an important quantity of plant material

(Strykstra et al. 1997), and in our case it could have tear the fake fruits further on the verge. During preliminary tests, we observed that stems of smaller diameters were slightly folded by the machine while larger stems were more easily broken, which could also favour accumulation of material on the machine. The majority of seeds trapped were seeds of *F. rubra* (i.e. 87% of all seeds trapped). Interestingly, the centroids measured for tall fake plant of *F. rubra* shown a mean distance of dispersal comparable to that of the tall fescue *S. arundinaceus* (i.e. 3.62 ± 1.59 m and 3.55 ± 0.86 m respectively). This result may support the fact that fake plants might allow an estimation of the distance of dispersal for elongated diaspores of tall plant species.

Our results demonstrated that mowing machine did not dispersed seeds from berms until field margins, which might reassure farmers concerned by an increase in the dispersal of weed species in their fields (e.g. *G. aparine*, pers. com.). Nevertheless, some weeds having seeds with appendices adapted to wind-dispersal (e.g. pappus of *Cirsium arvense*), should be tracked in the future. In addition, our results suggest that when embankment is mown, a dispersal of seeds within the first meters of field margin is likely to occur, which stress the importance of repeating such experiment both in space and time. Indeed, in our context, the setting up of experiment depended on the period of mowing by local authority and farmers' agreement, which strongly limit the choice of the site and the day of the experiment. In this context, the colouring in-situ was limited to a few species having seeds or fruits, which restrained the type of diaspore morphologies tested. In addition, the colouring of each diaspore was particularly difficult and a correct assessment of the number of diaspores was impossible and too time consuming. At first glance, in-situ colouring of plant diaspores is quite rapid and easy to set-up, but the main disadvantage is that when seeds are enclosed in fruits or other structures, they cannot be painted. However, even if the fruit is the main dispersal unit, the mower's blades destroyed this unit to release the seeds. That is one the main reason we used the second method of "fake plants". Considering these difficulties, we suggest that fake plants could provide a valuable way of studying the influence of seed dispersal on plant population and community dynamics. With this aim, fake plants could be improved by (i) using less rigid stem of small diameter such as stubbles, (ii) planting stems in greater depth and (iii) improving the design of the fake fruits in order to mimick real diaspores structures as far as possible.

References

- Aerts R, Maes W, November E, Behailu M, Poesen J, Deckers J, Hermy M, Muys B (2006) Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* 65: 61-70. doi: 10.1016/j.catena.2005.09.004.
- Alverson WS, Diaz AG (1989) Measurement of the dispersal of large seeds and fruits with a magnetic locator. *Biotropica*: 61-63.
- Auffret AG, Cousins SAO (2013) Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. *Ecography* 36: 1150-1157. doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00185.x
- Bischoff A (2005) Analysis of weed dispersal to predict chances of re-colonisation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 106: 377-387. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2004.09.006>
- Bullock JM, Shea K, Skarpaas O (2006) Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecol.* 186: 217-234. doi: 10.1007/s11258-006-9124-5
- Chaudron C, Chauvel B, Isselin-Nondedeu F (2016) Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields. *Agric. Ecosyst. Environ.* 232: 218-226. doi: 10.1016/j.agee.2016.03.047.
- Clifford HT (1956) Seed dispersal on footwear. *Proc Bot Soc Brit Isles* 2: 129-131. doi:
- Greene DF, Johnson EA (1993) Seed Mass and Dispersal Capacity in Wind-Dispersed Diaspores. *Oikos* 67: 69-74. doi: 10.2307/3545096
- Hensen I, Müller C (1997) Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. *Plant Ecol.* 133: 169-180. doi: 10.1023/A:1009744518223
- Isselin-Nondedeu F, Rey F, Bedecarrats A (2006) Contributions of vegetation cover and cattle hoof prints towards seed runoff control on ski pistes. *Ecological Engineering* 27: 193-201. doi: 10.1016/j.ecoleng.2006.02.006
- Lemke A, von der Lippe M, Kowarik I (2009) New opportunities for an old method: using fluorescent colours to measure seed dispersal. *J. Appl. Ecol.* 46: 1122-1128. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01691.x
- Levine JM, Murrell DJ (2003) The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 549-574. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132400
- Nathan R, Perry G, Cronin JT, Strand AE, Cain ML (2003) Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103: 261-273.
- 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. doi: 10.1007/s13593-012-0095-8
- Pickering C, Mount A (2010) Do tourists disperse weed seed? A global review of unintentional human-mediated terrestrial seed dispersal on clothing, vehicles and horses. *J. Sustain. Tour.* 18: 239-256. doi: 10.1080/09669580903406613
- Pickering C, Mount A, Wichmann M, Bullock J (2011) Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area. *Biol. Invasions* 13: 1869-1880. doi: 10.1007/s10530-011-0006-y
- Pons J, Pausas JG (2007) Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecol.* 153: 903-911. doi: 10.1007/s00442-007-0788-x
- R Development Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rabinowitz D, Rapp JK (1981) Dispersal Abilities of Seven Sparse and Common Grasses from a Missouri Prairie. *Am. J. Bot.* 68: 616-624. doi: 10.2307/2442788
- Rew LJ, Froud-Williams RJ, Boatman ND (1996) Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* seed within arable field margins. *Agric. Ecosyst. Environ.* 59: 107-114. doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0167-8809\(96\)01038-9](http://dx.doi.org/10.1016/0167-8809(96)01038-9)

Skarpaas O, Stabbetorp OE, Ronning I, Svennungsen TO (2004) How far can a hawk's beard fly? Measuring and modelling the dispersal of *Crepis praemorsa*. *J. Ecol.* 92: 747-757. doi: 10.1111/j.0022-0477.2004.00915.x

Strykstra RJ, Verweij GL, Bakker JP (1997) Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Bot. Neerl.* 46: 387-401.

Tackenberg O, Poschod P, Bonn S (2003) Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecol. Monogr.* 73: 191-205. doi: 10.1890/0012-9615(2003)073[0191:AOWDPI]2.0.CO;2

Taylor K, Brummer T, Taper ML, Wing A, Rew LJ (2012) Human-mediated long-distance dispersal: an empirical evaluation of seed dispersal by vehicles. *Divers. Distrib.* 18: 942-951. doi: 10.1111/j.1472-4642.2012.00926.x

Thomson FJ, Moles AT, Auld TD, Kingsford RT (2011) Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *J. Ecol.* 99: 1299-1307. doi: 10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x

Vander Wall SB, Borchert MI, Gworek JR (2006) Secondary dispersal of bigcone Douglas-fir (*Pseudotsuga macrocarpa*) seeds. *Acta Oecol.* 30: 100-106. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2006.02.004>

Venable DL, Brown JS (1988) The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.*: 360-384.

Vitalos M, Karrer G (2009) Dispersal of *Ambrosia artemisiifolia* seeds along roads: the contribution of traffic and mowing machines. *Biological Invasions: Towards a Synthesis, Proceedings* 8: 53-60.

Von der Lippe M, Bullock JM, Kowarik I, Knopp T, Wichmann M (2013) Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PloS one* 8: e52733. doi: 10.1371/journal.pone.0052733

Ware C, Bergstrom DM, Muller E, Alsos IG (2012) Humans introduce viable seeds to the Arctic on footwear. *Biological Invasions* 14: 567-577. doi: 10.1007/s10530-011-0098-4

Weiss F, Brummer TJ, Pufal G (2016) Mountain bikes as seed dispersers and their potential socio-ecological consequences. *Journal of Environmental Management* 181: 326-332. doi: 10.1016/j.jenvman.2016.06.037

Xiao Z, Jansen PA, Zhang Z (2006) Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *For. Ecol. Manage.* 223: 18-23. doi: 10.1016/j.foreco.2005.10.054

Zwaenepoel A, Roovers P, Hermy M (2006) Motor vehicles as vectors of plant species from road verges in a suburban environment. *Basic Appl. Ecol.* 7: 83-93. doi: 10.1016/j.baae.2005.04.003

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

ESM 1 Colours used within each block for seeds contained in fake fruits of each parent plant and for diaspores present in-situ.

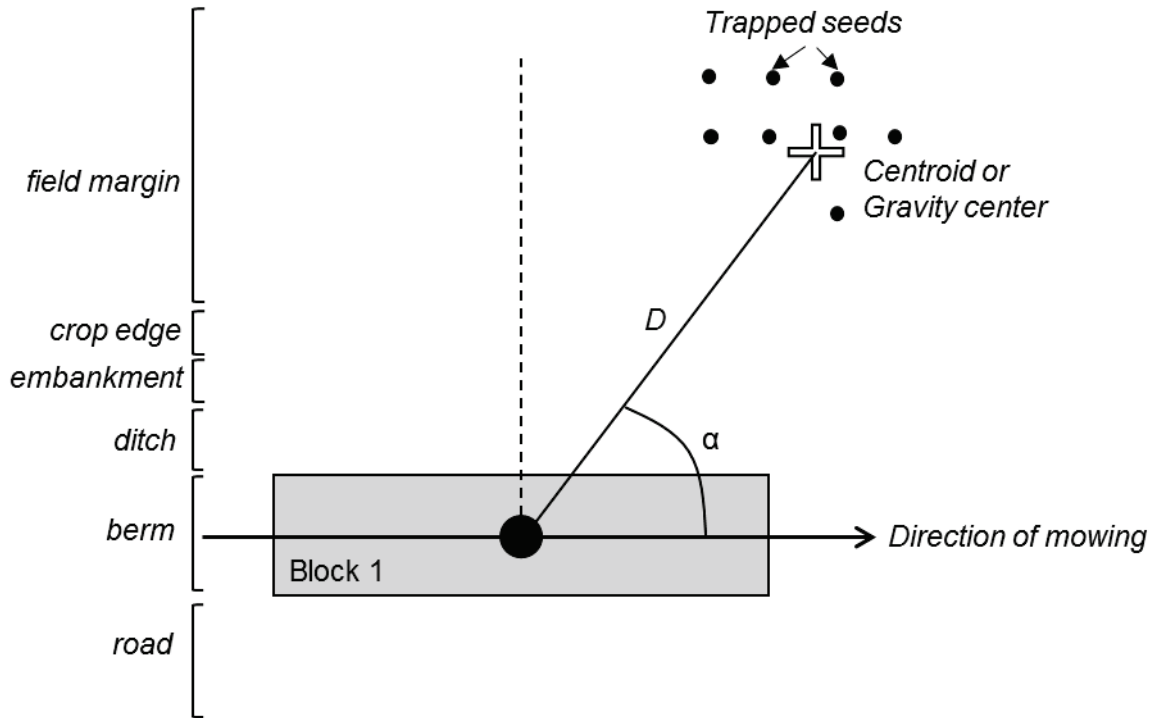
	<i>Triticum aestivum</i>		<i>Festuca rubra</i>		<i>Panicum miliaceum</i>		diaspores in-situ
	60 cm height	15 cm height	60 cm height	15 cm height	60 cm height	15 cm height	
Block 1	blood red	anonymous violet	yellow fluor	fuscia fluor	black	copper	dark blue
Block 2	buddha red	valley green	green fluor	orange fluor	vivid red	gold	matt white
Block 3	light yellow	kakie green	blue fluor	red fluor	silver	mango	violet

Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines

ESM 2 Number of individuals of mature species growing within each block. Slashes indicate an absence of the species in the block. Nomenclature follows that used in the TAXREF v9 database (<http://inpn.mnhn.fr/programme/referentiel-taxonomique-taxref>; accessed on 30 May 2016).

Species	Number of individuals within block 1	Number of individuals within block 2	Number of individuals within block 3
<i>Arrhenatherum elatius</i> , (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl	50	50	50
<i>Avena fatua</i> , L.	20	/	/
<i>Brachypodium sylvaticum</i> , (Huds.) P. Beauv.	20	50	50
<i>Briza media</i> , L.	/	/	20
<i>Bromus commutatus</i> , Schrad	10	/	20
<i>Bromopsis erecta</i> , (Huds.) Fourr.	20	10	10
<i>Bromus hordeaceus</i> , L.	20	20	/
<i>Dactylis glomerata</i> , L.	50	20	50
<i>Elytrigia repens</i> , (L.) Desv. ex Nevski	/	/	20
<i>Galium aparine</i> , L.	20	20	10
<i>Geranium dissectum</i> , L.	20	20	/
<i>Holcus lanatus</i> , L.	20	20	50
<i>Holcus mollis</i> , L.	10	10	10
<i>Juncus bufonius</i> , L.	10	/	/
<i>Poa pratensis</i> , L.	/	20	20
<i>Poa trivialis</i> , L.	20	/	/
<i>Rumex acetosa</i> , L.	10	/	/
<i>Schedonorus arundinaceus</i> (Schreb.) Dumort.	50	50	20
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv., 1812	/	/	20
<i>Vicia sativa</i> , L.	20	20	10

ESM 3 Example of seed dispersal pattern estimated by computing a vector joining a centre of one block and a centre of seed shadow (i.e. centroid or gravity centre). D : distance of dispersal (i.e. the length of the vector of dispersal), α : deviation angle between mowing direction and the vector of dispersal



DISCUSSION ET PERSPECTIVES



1 Synthèse des résultats et discussion

Parmi les 18 hypothèses posées et testées (Tableau 20), seulement quatre, concernant la partie 2, n'ont pas été validées.

Tableau 20 : Rappel des hypothèses de travail considérées dans chaque partie de ce manuscrit de thèse. Les hypothèses validées sont indiquées en bleu, celles partiellement validées en vert et celles non validées en rouge.

Partie 1 : Influence de la structure du paysage passé et actuel sur les communautés végétales	
<p>H1.1. Une plus grande proportion d'habitats semi-naturels et une plus grande densité de bordures devraient augmenter la diversité α au sein de chaque compartiment. → Des réponses contrastées selon la période et l'échelle spatiale considérées.</p> <p>H1.2. Dans les paysages les plus hétérogènes, la diversité β devrait présenter une augmentation. → Uniquement dans des conditions spécifiques, c'est-à-dire entre la berme et le bord de champ avec l'augmentation de la densité de bordures dans un buffer de 1000 m et pour l'année 2011.</p> <p>H1.3. On s'attend à ce qu'un délai de réponse lié à l'intensification des pratiques agricoles s'exprime au sein des communautés les plus pérennes. → La structure paysagère passée apparaît notamment plus explicative de la richesse spécifique α actuelle en berme, comparée à la structure paysagère actuelle.</p>	
Partie 2 : Influence des pratiques de gestion sur l'assemblage des espèces	
<p>H2.1.1. La diversité α au sein de chaque compartiment devrait diminuer de la berme au bord de champ, tandis que la diversité β devrait être la plus élevée entre la berme et le bord de champ. → La richesse spécifique diminue de la berme au bord de champ mais l'équitabilité ne varie pas. La dissimilarité taxonomique totale (Bray-Curtis) et le taux de substitution sont les plus élevés entre la berme et le bord de champ. Le gradient d'abondance est le plus élevé entre le talus et le bord de champ.</p> <p>H2.1.2. Une augmentation de l'apport de fertilisants azotés en bord de champ devrait diminuer la diversité α du talus et la diversité β entre ce compartiment et le bord de champ. → Non validée, ce résultat suggère une influence plus complexe des dérives d'intrants du bord de champ aux compartiments adjacents de la bordure extérieure</p> <p>H2.1.3. Une fauche tardive de la berme ne devrait pas influencer la diversité α de ce compartiment mais pourrait réduire la diversité β entre la berme et le bord de champ. → Une fauche précoce augmente la richesse spécifique de la berme. Une fauche tardive diminue le taux de substitution entre le talus et le bord de champ.</p> <p>H2.1.4. En considérant spécifiquement les espèces généralistes, une fauche tardive de la berme et une diminution de la fréquence de fauche sur le talus pourraient augmenter l'abondance de ces espèces en bord de champ → Validée pour <i>Cirsium arvense</i> (fauche tardive) et <i>Convolvulus arvensis</i> (une seule fauche réalisée sur le talus). Ces résultats suggèrent qu'une certaine réduction de la pression de fauche conduit à la promotion de certaines espèces adventices pérennes en bord de champ.</p>	<p>H2.2.1. Les communautés de la berme devraient être dominées par des espèces modérément nitrophiles, ayant un accès préférentiel à la lumière, hémicryptophytes, compétitives, et anémochores. Tandis que celles du bord de champ devraient être dominées par des espèces tolérant l'ombrage, nitrophiles, thérophytes, rudérales et barochores. Les communautés du talus pourraient être caractérisées par une composition fonctionnelle intermédiaire. → Validée pour la berme et le bord de champ en termes de stratégies CSR de Grime et de classification de Raunkiaer. Différences aussi en termes de division. Validée pour le talus en termes de diversité fonctionnelle (classes dominantes), à l'exception des indicateurs écologiques d'Ellenberg.</p> <p>H2.2.2. Une augmentation de la fréquence de fauche sur le talus et la berme pourrait soit favoriser (i) les espèces hémicryptophytes, incluant des espèces compétitives ayant des capacités de croissance rapide, ou (ii) les espèces thérophytes potentiellement capables de germer dans des espaces laissés vacants. → Non validée</p> <p>H2.2.3. Une fauche tardive de la berme devrait promouvoir les espèces compétitives de grande taille, caractérisées par une floraison tardive, présentant un accès préférentiel à la lumière plus long. → Non validée</p> <p>H2.2.4. Une augmentation d'espèces compétitives sur la berme et le talus pourrait promouvoir cette stratégie en bord de champ. → Une fauche tardive de la berme favorise les espèces compétitrices uniquement en bord de champ.</p> <p>H2.2.5. Un apport de fertilisants en bord de champ devrait promouvoir les espèces nitrophiles et héliophiles, et favoriser les espèces compétitives en bord de champ, ainsi qu'au niveau du talus et de la berme. → Non validée</p> <p>H2.2.6. Une augmentation du nombre de traitements herbicides en bord de champ pourrait favoriser les espèces monocotylédones ou dicotylédones, sur le bord de champ, le talus et potentiellement sur la berme → Validée sur le bord de champ, tendance observée sur le talus.</p>
Partie 3 : Influence des pratiques de fauche sur la dispersion des graines	
<p>Une fauche tardive de la berme :</p> <p>H3.1.1. ne devrait pas influencer la diversité α de la végétation exprimée de la berme → Validée (richesse spécifique).</p> <p>H3.1.2. devrait augmenter le nombre d'espèces et le nombre de graines dans la pluie de graine de la berme → Validée</p> <p>H3.1.3. pourrait augmenter la dispersion de graines adventices de la berme jusqu'au bord de champ → Suspecté pour une espèce adventice commune (<i>Arrhenatherum elatius</i>)</p>	<p>Le matériel de fauche devrait augmenter :</p> <p>H3.2.1. La distance de dispersion de la berme au bord de champ → Suggérée pour certaines espèces. La distance de dispersion des graines est plus élevée pour les faux fruits.</p> <p>H3.2.2. L'angle de déviation mesuré à partir de la direction du matériel de fauche → Globalement validée pour la coloration des graines de la végétation exprimée (réponse contrastée en fonction de l'espèce et de la placette)</p>

1.1 Les communautés végétales de l'interface : reflet d'un gradient de perturbations

Dans le cadre des études réalisées, nous mettons en évidence une diminution de la richesse spécifique et de la proportion en espèces pérennes de la berme vers le bord de champ (partie 2.1, partie 1, respectivement), ainsi qu'une diminution de la dominance des espèces hémicryptophytes, compétitives, monocotylédones et zoochores de la berme vers le bord de champ (partie 2.2). Par ailleurs, nous montrons que la différence de composition taxonomique entre les compartiments est principalement expliquée par l'abondance de certaines espèces typiques de chaque compartiment, expliquant en moyenne 70% des différences de composition taxonomique observées (partie 2.1).

Les différences marquées entre la berme et le bord de champ sont en accord avec de précédentes études (par exemple Marshall 1989; Cordeau et al. 2011a; Cordeau et al. 2012), tandis que les observations relatives au talus sont plus inattendues. Ces résultats suggèrent que les pratiques de gestion directes (pratiques de fauche et potentiellement un apport d'herbicides) et indirectes (apport non intentionnel d'herbicides et/ou de fertilisants) affectent de manière combinée l'assemblage des espèces végétales du talus. Cette combinaison d'influences pourrait expliquer le fait que la dissimilarité taxonomique entre les communautés du talus et celles de la berme soit comparable à la dissimilarité mesurée entre le talus et le bord de champ (partie 2.1). Par ailleurs, ceci pourrait également s'expliquer par des processus de dispersion de graines de la berme vers le talus et du bord de champ vers le talus, comme suggérés dans nos études (partie 3).

Si les patrons de coexistences suggèrent un gradient croissant de perturbations de la berme vers le bord de champ, aucune variation n'est cependant observée en termes de nitrophilie de la flore observée, les trois compartiments étant dominés par des espèces relativement nitrophiles (partie 2.2). La dominance d'espèces nitrophiles au niveau de la berme – et dans une moindre mesure au niveau du talus – pourrait être due à l'apport de polluants issus de la route (Truscott et al. 2005), ainsi qu'à l'absence d'export de biomasse après la fauche, une pratique généralisée dans notre zone d'étude.

Il est intéressant de souligner la dominance des espèces zoochores sur la berme, ce qui pourrait être associé à son rôle d'habitat reconnu pour différents animaux au sein des paysages agricoles intensifs (de Redon de Colombier et al. 2015). Des oiseaux nichants au sol ont été régulièrement observés sur les bermes échantillonnées. Il est également possible qu'il

s'agisse de petits mammifères comme des campagnols, par exemple *Microtus arvalis* (Pallas), un herbivore habitant les bords de route (de Redon de Colombier et al. 2015) et redouté en parcelle cultivée. Des études indiquent que la dispersion de campagnols du bord de route vers la parcelle cultivée est favorisée lorsque la diversité floristique et la largeur du bord de route sont faibles (Briner et al. 2005; Yletyinen & Norrdahl 2008).

1.2 Un effet prépondérant de la structure du paysage passé sur la richesse spécifique des compartiments

Nous nous attendions à ce qu'au sein des paysages agricoles présentant une surface importante d'habitats semi-naturels (prairies, forêts) et une grande densité de bordures, le pool d'espèces potentiellement capables de coloniser les compartiments étudiés soit plus riche en espèces qu'au sein des paysages plus homogènes, pouvant alors induire une augmentation de la richesse spécifique de ces compartiments. Toutefois, cette hypothèse n'a pas été systématiquement validée, la réponse différant entre les compartiments. Nous avons pu constater que la structure paysagère (actuelle et passée) explique davantage la richesse spécifique de la berme que celle du bord de champ, ce qui suggère que le taux de colonisation est plus important au sein de la berme, compartiment potentiellement moins perturbé et moins sujet à d'importantes variations interannuelles. Nous nous attendions à ce que cela se traduise par une dissimilarité plus forte entre la berme et le bord de champ, ce qui ne fut pas observé. Ceci suggère que même au sein du bord de champ, connu pour être davantage influencé par les itinéraires techniques propres à la parcelle cultivée, des espèces végétales peuvent trouver refuge.

En comparant l'influence de la structure paysagère actuelle et passée, nous avons constaté que le paysage passé explique davantage la richesse spécifique des trois compartiments étudiés. Ceci suggère un délai de réponse des espèces de la flore des bordures aux changements de structure paysagère. Ce délai de réponse apparaît plus marqué au sein de la berme, dominée par des espèces pérennes, ce qui était attendu (Lindborg 2007; Johansson et al. 2011).

Concernant l'influence du paysage passé en berme, une richesse spécifique plus élevée pourrait être liée à la présence d'un nombre plus important d'espèces herbacées pérennes et d'espèces du sous-bois forestier lorsque les paysages passés présentaient une importante proportion d'habitats semi-naturels au voisinage des parcelles agricoles. Ceci a été observé dans une précédente étude (Cousins 2005). La dispersion de ces espèces pourrait par ailleurs

avoir été facilitée par la densité plus importante en habitats linéaires et semi-naturels par le passé (Kumar et al. 2006). Concernant l'influence du paysage passé en talus, une diminution de la richesse spécifique avec la proportion de prairies pourrait s'expliquer par la dominance d'espèces prairiales compétitives, dont la dispersion le long de la route pourrait avoir été facilitée par le trafic routier (Auffret & Cousins 2013).

L'influence de la structure du paysage passé sur la richesse spécifique observée en bord de champ apparaît plus surprenante (Baessler & Klotz 2006). Au sein de ce compartiment, la stratégie de persistance des espèces repose en effet principalement sur le maintien d'une banque de graines dans le sol, celle-ci jouant le rôle de 'mémoire tampon' (Barberi et al. 1998), jusqu'à ce que les conditions environnementales deviennent adéquates pour leur germination (Dolle & Schmidt 2009). Après prise en compte des corrélations entre variables de composition paysagère sur notre site d'étude, une faible proportion de prairies associée à une importante densité de bordures suggère la dominance, par le passé, de parcelles de grandes cultures de petite taille. Ces parcelles sont généralement moins intensivement gérées que les parcelles de grande taille (Baessler & Klotz 2006) et sont par ailleurs plus riches en espèces adventices (Gaba et al. 2010; Fahrig et al. 2015). Une forte densité de bordures pourrait également avoir augmenté la dispersion d'espèces adventices de la bordure herbacée vers la parcelle cultivée (Petit et al. 2013). Cette voie de dispersion au sein des parcelles agricoles est notamment connue pour certaines espèces de bromes (Jauzein et al. 2000).

Nous confirmons ainsi que la surface en habitats semi-naturels et la densité de bordures constituent des variables affectant la composition du pool d'espèces capables de coloniser l'interface route – champ cultivé. La dispersion spatiale et temporelle des propagules entre habitats semi-naturels et bordures pourrait avoir été facilitée par la connectivité introduite par la densité de bordures plus importantes dans le passé.

Il apparaît qu'au sein de l'interface route – champ cultivé, caractérisée par un gradient de perturbations, des espèces végétales peuvent trouver refuge et persister dans le temps (Cousins 2005; Fried et al. 2009). Ceci souligne l'importance des pratiques de gestion actuelles pour la préservation de la biodiversité dans le futur.

1.3 Un effet prépondérant des pratiques de fauche sur la flore de l'interface

1.3.1 Un effet majeur de la fauche tardive sur la flore des compartiments

Nous constatons un effet majeur des pratiques de fauche de la berme, en particulier de la fauche tardive à la fois sur la flore de la berme, du talus et du bord de champ.

Sur la berme, une fauche tardive favorise la dominance d'espèces nitrophiles (partie 2.2), augmente le nombre d'espèces et l'abondance des graines dans la pluie de graines ainsi que la contribution de la végétation exprimée à la pluie de graines (partie 3.1), mais n'augmente pas la richesse spécifique de la végétation exprimée (partie 2.1 et 3.1). A la lumière de précédents travaux, nos résultats suggèrent que la fauche tardive peut faciliter le succès reproducteur de différentes espèces (Smith & Jones 1991; Leng et al. 2011) – ce qui pourrait être le cas de *Brachypodium pinnatum* (partie 3.1) – et augmenter ainsi la capacité des individus à produire des propagules à même de coloniser un nouveau site (concept de « seed limitation », Foster & Tilman 2003; C. J. Clark et al. 2007). La germination et l'établissement des individus semblent être toutefois limités au sein de la berme. Ceci pourrait être dû à la densité de la végétation et à l'importance de la fermeture de la canopée. Une végétation plus dense pourrait en effet à la fois intercepter une plus grande proportion de graines produites (Bullock & Moy 2004; Gabay et al. 2012), augmenter la température ainsi que le taux d'humidité au sol et réduire la quantité de lumière, ce qui pourrait limiter la germination des graines (Hutchings & Booth 1996) et empêcher le développement des plantules. L'effet manifestement néfaste de la fauche tardive sans export de biomasse sur la diversité végétale de la berme semble également être associé à son influence sur les mécanismes de compétitions entre les individus matures. En effet, la promotion d'espèces compétitives hautes ou à capacité de croissance rapide (par exemple *Elyrigia repens*) peut être favorisée dans les milieux riches en ressources nutritives et conduire à l'exclusion d'espèces basses à faible capacité de croissance (Suding et al. 2005; Vojtech et al. 2007; De Cauwer et al. 2008). L'augmentation de la compétition pour la lumière, conséquence de l'augmentation de la densité de la végétation, pourrait alors davantage limiter la diversité spécifique végétale de la berme que l'effet direct de l'augmentation du taux d'éléments nutritifs disponibles (Hautier et al. 2009).

Nous observons que la fauche tardive de la berme augmente la richesse spécifique de la végétation exprimée sur le talus et le bord de champ, et sur ce dernier, la dominance d'espèces compétitives et l'abondance d'une espèce adventice généraliste problématique (*Cirsium*

arvense, partie 2.1). Ceci suggère que ce régime de fauche peut favoriser la production de propagules de certaines espèces au sein de la berme, propagules pouvant ensuite se disperser dans les compartiments adjacents. L'établissement et le maintien de ces espèces pourraient être favorisés par la présence de sol nu au sein du talus et du bord de champ – davantage perturbés que la berme – et en particulier pour le bord de champ, par leur enfouissement dans la banque de graines du sol (Barralis et al. 1988). Néanmoins, la mesure de la pluie de graines vient pondérer cette hypothèse. En effet, la fauche tardive semble seulement augmenter la similarité entre la végétation exprimée de la berme et la pluie de graines du talus et augmenterait la quantité de graines d'une seule espèce compétitive jugée non problématique en bord de champ – *Dactylis glomerata* – une espèce qui a été observée avant le 1^{er} rang de culture uniquement en cas de fauche tardive. En considérant la variabilité de la production de graines entre les individus (Coffin & Lauenroth 1989; Kelly 1989) et l'agrégation des populations adventices en parcelle cultivée (Marshall 1988), le faible nombre de sites échantillonnés pour la mesure de la pluie de graines peut expliquer ces résultats contradictoires. Par ailleurs, dans les sites échantillonnés pour l'étude de la végétation exprimée, la dispersion des graines de la berme vers les compartiments adjacents pourrait avoir été facilitée par le flux d'air occasionné par les véhicules (Von der Lippe et al. 2013), ainsi que par le matériel de fauche, en particulier de la berme vers le talus (partie 3.2). De plus, les relevés de la végétation exprimée intègrent l'effet de la fauche tardive sur quatre années, tandis que la quantification de la pluie de graines mesure l'influence de cette pratique sur une période donnée, or la production de graines est variable d'une année sur l'autre (Coffin & Lauenroth 1989). Il est également possible que l'augmentation de la richesse spécifique sur les talus adjacents aux bermes fauchées tardivement soit associée à la dispersion végétative d'espèces pérennes rhizomateuses.

Dans le cadre de la théorie des perturbations intermédiaires, nous nous attendions à ce qu'une augmentation de la fréquence de fauche diminue la diversité α des compartiments du bord de route, ce qui ne fut observé que pour l'équitabilité du talus (partie 2.1). Ceci suggère qu'une augmentation de la fréquence de fauche a pour principal effet de réduire la dominance d'espèces compétitives et qu'elle ne conduit pas à un taux de mortalité accru de certaines espèces. Cela pourrait être lié au fait que la fréquence de fauche est relativement limitée (jusqu'à trois coupes au maximum), mais également à une dispersion préférentielle d'espèces de la berme vers le talus, ou bien du bord de champ vers le talus. Par ailleurs, nous constatons qu'une diminution de la fréquence de fauche sur le talus augmente l'abondance d'une espèce

adventice jugée problématique en bord de champ (*Convolvulus arvensis*, partie 2.1). Ceci suggère qu'une diminution de la fréquence de fauche pourrait promouvoir des espèces pérennes rhizomateuses, ayant des capacités de repousse rapide après une perturbation (Klimeš & Klimešová 2002). L'expansion de ces espèces pourrait être facilitée par l'absence d'export de biomasse et par un fréquent travail du sol au sein du bord de champ (Mas & Verdú 2003; Légère & Samson 2004; De Cauwer et al. 2008).

Les différents effets observés des pratiques de fauche sur la flore de l'interface route – champ cultivé soulignent que le modèle général proposé dans le cadre conceptuel des filtres hiérarchisés est à nuancer afin de pouvoir être appliqué à notre objet d'étude. En effet, l'abondance en bord de champ de certaines espèces pérennes se reproduisant majoritairement de façon clonale (par exemple *E. repens*) ou de façon clonale et par voie sexuée (par exemple *C. arvensis*), dépendrait à la fois des conditions locales du bord de champ mais aussi des pratiques de fauche effectuées sur les compartiments adjacents. En agissant aux différents stades de développement des individus, ces différents filtres agiraient de façon simultanée sur l'établissement et le maintien de ces espèces et donc sur la dynamique des communautés adventices en bord de champ.

1.3.2 Un effet prépondérant de l'apport d'herbicides sur la flore du bord de champ et du talus

Nos résultats indiquent un effet prépondérant de l'apport plus ou moins direct d'herbicides sur l'assemblage des espèces au sein du bord de champ et du talus. En effet, un apport d'herbicides sur le talus augmente la diversité spécifique du talus et du bord de champ (richesse spécifique et/ou équitabilité) et diminue le taux de substitution entre ces deux compartiments (partie 2.1). De plus, une augmentation de l'apport d'herbicides en bord de champ augmente le taux de substitution entre le talus et la berme (partie 2.1) et favorise la dominance d'espèces dicotylédones sur le bord de champ et potentiellement sur le talus (partie 2.2). Ces résultats suggèreraient que les agriculteurs utiliseraient le même herbicide sur le talus et le bord de champ et qu'une dérive de traitement pourrait s'opérer du talus vers le bord de champ et du bord de champ vers le talus. L'influence de l'apport d'herbicides sur la composition des communautés végétales dépend largement de la molécule active, du mode d'application, du dosage et de la période de traitement (par exemple Kleijn & Snoeiijing 1997; de Snoo & Van der Poll 1999; Kleijn & Verbeek 2000; Streit et al. 2002; Tuesca & Puricelli 2007; de Jong et al. 2008). Ainsi, l'application d'herbicides peut ne pas affecter la diversité

végétale des communautés pérennes ou bien la diminuer (Kleijn & Snoeiijing 1997; Kleijn & Verbeek 2000; Marshall 2001). Sur nos sites d'étude, il semblerait que l'herbicide utilisé permette le contrôle d'adventices de la famille des Poacées telles que les espèces *Alopecurus myosuroides*, *Avena fatua* et *Lolium multiflorum*, dont la dominance en parcelle cultivée serait favorisée par la succession de cultures d'hiver dominante dans la zone d'étude (majoritairement le blé : 35%, le colza : 15% et l'orge d'hiver : 10%). La diminution de l'abondance et du couvert de certaines Poacées compétitives sur le talus pourrait limiter l'exclusion d'espèces dicotylédones basses (par exemple *Agrimonia eupatoria*, *Aphanes arvensis*, *Atriplex patula*), ce qui pourrait expliquer l'augmentation de la richesse spécifique sur ce compartiment.

Les études menées ici montrent qu'un retard de la 1^{ère} période de fauche, une diminution de la fréquence, le matériel utilisé et l'apport d'herbicides sont des filtres locaux majeurs qui influencent la dynamique des communautés végétales de l'interface route – champ cultivé. En agissant sur les conditions abiotiques et biotiques des compartiments mais également sur les processus de dispersion, un régime de fauche extensif (décalage de la 1^{ère} coupe et diminution de la fréquence) accroît la dimensionnalité de la niche écologique de certaines espèces. Il semblerait cependant que la fauche tardive ne soit pas le levier de gestion optimal pour préserver la diversité végétale et contrôler le risque malherbologique en parcelle cultivée.

2 Apports méthodologiques de la thèse

2.1 L'échantillonnage de trois compartiments adjacents

Afin de comprendre le fonctionnement de la connectivité que peut introduire la présence des bords de route au sein d'une mosaïque agricole dominée par les grandes cultures, nous nous sommes positionnés à l'interface entre la route et le champ cultivé. Par ce choix, nous mettons en évidence que la compréhension des mécanismes régissant l'assemblage des espèces au sein d'un habitat particulier nécessite de ne pas se focaliser uniquement sur les pratiques de gestion effectuées sur l'habitat en question mais également sur la gestion des habitats directement adjacents. Si ce point est souligné dans des études sur l'influence des dérives de produits phytosanitaires de la parcelle cultivée vers les bordures herbacées (par exemple Kleijn et al. 1997; de Snoo 1999; Kleijn & Verbeek 2000; de Jong et al. 2008), peu d'études ont considéré l'influence des pratiques de gestion de la bordure herbacée vers la

parcelle cultivée (Smith et al. 1999; De Cauwer et al. 2008), en particulier dans le cas des bords de route présents en paysages agricoles dominés par les grandes cultures.

2.2 L'emploi d'approches complémentaires et de méthodes statistiques récentes sur un même jeu de données

L'utilisation sur un même jeu de données (partie 2) de l'approche taxonomique – couplant des indices mesurés à différentes échelles d'observation (α et β) – et de l'approche fonctionnelle, a permis d'identifier différents processus sous-jacents aux patrons de coexistence.

Les métriques de richesse spécifique et d'équitabilité sont utilisées dans une majorité d'études en écologie des routes, permettant ainsi la mise en relation des résultats identifiés dans d'autres contextes environnementaux. Par ailleurs, la notion de richesse spécifique étant familière du grand public, l'utilisation de cette métrique s'avère utile lors de la diffusion d'informations auprès des différents acteurs.

L'observation de la variation des communautés entre les compartiments du bord de route est particulièrement nécessaire pour comprendre à quelle échelle spatiale une perturbation agit. Les indices de distance floristique mesurant la dissimilarité en termes de composition en espèces entre deux communautés sont couramment employés pour évaluer les patrons de biodiversité (Legendre & Legendre 1998). Toutefois, la mesure seule de la dissimilarité « totale » entre deux communautés peut s'avérer peu informative. En effet, les différences de composition entre deux communautés peuvent être dues à des causes distinctes, à savoir : une perte d'individus de certaines espèces ou le remplacement d'un certain nombre d'individus d'espèces différentes. Dans ce contexte, nous avons utilisé des concepts récents basés sur le partitionnement de la diversité beta (Bray-Curtis) en ses composantes additives (Baselga 2013). L'emploi de cette méthode de partitionnement nous a permis d'avoir une compréhension plus fine des mécanismes écologiques impliqués dans la réponse des espèces aux conditions environnementales des compartiments et aux pratiques de gestion.

Cependant, l'approche taxonomique ne permettant pas d'identifier des réponses générales des espèces aux conditions environnementales des compartiments et aux pratiques de gestion, nous avons également appliqué l'approche fonctionnelle sur ce même jeu de données. Pour ce faire, nous avons utilisé des métriques de diversité et deux approches statistiques complémentaires – la RLQ partielle et la procédure dite de « fourth corner » sur les axes de la RLQ partielle – (Legendre et al. 1997; Dray & Legendre 2008; Wesuls et al. 2012). L'analyse

RLQ permet d'étudier le lien entre trois tableaux décrivant : les variables environnementales des unités d'observation (tableau R), les espèces recensées (tableau L) et les traits biologiques de ces espèces (tableau Q). Toutefois, cette méthode d'ordination ne permet pas de contrôler les effets potentiels de certains filtres environnementaux. Dans le but de nous affranchir de la variabilité associée aux contextes paysagers caractérisant les deux sites d'étude restreints, nous avons utilisé l'analyse RLQ partielle (Wesuls et al. 2012). Cette méthode récente permet d'intégrer à l'analyse RLQ un 4^{ème} tableau dans lequel les unités d'observation sont caractérisées par leur localisation dans l'un des deux sites échantillonnés. Nous avons ensuite appliqué la procédure « fourth corner » sur les axes de la RLQ partielle, ce qui nous a permis de mesurer la relation entre un trait et une modalité de gestion particulière, ce qui n'est pas permis par les approches RLQ. En outre, nous avons pu identifier des réponses précises des traits fonctionnels des compartiments à des modalités de gestion particulières, en nous affranchissant des effets confondants associés aux contextes paysagers.

2.3 Une étude diachronique du paysage pour appréhender la portée des pratiques de gestion

Comprendre la fonctionnalité des éléments d'un paysage marqué par les activités anthropiques en constante évolution est un enjeu pour la conservation de la biodiversité (Kuussaari et al. 2009). Cela s'avère d'autant plus vrai dans les plaines céréalières marquées par l'intensification des pratiques agricoles. Les changements paysagers mesurés sur notre territoire sont bien le reflet d'une intensification des pratiques agricoles caractérisant les plaines cultivées (diminution de la surface en prairies, réduction du linéaire de bordures, augmentation de la taille des parcelles cultivées). En considérant qu'au sein de ces paysages, les mesures de conservation de la biodiversité sont actuellement mises en place au niveau des bords de route, il semble nécessaire d'estimer si les communautés végétales de ces habitats sont encore affectées par le paysage agricole passé.

L'idée même que la structure du paysage passé puisse être un facteur explicatif majeur des patrons de coexistence actuellement observés est relativement récente. De nos jours, les études se sont majoritairement focalisées sur des habitats pérennes présentant des conditions environnementales homogènes tels que les îlots de prairies (Lindborg & Eriksson 2004; Ernoult et al. 2006; Cousins 2009). Nos résultats soulignent l'intérêt de ce type d'étude diachronique également au sein d'habitats intensivement gérés.

2.4 L'apport des études de dispersion des graines

L'observation de la végétation exprimée permet d'émettre des hypothèses sur les processus impliqués dans l'assemblage des espèces en communautés. Une originalité de cette thèse a été de coupler à l'étude de la végétation exprimée, l'évaluation du processus de dispersion de graines, ce qui a permis d'éclairer certaines hypothèses émises concernant l'influence des pratiques de fauches sur la composition des communautés observées, notamment en bord de champ.

La méthode utilisée pour tester l'influence d'un retard de la 1^{ère} date de fauche sur la dispersion des graines reposait sur la mesure de la pluie de graines. Cette technique est couramment employée (par exemple Buisson et al. 2006; Bullock et al. 2006) et différents types de pièges ont été proposés pour la quantifier (Chabrierie & Alard 2005). Selon le type de piège choisi, différents vecteurs et modes de dispersions sont évalués et les capacités de dispersion de certaines espèces d'intérêt peuvent être facilement sous estimées, voire non estimées. Après différents tests réalisés en laboratoire et en conditions réelles, nous avons pu constater que l'emploi d'une substance collante – bien adaptée aux espèces anémochores (Chabrierie & Alard 2005) – ne permettait pas une bonne estimation de la pluie de graines des espèces ayant des graines à pappus. Ces espèces étaient fréquentes sur nos sites et certaines d'entre elles étaient particulièrement intéressantes pour notre étude (par exemple *Cirsium arvense*). Ainsi, nous avons conçu un deuxième type de piège, basé sur une solution savonneuse, qui a apporté des résultats plus probants. L'utilisation de ce type de piège fut délicate à mettre en place dans notre contexte environnemental car nous n'avions pas la possibilité d'insérer dans le sol des pièges en forme de pot ou d'entonnoir (Bullock & Clarke 2000; Chabrierie & Alard 2005). Cette contrainte nous a conduits à devoir nous adapter à la variabilité des conditions climatiques journalières (pluviométrie, ensoleillement).

Pour l'étude des patrons de dispersion par le matériel de fauchage, il s'avérait pertinent d'employer une méthode de suivi des graines en temps réel. L'originalité de notre étude a été d'élaborer deux techniques innovantes de suivi de graines projetées par une machine de broyage, un mécanisme de dispersion secondaire, qui, à notre connaissance, n'a pas fait l'objet d'études récentes à l'interface entre la route et la parcelle cultivée. Les deux techniques testées ont permis de suivre les graines et de les détecter à différentes distances des « plantes mères ». Toutefois, chaque technique présente des limites :

- pour le marquage de la végétation sur place, la principale limite de notre dispositif était de ne pas avoir isolé quelques plantes mères de différentes espèces, ce qui aurait facilité la coloration d'un nombre déterminé de graines ;

- pour les fausses plantes, les principaux défauts du prototype testé reposent sur la rigidité de la tige utilisée, la faible résistance de la plante au sol et l'encapsulation des graines. Si nous pensons que ces « faux parents » pourraient être améliorés à l'avenir, c'est toutefois une méthode couteuse en temps.

3 Limites de la thèse

3.1 Un choix des sites d'étude en plusieurs étapes

La délimitation de la zone d'étude a pris un temps considérable et la première campagne botanique menée sur des sites d'étude choisis « à priori » était un pari osé. En effet, si les enquêtes préliminaires nous ont permis d'identifier des bernes fauchées tardivement, elles nous indiquaient également que les pratiques de gestion variables des différents acteurs pouvaient compromettre les relevés botaniques. Face à cette contrainte et dans une limite de temps, il semblait nécessaire d'effectuer une première campagne de relevés floristiques sur des sites restreints qui serviraient de « sites d'étude test » avant de réaliser une étude à grande échelle.

L'établissement d'un climat de confiance avec les acteurs de terrain s'est effectué au cours du temps, lors des deux campagnes botaniques et au fur et à mesure des enquêtes, soulignant l'importance d'effectuer cette démarche en amont de la phase d'échantillonnage. De plus, le maintien des réseaux d'étude sur le long terme au niveau local permettrait de promouvoir une interaction forte entre la recherche et les acteurs de terrain.

En outre, ces difficultés ont limité l'étendue spatiale des suivis de dispersion des graines et leur répétition dans le temps. Une répétition des protocoles nous semble donc nécessaire afin de valider ou infirmer que la fauche tardive de la berme favorise la dispersion de graines en bord de champ et l'abondance d'espèces adventices problématiques (comme suggéré dans la partie 2.1). Une augmentation de l'effort d'échantillonnage nous paraît également essentielle pour confirmer que le matériel de fauche utilisé au niveau de la berme ne projette pas de graines jusqu'au bord de champ.

3.2 Difficulté d'échantillonnage dans des milieux très gérés

Nous nous sommes concentrés sur des parcelles cultivées en céréales d'hiver qui représentent la culture majoritaire sur notre zone d'étude. Ce choix aurait pu permettre à priori d'échantillonner un grand nombre d'interfaces en un temps limité. Cependant, la modification du planning de fauche (du fait par exemple des pannes de matériel), la variabilité structurale du bord de route (par exemple la diminution de la largeur) et la fauche récurrente des agriculteurs sur le talus et/ou la berme, ont contraint les campagnes de relevés botaniques. Cette contrainte fut particulièrement forte dans le cadre de la 2^{ème} campagne botanique, dont l'objectif était d'échantillonner un maximum d'interfaces. De plus, la variabilité de la date de la moisson entre les agriculteurs a également affecté la planification et la réalisation de ces relevés botaniques. Afin de mener à bien cette étude, nous avons dû ajuster la période de relevé au compartiment de chaque interface, étendre la campagne botanique dans le temps et l'espace et mobiliser 7 personnes peu expertes en botanique.

Dans le but de limiter les biais potentiels, il s'est avéré nécessaire de conserver et d'identifier la majorité des plantes à posteriori (plus de 5000 individus identifiés en laboratoire avec la contribution d'une personne). Toutefois, les données d'abondance collectées n'ont pu être exploitées.

En outre, ces contraintes n'ont pas permis d'intégrer des caractéristiques fonctionnelles des espèces comme la stratégie de dispersion spatiale, la longévité dans la banque de graines du sol. Ce point nous semble nécessaire pour appuyer le fait qu'il existe un délai de réponse au niveau de l'interface et identifier des mécanismes expliquant les réponses contrastées entre les compartiments.

4 Perspectives

Nous avons identifié des facteurs paysagers et locaux qui influencent de manière plus ou moins forte l'assemblage des espèces sur l'ensemble de l'interface route – champ cultivé. Parmi les nombreux points qui restent à traiter, deux en particulier nous paraissent importants.

4.1 Mesurer le poids relatif des gradients paysagers et de gestion

Dans le cadre de cette thèse, nous avons étudié séparément l'influence des facteurs paysagers et de gestion sur l'assemblage des espèces à l'interface route – champ cultivé. Une première question légitime qui se pose est : quelle est l'influence relative des facteurs paysagers et de gestion sur l'assemblage des espèces ?

Il apparaît que les effets relatifs de ces facteurs sur les patrons de coexistence au sein des agroécosystèmes soient largement dépendants du contexte d'étude (Le Coeur et al. 1997; Marshall 2009; Aavik & Liira 2010; José-María et al. 2010; Petit et al. 2016).

Dans le but d'aborder cette question et d'amender les recherches à ce sujet, nous avons mené des enquêtes auprès du STA et des agriculteurs gérant les interfaces échantillonnées sur les sites d'étude étendus (partie 1). Ces enquêtes nous ont permis de récolter des données sur les pratiques de gestion sur la totalité des interfaces échantillonnées (n = 190). Le traitement de ces données est en cours, néanmoins, il nous semble intéressant d'aborder ici des tendances observées au sein de notre territoire agricole.

Comme nous l'avons montré dans une publication (Annexe 3), sur un panel de 60 agriculteurs enquêtés (31 dans le paysage boisé, secteur B, et 29 dans le paysage ouvert, secteur A), nous avons pu constater que les pratiques de gestion agricoles en bord de route seraient moins intensives dans les paysages hétérogènes, tandis qu'elles seraient plus intensives dans les paysages homogènes.

Nous pourrions nous demander si cette apparente relation entre le contexte paysager et les pratiques de gestion est associée au système agricole des exploitations. En effet, à titre d'exemple, une étude a montré que – comparativement aux exploitations en agriculture conventionnelle – les exploitations en agriculture biologique sont généralement situées au sein de paysages plus hétérogènes et que les agriculteurs gèrent de façon moins intensive les bordures extérieures de leurs parcelles (Norton et al. 2009). Au sein de notre territoire, il serait alors possible que les pratiques de gestion à l'échelle de la parcelle cultivée soient également associées au contexte paysager.

Afin d'appréhender les relations potentielles entre les facteurs paysagers et de gestion et d'identifier leur influence relative sur l'assemblage des espèces, il nous semble nécessaire de prendre en compte l'imbrication des pratiques de gestion à différentes échelles spatiales : celle du bord de route, de la parcelle agricole et de l'exploitation. Cela permettrait également d'identifier à quelle(s) échelle(s) spatiale(s) les pratiques de gestion durables devraient être réfléchies.

De plus, pour une compréhension plus fine de l'assemblage des espèces aux facteurs paysagers et de gestion, il nous semble nécessaire de considérer non pas uniquement la richesse spécifique (partie 1), mais également l'abondance des espèces. En effet, il est possible que ces variables répondent différemment aux facteurs paysagers et de gestion (Petit et al. 2016). Il serait également pertinent de caractériser les espèces selon leur origine (exotique ou native) et leur caractère invasif.

4.2 Prendre en compte la complexité de la structure de l'interface

Au cours de cette thèse, nous n'avons pas étudié les effets des caractéristiques structurales du bord de route comme la largeur des compartiments, la pente du talus, des facteurs connus pour influencer l'assemblage des espèces végétales (par exemple Hogbin et al. 1998; Spooner et al. 2004; O'Farrell & Milton 2005; Huijser & Clevenger 2006; Karim & Mallik 2008). Ces facteurs sont essentiels à prendre en compte et, dans cet objectif, nous avons mesuré les caractéristiques structurales de l'ensemble des bords de route échantillonnés.

A l'échelle de l'interface route – champ cultivé, un paramètre qui nous semble particulièrement intéressant à étudier est la hauteur relative entre la berme et la parcelle cultivée. Nous pensons que ce facteur pourrait avoir un effet prépondérant sur la dispersion de certaines espèces.

Nous pourrions nous attendre à ce que, comparativement à des bermes situées au même niveau que la parcelle cultivée (type B, Figure 29), la quantité de graines dispersées de la berme vers le bord de champ soit plus faible si le niveau du bord de champ est plus élevé (type A, Figure 29). A l'inverse, la quantité de graines dispersées pourrait être plus importante si le niveau du bord de champ est plus faible (type C, Figure 29).

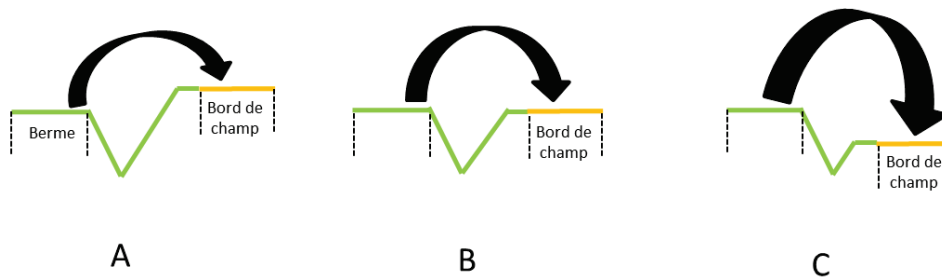


Figure 29 : Influence potentielle de la hauteur relative entre la berme et la parcelle cultivée sur la quantité de graines dispersées en bord de champ. Le bord de route est illustré par un trait vert et le bord de champ par un trait orange. La largeur de la flèche est proportionnelle à la quantité de graines potentiellement dispersées.

Les espèces qui seraient à priori les plus sensibles à ce paramètre seraient celles dont la dispersion est essentiellement barochore. Il serait intéressant de mesurer cet effet sur des espèces adventices particulièrement difficiles à gérer en parcelles cultivées et qui pourraient rendre difficile la mise en place de pratiques de gestion intégrée de la flore adventice. Il pourrait s'agir de *Lolium multiflorum*, une espèce abondante en bord de route et qui s'avère être résistante à différents herbicides (Liu et al. 2016).

L'évaluation de ce paramètre passerait tout d'abord par la sélection de bords de route de type A, B et C fauchés tardivement, de façon à couvrir le plus possible la période de grenaison de l'espèce étudiée. Sur chacun des bords de route A, B et C, nous pourrions isoler sur la berme des lots déterminés d'individus ayant atteint leur stade de maturité et colorer une quantité précise de graines. En outre, l'isolement des individus en coupant la végétation environnante permettrait d'éviter le piégeage de graines (Bullock & Moy 2004). Les pièges collants utilisés dans nos études ont prouvé leur efficacité et semblent pertinents à appliquer également pour cette étude (en les disposants le long de transects).

Cette étude pourrait être étendue à plusieurs espèces adventices problématiques. Si notre hypothèse est validée, un ajustement du planning de fauche en fonction de la structure de l'interface pourrait limiter la dispersion de ces espèces en parcelle cultivée.

Par ailleurs, il est possible que la hauteur relative entre la berme et le bord de champ ait des conséquences sur la dispersion des graines de la berme vers le bord de champ par le matériel de fauche, ainsi que sur les dérives d'intrants du bord de champ. Ainsi, il serait intéressant d'étudier l'influence combinée de ces différents facteurs sur l'assemblage des espèces à l'interface route – champ cultivé.

CONCLUSION. LA PLACE DES BORDS
DE ROUTE DANS LES PAYSAGES
AGRICOLES : PRECONISATIONS DE
GESTION



Conclusion : La place des bords de route dans les paysages agricoles

Les bords de route s'inscrivent dans un paysage qui a sa propre dynamique, ses spécificités et les pratiques de gestion ne peuvent être durables si l'on ne porte pas un regard attentif sur la complexité du territoire considéré.

Nos résultats indiquent que la fauche tardive de la berme augmente la richesse spécifique du talus. Néanmoins, nous montrons également que cette pratique a un effet négatif sur la richesse spécifique de la berme et positif sur la dominance d'espèces nitrophiles au sein ce compartiment. Ceci nous laisse penser que la fauche tardive ne serait pas le levier de gestion optimal pour maintenir la diversité floristique au sein du bord de route. Nous pensons que l'effet néfaste de cette pratique sur la flore de la berme pourrait être associé à l'absence d'export de biomasse, mais cela reste à confirmer.

L'influence des pratiques de fauche du bord de route sur la flore du bord de champ – et notamment l'effet positif de la fauche tardive et d'une diminution de la fréquence de fauche sur l'abondance de certaines adventices problématiques – soulignent qu'il est nécessaire de prendre en compte ces effets lors de la mise en place des programmes de gestion.

Bien sûr cette étude doit être approfondie et s'insérer dans une dynamique plus large en intégrant notamment d'autres taxons (des données d'ores et déjà collectées). Toutefois, des stratégies de gestion peuvent être dès à présent proposées.

Tout d'abord, il serait judicieux d'**exporter la biomasse**, ce qui favoriserait la diversité végétale et limiterait la colonisation d'espèces potentiellement problématiques (par exemple Persson 1995; De Cauwer et al. 2008). Les résidus de fauche pourraient alors être valorisés par des opérations de compostage ou de méthanisation, ce qui est possible même à grande échelle (Association Hommes et Territoires 2011). Lorsque la présence de populations d'espèces invasives et/ou adventices problématiques est avérée en bord de route, un **outil d'aide à la décision** précisant le début de grenaison de ces espèces pourrait permettre aux gestionnaires d'adapter leur planning de fauche. Ceci maximiserait les services écosystémiques⁹ et contrôlerait la dissémination d'espèces problématiques du bord de route vers le bord de champ. La dispersion d'espèces adventices pourrait également être limitée par la mise en place d'une **bande enherbée** entre le talus et le champ cultivé, comme ce qui est suggéré dans d'autres contextes environnementaux (par exemple Marshall 2009; Cordeau et al. 2012). La mise en place de bordures herbacées permettrait également de limiter les dérives d'herbicides en provenance de la parcelle cultivée (de Snoo & de Wit 1998).

⁹ Services écosystémiques = Bénéfices que les humains retirent des écosystèmes (Millenium Ecosystem Assessment 2005)

Conclusion : La place des bords de route dans les paysages agricoles

Outre ces différentes stratégies de gestion, il me semble important d'aborder ici les **limites identifiées au cours de cette thèse associées à la mise en place des programmes de gestion** dans le but d'y remédier.

Les programmes de gestion différenciée en bord de route sont relativement difficiles à mettre en place car cet élément du paysage est notamment souvent perçu par les agriculteurs comme un réservoir d'espèces adventices, qui se propagent d'autant plus lorsque la gestion est tardive (Annexe 3). Cette crainte manifeste d'un risque malherbologique se révèle dans d'autres territoires (Mante & Gerowitt 2009; Cordeau et al. 2011b) et peut conduire à une gestion agricole plus ou moins intensive du bord de route (partie 2, Annexe 3). Il s'avère que ces pratiques pourraient également être plus intensives en parcelle cultivée : « *Je ne touche pas à l'accotement mais je suis obligé de doubler les doses d'herbicide sur les premiers mètres.* » (Parole d'un agriculteur lors des enquêtes). Ce constat nous amène à penser que l'adoption de stratégies de gestion intégrée de la flore adventice en parcelles cultivées (Lutman et al. 2013), notamment via un contrôle mécanique des adventices et la réduction de l'application d'herbicides (Blackshaw et al. 2006; Chikowo et al. 2009), pourrait être compromise.

Ainsi, les programmes de gestion ne peuvent être effectifs et durables sans une concertation entre les acteurs de terrain. Pour ce faire, il est nécessaire de discuter autour de cet interface route – champ cultivé : où s'arrête le bord de route ? Quels sont les enjeux respectifs ? Quelles fonctionnalités attribuer à cet espace de bien commun ? Comment y parvenir ? Etc. Il me paraît primordial d'associer les agriculteurs riverains aux programmes de gestion du bord de route. Bien sûr ce partenariat doit être pensé à plus large échelle, en intégrant les communes, la chambre d'agriculture... La gestion du bord de route ne pourrait-elle pas faire partie intégrante du système agricole ? Nous pourrions imaginer que les bords de route fassent partie – tout comme les bordures herbacées des champs – des surfaces d'intérêt écologique définies dans le cadre de la politique agricole commune (Ministère de l'agriculture de l'agroalimentaire et de la forêt 2014).

Il semble également essentiel de souligner que la mise en place des programmes de gestion devrait être réalisée après des travaux de recherche en sciences écologiques et en sciences sociales effectués dans le territoire concerné. Ces études pourraient être facilitées par la collaboration avec les acteurs de terrain et par l'entretien des réseaux sur le long terme.

Conclusion : La place des bords de route dans les paysages agricoles

Nos travaux et les réflexions qui en découlent pourraient être étendus à d'autres emprises d'infrastructures linéaires de transport en relation étroite avec les parcelles cultivées, comme les pieds de pylônes électriques. La gestion de ces emprises comme un sous-système du paysage agricole pourrait faciliter leur intégration dans la Trame Verte et Bleue.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

Bibliographie générale

- Aavik, T., Augenstein, I., Bailey, D., Herzog, F., Zobel, M. & Liira, J. 2008. What is the role of local landscape structure in the vegetation composition of field boundaries? *Applied Vegetation Science* 11: 375-386.
- Aavik, T. & Liira, J. 2009. Agrotolerant and high nature-value species—Plant biodiversity indicator groups in agroecosystems. *Ecological Indicators* 9: 892-901.
- Aavik, T. & Liira, J. 2010. Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 135: 178-186.
- Adriaens, D., Honnay, O. & Hermy, M. 2006. No evidence of a plant extinction debt in highly fragmented calcareous grasslands in Belgium. *Biological Conservation* 133: 212-224.
- ADSTD, Norem, Grand Lyon Sétra, CETE de l'Est & CETE Normandie-Centre 2009. Fauchez mieux, le fauchage raisonné.
- Aerts, R., Maes, W., November, E., Behailu, M., Poesen, J., Deckers, J., Hermy, M. & Muys, B. 2006. Surface runoff and seed trapping efficiency of shrubs in a regenerating semiarid woodland in northern Ethiopia. *Catena* 65: 61-70.
- Agence Régionale pour l'Environnement de Haute-Normandie 2003. Connaître pour agir: la gestion différenciée des bords de route
- Akbar, K.F., Hale, W.H. & Headley, A.D. 2009. Floristic composition and environmental determinants of roadside vegetation in north England. *Polish Journal of Ecology* 57: 73-88.
- Allag-Dhuisme, F., Amsallem, J., Barthod, C., Deshayes, M., Graffin, V., Lefeuvre, C., Salles, E., Barnetche, C., Brouard-Masson, J. & Delaunay, A. 2010a. Choix stratégiques de nature à contribuer à la préservation et à la remise en bon état des continuités écologiques—premier document en appui à la mise en œuvre de la Trame Verte et Bleue en France. Available at <http://www.developpement-durable.gouv.fr/>
- Allag-Dhuisme, F., Barthod, C., Bielsa, S., Brouard-Masson, J., Graffin, V., Vanpeene, S., Chamouton, S., Dessarps, P., Lansart, M. & Orsini, A. 2010b. Prise en compte des orientations nationales pour la préservation et la remise en bon état des continuités écologiques par les grandes infrastructures linéaires de l'État et de ses établissements publics - troisième document en appui à la mise en œuvre de la Trame Verte et Bleue en France. Available at <http://www.developpement-durable.gouv.fr/>
- Alverson, W.S. & Diaz, A.G. 1989. Measurement of the dispersal of large seeds and fruits with a magnetic locator. *Biotropica*: 61-63.
- Ascensão, F., Clevenger, A.P., Grilo, C., Filipe, J. & Santos-Reis, M. 2012. Highway verges as habitat providers for small mammals in agrosilvopastoral environments. *Biodiversity and Conservation* 21: 3681-3697.
- Ascensão, F., LaPoint, S. & van der Ree, R. 2015. Roads, Traffic and Verges. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 325-333. John Wiley & Sons, Ltd.
- Association Hommes et Territoires 2011. Gestion des dépendances routières et bordures de champs à l'échelle de la région Centre, dans le cadre du Grenelle de l'environnement et de la Trame Verte et Bleue. Orléans, France.
- Association Nord-Nature Chico Mendès 2008. La gestion différenciée des linéaires. Etats des lieux.
- Auestad, I., Rydgren, K. & Austad, I. 2011. Road verges: potential refuges for declining grassland species despite remnant vegetation dynamics. *Annales Botanici Fennici* 48: 289-303.
- Auffret, A.G. & Cousins, S.A.O. 2013. Grassland connectivity by motor vehicles and grazing livestock. *Ecography* 36: 1150-1157.

Bibliographie générale

- Baessler, C. & Klotz, S. 2006. Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115: 43-50.
- Bager, A., Borghi, C.E. & Secco, H. 2015. The Influence of Economics, Politics and Environment on Road Ecology in South America. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 407-413. John Wiley & Sons, Ltd.
- Baily, B., Riley, M., Aucott, P. & Southall, H. 2011. Extracting digital data from the First Land Utilisation Survey of Great Britain—Methods, issues and potential. *Applied geography* 31: 959-968.
- Baker HG 1965. Characteristics and mode of origin of weeds. In: Stebbins, H.G.B.a.G.L. (ed.) *The genetics of colonizing species*, pp. 147–172. Academic Press, New York, New York, USA.
- Barbault, R. 1995. Biodiversity dynamics: from population and community ecology approaches to a landscape ecology point of view. *Landscape and Urban Planning* 31: 89-98.
- Barberi, P., Cozzani, A., Macchia, M. & Bonari, E. 1998. Size and composition of the weed seedbank under different management systems for continuous maize cropping. *Weed Research* 38: 319-334.
- Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L. & Maguire, K.C. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* 471: 51-57.
- Barralis, G. 1976. Méthode d'étude des groupements adventices des cultures annuelles; Application à la Côte d'Or. In: COLUMA, P., FR (ed.) *5ème Colloque International sur l'Ecologie et la Biologie des Mauvaise Herbes*, pp. 59-68. INRA, Dijon, FR.
- Barralis, G., Chadoeuf, R. & Lonchamp, J.P. 1988. Longévité des semences de mauvaises herbes annuelles dans un sol cultivé. *Weed Research* 28: 407-418.
- Barton, K. 2015. MuMIn: Model selection and model averaging based on information criteria. R package version 1.12-1.
- Baselga, A. 2013. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 552-557.
- Baselga, A. & Orme, C.D.L. 2012. betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808-812.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R.H.B., Singmann, H., Dai, B. & Grothendieck, G. 2015. lme4: Linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4, R package version 1.1-8.
- Bello, F.d., Lavorel, S., Lavergne, S., Albert, C.H., Boulangeat, I., Mazel, F. & Thuiller, W. 2013. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. *Ecography* 36: 393-402.
- Belyea, L.R. & Lancaster, J. 1999. Assembly Rules within a Contingent Ecology. *Oikos* 86: 402-416.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. 1995. Controlling the false discovery rate: A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 57: 289-300.
- Benvenuti, S. 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biology and Management* 7: 141-157.
- Bischoff, A. 2005. Analysis of weed dispersal to predict chances of re-colonisation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106: 377-387.
- Bjørnstad, O. 2013. Package 'nfc': Spatial nonparametric covariance functions. R package version 1.1-5. URL: <http://onb.ent.psu.edu/onb1/R>.

Bibliographie générale

- Bjørnstad, O.N. & Falck, W. 2001. Nonparametric spatial covariance functions: Estimation and testing. *Environmental and Ecological Statistics* 8: 53-70.
- Blackshaw, R.E., O'Donovan, J.T., Harker, K.N., Clayton, G.W. & Stougaard, R.N. 2006. Reduced herbicide doses in field crops: A review. *Weed Biology and Management* 6: 10-17.
- Blumenthal, D. & Jordan, N. 2001. Weeds in field margins: a spatially explicit simulation analysis of Canada thistle population dynamics. *Weed Science* 49: 509-519.
- Bochet, E., García-Fayos, P. & Tormo, J. 2007. Road slope revegetation in semiarid Mediterranean environments. Part I: seed dispersal and spontaneous colonization. *Restoration Ecology* 15: 88-96.
- Booth, B.D. & Swanton, C.J. 2002. Assembly theory applied to weed communities. *Weed Science* 50: 2-13.
- Bozena, Š. 2010. Road-side herbaceous vegetation: life history groups and habitat preferences. *Polish Journal of Ecology* 58: 69-79.
- Briner, T., Nentwig, W. & Airoidi, J.-P. 2005. Habitat quality of wildflower strips for common voles (*Microtus arvalis*) and its relevance for agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 105: 173-179.
- Buisson, E. & Dutoit, T. 2004. Colonisation by native species of abandoned farmland adjacent to a remnant patch of Mediterranean steppe. *Plant Ecology* 174: 371-384.
- Buisson, E., Dutoit, T., Torre, F., Römermann, C. & Poschlod, P. 2006. The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 115: 6-14.
- Bullock, J.M. & Clarke, R.T. 2000. Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124: 506-521.
- Bullock, J.M. & Moy, I.L. 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica* 25: 35-41.
- Bullock, J.M., Moy, I.L., Coulson, S.J. & Clarke, R.T. 2003. Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb *Rhinanthus minor*. *Ecography* 26: 692-704.
- Bullock, J.M., Shea, K. & Skarpaas, O. 2006. Measuring plant dispersal: an introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecology* 186: 217-234.
- Burel, F. & Baudry, J. 1999. Ecologie du paysage. *Concepts, méthodes et applications*: 359.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2nd ed. Springer, New York, US.
- Burnside, O.C., Wilson, R.G., Weisberg, S. & Hubbard, K.G. 1996. Seed longevity of 41 weed species buried 17 years in eastern and western Nebraska. *Weed Science*: 74-86.
- C. J. Clark, J. R. Poulsen, D. J. Levey & C. W. Osenberg 2007. Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. *The American Naturalist* 170: 128-142.
- Cappers, R.T.J., Bekker, R.M. & Jans, J.E.A. 2006. Digitale zadenatlas van Nederland / Digital seed atlas of the Netherlands. second ed. Barkhuis, Eelde.
- Carlen, C., Darbellay, C. & Gex, P. 1998. Effets à long terme de la fumure et de la fréquence des coupes sur une prairie permanente en montagne. AMTRA, Nyon, Suisse.
- Carthew, S.M., Garrett, L.A. & Ruykys, L. 2013. Roadside vegetation can provide valuable habitat for small, terrestrial fauna in South Australia. *Biodiversity and Conservation* 22: 737-754.
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M. & Palmer, T.M. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1: e1400253.

Bibliographie générale

- Chabrierie, O. & Alard, D. 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. *Plant Ecology* 176: 101-112.
- Chambre d'Agriculture d'Indre et Loire 1986. Carte des sols de la région Centre au 1/50.000.
- Chambre d'agriculture d'Indre et Loire 2002. Panorama des sols en Indre-et-Loire.
- Chapin III, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E. & Hobbie, S.E. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405: 234-242.
- Chaudron, C., Chauvel, B. & Isselin-Nondedeu, F. 2016a. Effects of late mowing on plant species richness and seed rain in road verges and adjacent arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 232: 218-226.
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S. & Di Pietro, F. 2016b. Influence of management practices on plant assemblages of road–field boundaries in an agricultural landscape. *Applied Vegetation Science* 19: 644-654.
- Chikowo, R., Faloya, V., Petit, S. & Munier-Jolain, N. 2009. Integrated weed management systems allow reduced reliance on herbicides and long-term weed control. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 132: 237-242.
- Clifford, H.T. 1956. Seed dispersal on footwear. *Proceedings of the Botanical Society of British Isles* 2: 129-131.
- Coffin, A.W. 2007. From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. *Journal of Transport Geography* 15: 396-406.
- Coffin, D.P. & Lauenroth, W.K. 1989. Spatial and temporal variation in the seed bank of a semiarid grassland. *American Journal of Botany* 76: 53-58.
- Colbach, N. & Sache, I. 2001. Blackgrass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) seed dispersal from a single plant and its consequences on weed infestation. *Ecological Modelling* 139: 201-219.
- Collinson, W., Parker, D., Patterson-Abrolat, C., Alexander, G. & Davies-Mostert, H. 2015. Setjhaba Sa, South Afrika. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 439-447. John Wiley & Sons, Ltd.
- Concepción, E.D., Díaz, M., Kleijn, D., Báldi, A., Batáry, P., Clough, Y., Gabriel, D., Herzog, F., Holzschuh, A., Knop, E., Marshall, E.J.P., Tschardtke, T. & Verhulst, J. 2012. Interactive effects of landscape context constrain the effectiveness of local agri-environmental management. *Journal of Applied Ecology* 49: 695-705.
- Conn, J.S., Beattie, K.L. & Blanchard, A. 2006. Seed viability and dormancy of 17 weed species after 19.7 years of burial in Alaska. *Weed Science* 54: 464-470.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X. & Chauvel, B. 2012. The impact of sown grass strips on the spatial distribution of weed species in adjacent boundaries and arable fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 155: 35-40.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X. & Chauvel, B. 2011a. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Research* 52: 88-97.
- Cordeau, S., Reboud, X. & Chauvel, B. 2011b. Farmers' fears and agro-economic evaluation of sown grass strips in France. *Agronomy for sustainable development* 31: 463-473.
- Cordier, J. 2010. Liste des espèces menacées de la flore de la région Centre. Conservatoire botanique du bassin parisien, Paris, FR.
- Coulson, S.J., Bullock, J.M., Stevenson, M.J. & Pywell, R.F. 2001. Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204-216.
- Cousins, S.A. 2009. Extinction debt in fragmented grasslands: paid or not? *Journal of Vegetation Science* 20: 3-7.

Bibliographie générale

- Cousins, S.A. 2006. Plant species richness in midfield islets and road verges—the effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation* 127: 500-509.
- Cousins, S.A. & Eriksson, O. 2002. The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape Ecology* 17: 517-529.
- Cousins, S.A., Ohlson, H. & Eriksson, O. 2007. Effects of historical and present fragmentation on plant species diversity in semi-natural grasslands in Swedish rural landscapes. *Landscape Ecology* 22: 723-730.
- Cousins, S.A.O. 2005. Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biological Conservation* 127: 500-509.
- Czarnecka, J. 2004. Microspatial structure of the seed bank of xerothermic grassland-intracommunity differentiation. *Acta societatis botanicorum poloniae* 73: 155-164.
- D'Amico, M., Román, J., de los Reyes, L. & Revilla, E. 2015. Vertebrate road-kill patterns in Mediterranean habitats: who, when and where. *Biological Conservation* 191: 234-242.
- De Cauwer, B., Reheul, D., Nijs, I. & Milbau, A. 2008. Management of newly established field margins on nutrient-rich soil to reduce weed spread and seed rain into adjacent crops. *Weed Research* 48: 102-112.
- de Jong, F.M.W., de Snoo, G.R. & van de Zande, J.C. 2008. Estimated nationwide effects of pesticide spray drift on terrestrial habitats in the Netherlands. *Journal of Environmental Management* 86: 721-730.
- de la Riva, E.G., Casado, M.A., Jiménez, M.D., Mola, I., Costa-Tenorio, M. & Balaguer, L. 2011. Rates of local colonization and extinction reveal different plant community assembly mechanisms on road verges in central Spain. *Journal of Vegetation Science* 22: 292-302.
- de Redon de Colombier, L. 2008. Intérêts écologiques des bords de route en milieu agricole intensif. Thèse de doctorat, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, FR.
- de Redon de Colombier, L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O. & Kerbirou, C. 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? *Acta Oecologica* 62: 58-65.
- de Snoo, G.R. 1999. Unsprayed field margins: effects on environment, biodiversity and agricultural practice. *Landscape and Urban Planning* 46: 151-160.
- de Snoo, G.R. & de Wit, P.J. 1998. Buffer zones for reducing pesticide drift to ditches and risks to aquatic organisms. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 41: 112-118.
- de Snoo, G.R. & Van der Poll, R.J. 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 73: 1-6.
- Délye, C., Jasieniuk, M. & Le Corre, V. 2013. Deciphering the evolution of herbicide resistance in weeds. *Trends in Genetics* 29: 649-658.
- Desriers, M. 2007. L'agriculture française depuis cinquante ans: des petites exploitations familiales aux droits à paiement unique. *Agrreste cahiers* 2: 3-14.
- Di Pietro, F., Genin, A. & Botte, F. 2003. La flore des bordures de champ en zone de grande culture: structuration et effet des facteurs agricoles et paysagers. In: *Symbioses*, pp. 49-54.
- Diamond, J.M. 1972. Biogeographic kinetics: estimation of relaxation times for avifaunas of southwest Pacific islands. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 69: 3199-3203.
- Diaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science* 9: 113-122.
- Dolédec, S., Chessel, D., Ter Braak, C. & Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics* 3: 143-166.

Bibliographie générale

- Dolle, M. & Schmidt, W. 2009. The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. *Applied Vegetation Science* 12: 415-428.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D. & Lautenbach, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27-46.
- Dray, S., Choler, P., Doledec, S., Peres-Neto, P.R., Thuiller, W., Pavoine, S. & ter Braak, C.J. 2014. Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95: 14-21.
- Dray, S., Dufour, A.-B. & Thioulouse, J. 2013. Analysis of ecological data: Exploratory and euclidean methods in environmental sciences version 1.6-2.
- Dray, S. & Legendre, P. 2008. Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology* 89: 3400-3412.
- Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Elton, C. 1927. Animal Ecology, 1927. *Sidgwick & Jackson, LTD, London*.
- Epps, C.W., Nowak, K. & Mutayoba, B. 2015. Unfenced Reserves, Unparalleled Biodiversity and a Rapidly Changing Landscape. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 448-454. John Wiley & Sons, Ltd.
- Ernault, A., Tremauville, Y., Cellier, D., Margerie, P., Langlois, E. & Alard, D. 2006. Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: Past or present patterns? *Biological Conservation* 127: 1-17.
- Facelli, J.M. & Pickett, S.T. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.
- Fahrig, L., Girard, J., Duro, D., Pasher, J., Smith, A., Javorek, S., King, D., Lindsay, K.F., Mitchell, S. & Tischendorf, L. 2015. Farmlands with smaller crop fields have higher within-field biodiversity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 200: 219-234.
- Fearnside, P.M. 2015. Highway Construction as a Force in the Destruction of the Amazon Forest. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 414-424. John Wiley & Sons, Ltd.
- Forman, R.T. 1995a. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions. Cambridge University Press.
- Forman, R.T. 2003. Road ecology: science and solutions. Island Press.
- Forman, R.T. 1995b. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* 10: 133-142.
- Forman, R.T. & Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- Forman, R.T. & Godron, M. 1986. Landscape ecology. Wiley and sons New York.
- Forman, R.T.T. 1998. Road ecology: a solution for the giant embracing us. *Landscape Ecology* 13.
- Foster, B.L. & Tilman, D. 2003. Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology* 91: 999-1007.
- Freemark, K. & Boutin, C. 1995. Impacts of agricultural herbicide use on terrestrial wildlife in temperate landscapes: a review with special reference to North America. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 52: 67-91.
- Fried, G., Chauvel, B., Rodriguez, A., Jullien, J. & Reboud, X. 2014. Flore du blé d'hiver : quarante ans d'évolution. *Phytoma - La santé des végétaux* 678: 42-47.

Bibliographie générale

- Fried, G., Kazakou, E. & Gaba, S. 2012. Trajectories of weed communities explained by traits associated with species' response to management practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 158: 147-155.
- Fried, G., Petit, S., Dessaint, F. & Reboud, X. 2009. Arable weed decline in Northern France: crop edges as refugia for weed conservation? *Biological Conservation* 142: 238-243.
- Fried, G., Petit, S. & Reboud, X. 2010. A specialist-generalist classification of the arable flora and its response to changes in agricultural practices. *BioMed Central Ecology* 10: 20.
- Fu, W., Liu, S., Degloria, S.D., Dong, S. & Beazley, R. 2010a. Characterizing the "fragmentation-barrier" effect of road networks on landscape connectivity: A case study in Xishuangbanna, Southwest China. *Landscape and Urban Planning* 95: 122-129.
- Fu, W., Liu, S. & Dong, S. 2010b. Landscape pattern changes under the disturbance of road networks. *Procedia Environmental Sciences* 2: 859-867.
- Gaba, S., Chauvel, B., Dessaint, F., Bretagnolle, V. & Petit, S. 2010. Weed species richness in winter wheat increases with landscape heterogeneity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 138: 318-323.
- Gaba, S., Fried, G., Kazakou, E., Chauvel, B. & Navas, M.-L. 2014. Agroecological weed control using a functional approach: a review of cropping systems diversity. *Agronomy for sustainable development* 34: 103-119.
- Gabay, O., Perevolotsky, A. & Shachak, M. 2012. How landscape modulators function: woody plant impact on seed dispersal and abiotic filtering. *Plant Ecology* 213: 685-693.
- Gadd, M.E. 2015. Expected Effects of a Road Across the Serengeti. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 455-464. John Wiley & Sons, Ltd.
- Gargominy, O., Terceirie, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinck, P., Dupont, P., Vandel, E., Daszkiewicz, P. & Poncet, L. 2014. TAXREF v8.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en œuvre et diffusion. Rapport SPN 2014 - 42, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D. & Bellmann, A. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Courier Corporation.
- Gerald, M.H., Burton, M.G. & Fred, H.Y. 2007. Effect of mowing on lateral spread and rhizome growth of troublesome *Paspalum* species. *Weed Science* 55: 486-490.
- Girvetz, E.H., Thorne, J.H., Berry, A.M. & Jaeger, J.A. 2008. Integration of landscape fragmentation analysis into regional planning: a statewide multi-scale case study from California, USA. *Landscape and Urban Planning* 86: 205-218.
- Godinho, I. 1984. Les définitions d' 'adventicee' et de 'mauvaise herbee'. *Weed Research* 24: 121-125.
- Goosem, M. 2015. Tropical Ecosystem Vulnerability and Climatic Conditions. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 397-406. John Wiley & Sons, Ltd.
- Greene, D.F. & Johnson, E.A. 1993. Seed Mass and Dispersal Capacity in Wind-Dispersed Diaspores. *Oikos* 67: 69-74.
- Grime, J. 1979. Plant strategies and vegetation processes. *John Wiley & Sons, New York*.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*: 1169-1194.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250: 26-31.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. Unwin Hyman Ltd, London, UK.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34: 427-433.

Bibliographie générale

- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev* 52: 107-145.
- Gunton, R.M., Petit, S. & Gaba, S. 2011. Functional traits relating arable weed communities to crop characteristics. *Journal of Vegetation Science* 22: 541-550.
- Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press.
- Harpole, W.S. & Tilman, D. 2007. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446: 791-793.
- Hautier, Y., Niklaus, P.A. & Hector, A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324: 636-638.
- Heap, I. 2014. Herbicide resistant weeds. In: *Integrated Pest Management*, pp. 281-301. Springer.
- Heimann, B. & Cussans, G.W. 1996. The importance of seeds and sexual reproduction in the population biology of *Cirsium arvense* - a literature review. *Weed Research* 36: 493-503.
- Hellstrom, K., Huhta, A.P., Rautio, P. & Tuomi, J. 2006. Search for optimal mowing regime - slow community change in a restoration trial in northern Finland. *Annales Botanici Fennici* 43: 338-348.
- Henriksen, C.I. & Langer, V. 2013. Road verges and winter wheat fields as resources for wild bees in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 173: 66-71.
- Hensen, I. & Müller, C. 1997. Experimental and structural investigations of anemochorous dispersal. *Plant Ecology* 133: 169-180.
- Hill, M. & Smith, A. 1976. Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*: 249-255.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54: 427-432.
- Hill, M.O., Mountford, J.O., Roy, D.B. & Bunce, R.G.H. 1999. Technical annex - Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT, England.
- Hobday, A.J. & Minstrell, M.L. 2008. Distribution and abundance of roadkill on Tasmanian highways: human management options. *Wildlife Research* 35: 712-726.
- Hogbin, P.M., Ayre, D.J. & Whelan, R.J. 1998. Genetic variation and reproductive success of road verge populations of the rare shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Heredity* 80: 180-186.
- Holderegger, R. & Di Giulio, M. 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology* 11: 522-531.
- Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65-70.
- Hopwood, J.L. 2008. The contribution of roadside grassland restorations to native bee conservation. *Biological Conservation* 141: 2632-2640.
- Hovd, H. & Skogen, A. 2005. Plant species in arable field margins and road verges of central Norway. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 110: 257-265.
- Hubbell, S.P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography (MPB-32). Princeton University Press.
- Huenneke, L.F. & Graham, C. 1987. A new sticky trap for monitoring seed rain in grasslands. *Journal of range management*: 370-372.
- Huijser, M.P. & Clevenger, A.P. 2006. Habitat and corridor function of rights-of-way. In: Davenport, J. & Davenport, J.L. (eds.) *The ecology of transportation: managing mobility for the environment*, pp. 233-254. Springer, Netherlands.
- Humbert, J.-Y., Pellet, J., Buri, P. & Arlettaz, R. 2012. Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland? *Environmental Evidence* 1: 9.

Bibliographie générale

- Hutchings, M.J. & Booth, K.D. 1996. studies of the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *Journal of Applied Ecology* 33: 1182-1190.
- Hutchinson, G. 1957. Concluding remarks.: Cold Sprig Harbor Symposia on Quantitative Biology. In: Yale University New Haven.
- Isselin-Nondedeu, F., Rey, F. & Bedecarrats, A. 2006. Contributions of vegetation cover and cattle hoof prints towards seed runoff control on ski pistes. *Ecological Engineering* 27: 193-201.
- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J. & Boecklen, W.J. 1984. The Grinnellian niche of the wood thrush. *American Naturalist*: 17-47.
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A. & Saarnio, S. 2007. Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied Vegetation Science* 10: 285-292.
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A. & Saarnio, S. 2006a. Grassland vegetation along roads differing in size and traffic density. *Annales Botanici Fennici* 43: 107-117.
- Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A. & Saarnio, S. 2006b. Grassland vegetation along roads differing in size and traffic density. In: *Annales Botanici Fennici*, pp. 107-117. JSTOR.
- Jauzein, P. 2001. Biodiversité des champs cultivés: l'enrichissement floristique. *Dossier de l'environnement de l'INRA* 21: 43-64.
- Jauzein, P. 1995. Flore des champs cultivés. Sopra-INRA, Paris, FR.
- Jauzein, P., Vacher, C., Blondlot, A. & Citron, G. 2000. Les bromes en extension dans les céréales. *Perspectives Agricoles* 259: 82-92.
- Johansson, V.A., Cousins, S.A. & Eriksson, O. 2011. Remnant populations and plant functional traits in abandoned semi-natural grasslands. *Folia Geobotanica* 46: 165-179.
- Joly, M., Bertrand, P., Gbangou, R.Y., White, M.-C., Dubé, J. & Lavoie, C. 2011. Paving the Way for Invasive Species: Road Type and the Spread of Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Environmental Management* 48: 514-522.
- 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. *Journal of Applied Ecology* 47: 832-840.
- José-María, L., Blanco-Moreno, J.M., Armengot, L. & Sans, F.X. 2011. How does agricultural intensification modulate changes in plant community composition? *Agriculture, Ecosystems & Environment* 145: 77-84.
- Julve, P. 1998. baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France.
- Kahmen, S. & Poschlod, P. 2008. Effects of grassland management on plant functional trait composition. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128: 137-145.
- Kahmen, S., Poschlod, P. & Schreiber, K.-F. 2002. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation* 104: 319-328.
- Karim, M.N. & Mallik, A.U. 2008. Roadside revegetation by native plants: I. Roadside microhabitats, floristic zonation and species traits. *Ecological Engineering* 32: 222-237.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Kelly, D. 1989. Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *Journal of Ecology* 77: 747-769.
- Kleijn, D., Joenje, W. & Kropff, M.J. 1997. Patterns in species composition of arable field boundary vegetation. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 175-192.

- Kleijn, D. & Snoeijs, G.I.J. 1997. Field boundary vegetation and the effects of agrochemical drift: botanical change caused by low levels of herbicide and fertilizer. *Journal of Applied Ecology* 34: 1413-1425.
- Kleijn, D. & van der Voort, L.A.C. 1997. Conservation headlands for rare arable weeds: the effects of fertilizer application and light penetration on plant growth. *Biological Conservation* 81: 57-67.
- Kleijn, D. & Verbeek, M. 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology* 37: 256-266.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. 2002. The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? *Evolutionary Ecology* 15: 363-382.
- Klotz, S., Kühn, I. & Durka, W. 2002. Biolflor: eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland.
- Köhler, B. 2001. Mechanisms and extent of vegetation changes in differently managed limestone grasslands. PhD Thesis, ETH Zürich.
- Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P.J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A. & Ryser, P. 2005. Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 51-67.
- Kovács-Hostyánszki, A., Batáry, P., Báldi, A. & Harnos, A. 2011. Interaction of local and landscape features in the conservation of Hungarian arable weed diversity. *Applied Vegetation Science* 14: 40-48.
- Kraft, N.J., Adler, P.B., Godoy, O., James, E.C., Fuller, S. & Levine, J.M. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592-599.
- Krasny, M.E. & DiGregorio, L.M. 2001. Gap dynamics in Allegheny northern hardwood forests in the presence of beech bark disease and gypsy moth disturbances. *Forest Ecology and Management* 144: 265-274.
- Kremen, C. & Chaplin-Kramer, R. 2007. Insects as providers of ecosystem services: crop pollination and pest control. In: Stewart, A.J.A., New, T.R. & Lewis, O.T. (eds.) *Insect Conservation Biology - Proceedings of the Royal Entomological Society's 23rd International Symposium*, pp. 349-382. CAB International.
- Kumar, S., Stohlgren, T.J. & Chong, G.W. 2006. Spatial heterogeneity influences native and nonnative plant species richness. *Ecology* 87: 3186-3199.
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R.K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M. & Steffan-Dewenter, I. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 564-571.
- Laliberté, E., Legendre, P., Shipley, B. & Laliberté, M.E. 2014. Package 'FD'. *Version* 1: 12.
- Lambinon, J., De Langhe, J.E., Delvosalle, L. & Duvingneaud, J. 1992. Nouvelle Flore de Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg, du Nord de la France et des régions voisines. 6ème ed. Jardin botanique national de Belgique, Meise, Belgique.
- Lande, R. 1996. Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Landis, J.R., Heyman, E.R. & Koch, G.G. 1978. Average partial association in three-way contingency tables: a review and discussion of alternative tests. *International Statistical Review* 46: 237-254.
- Łaska, G. 2012. The notion of disturbances and progress in ecology. In: *Biological diversity - from cell to cell*, pp. 87-102.

Bibliographie générale

- Le Coeur, D., Baudry, J. & Burel, F. 1997. Field margins plant assemblages: variation partitioning between local and landscape factors. *Landscape and Urban Planning* 37: 57-71.
- Le Coeur, D., Baudry, J., Burel, F. & Thenail, C. 2002. Why and how we should study field boundary biodiversity in an agrarian landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 23-40.
- Le Féon, V., Schermann-Legionnet, A., Delettre, Y., Aviron, S., Billeter, R., Bugter, R., Hendrickx, F. & Burel, F. 2010. Intensification of agriculture, landscape composition and wild bee communities: a large scale study in four European countries. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137: 143-150.
- Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., de Redon, L., Carnino, N., Machon, N. & Porcher, E. 2008. Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biological Conservation* 141: 1581-1590.
- Legendre, P., Galzin, R. & Harmelin-Vivien, M.L. 1997. Relating behavior to habitat: Solutions to the fourth-corner problem. *Ecology* 78: 547-562.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical ecology. 3rd ed. Elsevier science BV, Amsterdam, Netherlands.
- Légère, A. & Samson, N. 2004. Tillage and weed management effects on weeds in barley–red clover cropping systems. *Weed Science* 52: 881-885.
- Lemke, A., von der Lippe, M. & Kowarik, I. 2009. New opportunities for an old method: using fluorescent colours to measure seed dispersal. *Journal of Applied Ecology* 46: 1122-1128.
- Leng, X., Musters, C.J.M. & de Snoo, G.R. 2011. Effects of mowing date on the opportunities of seed dispersal of ditch bank plant species under different management regimes. *Journal for Nature Conservation* 19: 166-174.
- Lennartsson, T. & Oostermeijer, J.G.B. 2001. Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *Journal of Ecology* 89: 451-463.
- Levine, J.M. & Murrell, D.J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34: 549-574.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological society of America* 15: 237-240.
- Lewis, J. 1973. Longevity of crop and weed seeds: survival after 20 years in soil. *Weed Research* 13: 179-191.
- Lindborg, R. 2007. Evaluating the distribution of plant life-history traits in relation to current and historical landscape configurations. *Journal of Ecology* 95: 555-564.
- Lindborg, R. & Eriksson, O. 2004. Historical landscape connectivity affects present plant species diversity. *Ecology* 85: 1840-1845.
- Liu, M., Hulting, A.G. & Mallory-Smith, C. 2016. Characterization of Multiple Herbicide-Resistant Italian Ryegrass (*Lolium perenne* ssp. *multiflorum*) Populations from Winter Wheat Fields in Oregon. *Weed Science* 64: 331-338.
- Liu, S.L., Cui, B.S., Dong, S.K., Yang, Z.F., Yang, M. & Holt, K. 2008. Evaluating the influence of road networks on landscape and regional ecological risk—A case study in Lancang River Valley of Southwest China. *Ecological Engineering* 34: 91-99.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H. & Hillebrand, H. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 482-491.
- Looijen, R.C. 2000. Ecological Communities: Conceptual Problems and Definition. In: *Holism and Reductionism in Biology and Ecology*, pp. 159-192. Springer.

Bibliographie générale

- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. & Callaway, R.M. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- Lososová, Z., Chytrý, M. & Kühn, I. 2008. Plant attributes determining the regional abundance of weeds on central European arable land. *Journal of Biogeography* 35: 177-187.
- Lososová, Z., Chytrý, M., Kühn, I., Hájek, O., Horáková, V., Pyšek, P. & Tichý, L. 2006. Patterns of plant traits in annual vegetation of man-made habitats in central Europe. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8: 69-81.
- Lutman, P., Cussans, G., Wright, K., Wilson, B., Wright, G. & Lawson, H. 2002. The persistence of seeds of 16 weed species over six years in two arable fields. *Weed Research* 42: 231-241.
- Lutman, P.J.W., Moss, S.R., Cook, S. & Welham, S.J. 2013. A review of the effects of crop agronomy on the management of *Alopecurus myosuroides*. *Weed Research* 53: 299-313.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press.
- Mackey, R.L. & Currie, D.J. 2001. The diversity–disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology* 82: 3479-3492.
- Mackowiak, O. 2009. Dossier d'organisation du fauchage raisonné et du débroussaillage. Conseil Général d'Indre-et-Loire.
- Mamarot, J. & Rodriguez, A. 2011. Mauvaises herbes des cultures. 3ème ed. Acta, Paris, FR.
- Mante, J. & Gerowitt, B. 2009. Learning from farmers' needs: Identifying obstacles to the successful implementation of field margin measures in intensive arable regions. *Landscape and Urban Planning* 93: 229-237.
- Marshall, E. 2001. Biodiversity, herbicides and non-target plants. In: *Brighton crop protection conference weeds*, pp. 855-862.
- Marshall, E. 2009. The impact of landscape structure and sown grass margin strips on weed assemblages in arable crops and their boundaries. *Weed Research* 49: 107-115.
- Marshall, E., Brown, V., Boatman, N., Lutman, P., Squire, G. & Ward, L. 2003. The role of weeds in supporting biological diversity within crop fields. *Weed Research* 43: 77-89.
- Marshall, E. & Moonen, A. 2002. Field margins in northern Europe: their functions and interactions with agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 89: 5-21.
- Marshall, E.J.P. 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *Journal of Applied Ecology* 26: 247-257.
- Marshall, E.J.P. 1988. Field-scale estimates of grass weed populations in arable land. *Weed Research* 28: 191-198.
- Mas, M.T. & Verdú, A.M.C. 2003. Tillage system effects on weed communities in a 4-year crop rotation under Mediterranean dryland conditions. *Soil and Tillage Research* 74: 15-24.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews* 9: 1-59.
- McGarigal, K., Wan, H.Y., Zeller, K.A., Timm, B.C. & Cushman, S.A. 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* 31: 1161-1175.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178-185.
- Mignolet, C., Schott, C. & Benoît, M. 2007. Spatial dynamics of farming practices in the Seine basin: Methods for agronomic approaches on a regional scale. *Science of the Total Environment* 375: 13-32.
- Millennium Ecosystem Assessment 2005. Ecosystems and human well-being. Synthesis. Island press Washington, DC.

Bibliographie générale

- Ministère de l'agriculture de l'agroalimentaire et de la forêt 2014. La réforme de la PAC en un coup d'oeil.
- Ministère de l'écologie et du développement durable L'agriculture - L'environnement en région Centre.
- Ministère de l'environnement de l'énergie et de la mer 2015. Mémento de statistiques des transports.
- Montégut, J. 1970. Clé de détermination des semences des mauvaises herbes: texte. Laboratoire de botanique, Ecole nationale supérieur d'horticulture de Versailles, Versailles, France.
- Moore, L.A. 2007. Population ecology of the southern cassowary *Casuarius casuarius johnsonii*, Mission Beach north Queensland. *Journal of Ornithology* 148: 357-366.
- Moser, D., Zechmeister, H.G., Plutzer, C., Sauberer, N., Wrška, T. & Grabherr, G. 2002. Landscape patch shape complexity as an effective measure for plant species richness in rural landscapes. *Landscape Ecology* 17: 657-669.
- Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villéger, S., Mason, N.W.H. & Bellwood, D.R. 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 167-177.
- Nathan, R. 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 481-483.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285.
- Nathan, R., Perry, G., Cronin, J.T., Strand, A.E. & Cain, M.L. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal. *Oikos* 103: 261-273.
- Nieuwenhuis, R., te Grotenhuis, H. & Pelzer, B. 2012. Influence. ME: tools for detecting influential data in mixed effects models.
- Noordijk, J., Delille, K., Schaffers, A.P. & Sýkora, K.V. 2009. Optimizing grassland management for flower-visiting insects in roadside verges. *Biological Conservation* 142: 2097-2103.
- Noordijk, J., Schaffers, A.P., Heijerman, T. & Sýkora, K.V. 2011. Using movement and habitat corridors to improve the connectivity for heathland carabid beetles. *Journal for Nature Conservation* 19: 276-284.
- Norton, L., Johnson, P., Joys, A., Stuart, R., Chamberlain, D., Feber, R., Firbank, L., Manley, W., Wolfe, M., Hart, B., Mathews, F., Macdonald, D. & Fuller, R.J. 2009. Consequences of organic and non-organic farming practices for field, farm and landscape complexity. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129: 221-227.
- O'Farrell, P.J. & Milton, S.J. 2005. Road Verge and Rangeland Plant Communities in the Southern Karoo: Exploring What Influences Diversity, Dominance and Cover. *Biodiversity and Conservation* 15: 921-938.
- OECD 2001. Environmental Indicators for Agriculture. 3: Methods and Results, OECD Publishing, Paris, FR.
- Oerke, E.-C. 2006. Crop losses to pests. *The Journal of Agricultural Science* 144: 31-43.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H. & Wagner, H. 2013. Vegan: Community ecology package, R package version 2.0-10.
- Olson, K.A. & van der Ree, R. 2015. Railways, Roads and Fences Across Kazakhstan and Mongolia Threaten the Survival of Wide-Ranging Wildlife. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 472-478. John Wiley & Sons, Ltd.
- Öster, M., Cousins, S.A.O. & Eriksson, O. 2007. Size and heterogeneity rather than landscape context determine plant species richness in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 18: 859-868.

Bibliographie générale

- Pakeman, R.J., Lepš, J., Kleyer, M., Lavorel, S. & Garnier, E. 2009. Relative climatic, edaphic and management controls of plant functional trait signatures. *Journal of Vegetation Science* 20: 148-159.
- Palmer, J.H. & Sagar, G.R. 1963. *Agropyron Repens* (L.) Beauv. (*Triticum repens* L.; *Elytrigia repens* (L.) Nevski). *Journal of Ecology* 51: 783-794.
- Parr, T. & Way, J. 1988. Management of roadside vegetation: the long-term effects of cutting. *Journal of Applied Ecology* 25: 1073-1087.
- Pedley, S.M. & Dolman, P.M. 2014. Multi-taxa trait and functional responses to physical disturbance. *Journal of Animal Ecology* 83: 1542-1552.
- 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 Botanica Gallica* 161: 243-252.
- Perronne, R., Le Corre, V., Bretagnolle, V. & Gaba, S. 2015. Stochastic processes and crop types shape weed community assembly in arable fields. *Journal of Vegetation Science* 26: 348-359.
- Persson, T.S. 1995. Management of roadside verges: vegetation changes and species diversity. Ph.D. thesis, Uppsala Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, SE.
- Petit, S., Alignier, A., Colbach, N., Joannon, A., Le Cœur, D. & Thenail, C. 2013. Weed dispersal by farming at various spatial scales. A review. *Agronomy for sustainable development* 33: 205-217.
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 223: 41-47.
- Philippe, M.-A. & Polombo, N. 2009. Soixante années de remembrement. *Etudes foncières*: 43-49.
- Pickering, C. & Mount, A. 2010. Do tourists disperse weed seed? A global review of unintentional human-mediated terrestrial seed dispersal on clothing, vehicles and horses. *Journal of Sustainable Tourism* 18: 239-256.
- Pickering, C., Mount, A., Wichmann, M. & Bullock, J. 2011. Estimating human-mediated dispersal of seeds within an Australian protected area. *Biological Invasions* 13: 1869-1880.
- Piqueray, J., Bisteau, E., Cristofoli, S., Palm, R., Poschlod, P. & Mahy, G. 2011a. Plant species extinction debt in a temperate biodiversity hotspot: Community, species and functional traits approaches. *Biological Conservation* 144: 1619-1629.
- Piqueray, J., Cristofoli, S., Bisteau, E., Palm, R. & Mahy, G. 2011b. Testing coexistence of extinction debt and colonization credit in fragmented calcareous grasslands with complex historical dynamics. *Landscape Ecology* 26: 823-836.
- Plantureux, S. & Amiaud, B. 2009. e-FLORA-sys.
- Poggio, S.L., Chaneton, E.J. & Ghersa, C.M. 2010. Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation* 143: 2477-2486.
- Pons, J. & Pausas, J.G. 2007. Acorn dispersal estimated by radio-tracking. *Oecologia* 153: 903-911.
- Pronatura-Genève 1996. Protection de la nature et entretien des talus routiers des bords de route et de cours d'eau - Résultats de cinq années d'action -. Association Genevoise pour la Protection de la Nature et le Département des Travaux Publics et de l'Energie du Canton de Genève.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*: 652-661.

Bibliographie générale

- R Development Core Team 2013. R: A language and environment for statistical computing. In. R foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rabinowitz, D. & Rapp, J.K. 1981. Dispersal Abilities of Seven Sparse and Common Grasses from a Missouri Prairie. *American Journal of Botany* 68: 616-624.
- Rauf, S., Teixeira da Silva, J., Khan, A.A. & Naveed, A. 2010. Consequences of plant breeding on genetic diversity. *International Journal of Plant Breeding* 4: 1-21.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Rédei, T., Szitár, K., Czúcz, B., Barabás, S., Lellei-Kovács, E., Pándi, I., Somay, L. & Csecserits, A. 2014. Weak evidence of long-term extinction debt in Pannonian dry sand grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 182: 137-143.
- Reijnen, R., Foppen, R. & Veenbaas, G. 1997. Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodiversity and Conservation* 6: 567-581.
- Rew, L.J., Froud-Williams, R.J. & Boatman, N.D. 1996. Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* seed within arable field margins. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 59: 107-114.
- Richner, N., Holderegger, R., Linder, H. & Walter, T. 2015. Reviewing change in the arable flora of Europe: a meta-analysis. *Weed Research* 55: 1-13.
- Robinson, R.A. & Sutherland, W.J. 2002. Post-war changes in arable farming and biodiversity in Great Britain. *Journal of Applied Ecology* 39: 157-176.
- Römermann, C., Bernhardt-Römermann, M., Kleyer, M. & Poschlod, P. 2009. Substitutes for grazing in semi-natural grasslands—do mowing or mulching represent valuable alternatives to maintain vegetation structure? *Journal of Vegetation Science* 20: 1086-1098.
- Russell, S.K. & Schupp, E.W. 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of *Cercocarpus ledifolius* (Rosaceae). *Oikos* 81: 434-443.
- Ružička, M. 1958. Anwendung mathematisch-statistischer methoden in der geobotanik (Synthetische bearbeitung von aufnahmen). *Biologia, Bratislava* 13: 647-661.
- Rytwinski, T. & Fahrig, L. 2012. Do species life history traits explain population responses to roads? A meta-analysis. *Biological Conservation* 147: 87-98.
- Saarinen, K., Valtonen, A., Jantunen, J. & Saarnio, S. 2005. Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance? *Biological Conservation* 123: 403-412.
- Sala, O.E. & Huber-Sannwald, E. 2001. Global biodiversity in a changing environment: scenarios for the 21st century. Springer Science & Business Media.
- Schaffers, A. 2000. Ecology of roadside plant communities, Landbouwwuniversiteit Wageningen (Wageningen Agricultural University), Wageningen.
- Schaffers, A., Vesseur, M. & Sýkora, K. 1998. Effects of delayed hay removal on the nutrient balance of roadside plant communities. *Journal of Applied Ecology* 35: 349-364.
- Schaffers, A.P. 2002. Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation – Part II. Factors controlling species diversity. *Plant Ecology* 158: 247-268.
- Schéma régional de cohérence écologique du Centre 2014. Volume 3 : Enjeux régionaux, plan d'action et dispositiof de suivi.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 103-113.
- Schippers, P., Snoeiijing, I. & Kropff, M.J. 1999. Competition under high and low nutrient levels among three grassland species occupying different positions in a successional sequence. *New Phytologist* 143: 547-559.

Bibliographie générale

- Šerá, B. 2008. Road vegetation in Central Europe—an example from the Czech Republic. *Biologia* 63: 1085-1088.
- Šerá, B. & Šerý, M. 2004. Number and weight of seeds and reproductive strategies of herbaceous plants. *Folia Geobotanica* 39: 27-40.
- Seshadri, K.S. & Ganesh, T. 2015. Road Ecology in South India. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 425-429. John Wiley & Sons, Ltd.
- Skarpaas, O., Stabbe, O.E., Ronning, I. & Sverdrup, T.O. 2004. How far can a hawk's beard fly? Measuring and modelling the dispersal of *Crepis praemorsa*. *Journal of Ecology* 92: 747-757.
- Skórka, P., Lenda, M., Moroń, D., Kalarus, K. & Tryjanowski, P. 2013. Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biological Conservation* 159: 148-157.
- Smith, H., Firbank, L.G. & Macdonald, D.W. 1999. Uncropped edges of arable fields managed for biodiversity do not increase weed occurrence in adjacent crops. *Biological Conservation* 89: 107-111.
- Smith, R., Buckingham, H., Bullard, M., Shiel, R. & Younger, A. 1996a. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England. 1. Effects of grazing, cutting date and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward. *Grass and Forage Science* 51: 278-291.
- Smith, R. & Jones, L. 1991. The phenology of mesotrophic grassland in the Pennine Dales, northern England: historic hay cutting dates, vegetation variation and plant species phenologies. *Journal of Applied Ecology* 58: 42-59.
- Smith, R., Pullan, S. & Shiel, R. 1996b. Seed shed in the making of hay from mesotrophic grassland in a field in Northern England: effects of hay cut date, grazing and fertilizer in a split-split-plot experiment. *Journal of Applied Ecology* 33: 833-841.
- 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. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 185: 221-230.
- Sørensen, T.A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter* 5: 1-34.
- Spooner, P.G., Lunt, I.D., Okabe, A. & Shioda, S. 2004. Spatial analysis of roadside *Acacia* populations on a road network using the network K-function. *Landscape Ecology* 19: 491-499.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N.D., Herzog, I., van Doorn, A., de Snoo, G.R., Rakosy, L. & Ramwell, C. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe – A review. *Journal of Environmental Management* 91: 22-46.
- Stoate, C., Boatman, N., Borralho, R., Carvalho, C.R., De Snoo, G. & Eden, P. 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management* 63: 337-365.
- Storkey, J. 2006. A functional group approach to the management of UK arable weeds to support biological diversity. *Weed Research* 46: 513-522.
- Storkey, J., Moss, S.R. & Cussans, J.W. 2010. Using Assembly Theory to Explain Changes in a Weed Flora in Response to Agricultural Intensification. *Weed Science* 58: 39-46.
- Straker, A. 1998. Management of roads as biolinks and habitat zones in Australia. In: *International Conference on Wildlife Ecology and Transportation (ICOWET 1998)*.

Bibliographie générale

- Streit, B., Rieger, S.B., Stamp, P. & Richner, W. 2002. The effect of tillage intensity and time of herbicide application on weed communities and populations in maize in central Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 92: 211-224.
- Strykstra, R., Bekker, R. & Verweij, G. 1996. Establishment of *Rhinanthus angustifolius* in a successional hayfield after seed dispersal by mowing machinery. *Acta Botanica Neerlandica* 45: 557-562.
- Strykstra, R.J., Verweij, G.L. & Bakker, J.P. 1997. Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 387-401.
- Suding, K.N., Collins, S.L., Gough, L., Clark, C., Cleland, E.E., Gross, K.L., Milchunas, D.G. & Pennings, S. 2005. Functional-and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 4387-4392.
- Tackenberg, O., Poschod, P. & Bonn, S. 2003. Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs* 73: 191-205.
- Tanghe, M. & Godefroid, S. 2000. Road verge grasslands in southern Belgium and their conservation value. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 45: 147-163.
- Taylor, K., Brummer, T., Taper, M.L., Wing, A. & Rew, L.J. 2012. Human-mediated long-distance dispersal: an empirical evaluation of seed dispersal by vehicles. *Diversity and Distributions* 18: 942-951.
- Tela-Botanica Tela Botanica. Le réseau de la botanique francophone. <http://www.tela-botanica.org/site:botanique> (31st Jan. 2016)
- Tenenhaus, M. & Young, F.W. 1985. An analysis and synthesis of multiple correspondence analysis, optimal scaling, dual scaling, homogeneity analysis and other methods for quantifying categorical multivariate data. *psychometrika* 50: 91-119.
- Theaker, A.J., Boatman, N.D. & Froud-Williams, R.J. 1995. Variation in *Bromus sterilis* on farmland: evidence for the origin of field infestations. *Journal of Applied Ecology* 32: 47-55.
- Thiede, D.A. & Augspurger, C.K. 1996. Intraspecific variation in seed dispersion of *Lepidium campestre* (Brassicaceae). *American Journal of Botany*: 856-866.
- Thomson, F.J., Moles, A.T., Auld, T.D. & Kingsford, R.T. 2011. Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology* 99: 1299-1307.
- Tikka, P.M., Högmander, H. & Koski, P.S. 2001. Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landscape Ecology* 16: 659-666.
- Tikka, P.M., Koski, P.S., Kivelä, R.A. & Kuitunen, M.T. 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science* 3: 25-32.
- Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74: 2179-2191.
- Tilman, D., May, R.M., Lehman, C.L. & Nowak, M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65-66.
- Tognetti, P.M. & Chaneton, E.J. 2015. Community disassembly and invasion of remnant native grasslands under fluctuating resource supply. *Journal of Applied Ecology* 52: 119-128.
- Transportation research board 2005. Integrated roadside vegetation management. A synthesis of highway practice. Washington, D.C.
- Trichard, A., Alignier, A., Chauvel, B. & Petit, S. 2013. Identification of weed community traits response to conservation agriculture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 179: 179-186.

Bibliographie générale

- Trombulak, S.C. & Frissell, C.A. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- Truscott, A.M., Palmer, S.C.F., McGowan, G.M., Cape, J.N. & Smart, S. 2005. Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. *Environmental Pollution* 136: 109-118.
- Tuesca, D. & Puricelli, E. 2007. Effect of tillage systems and herbicide treatments on weed abundance and diversity in a glyphosate resistant crop rotation. *Crop Protection* 26: 1765-1770.
- Valtonen, A., Saarinen, K. & Jantunen, J. 2006. Effect of different mowing regimes on butterflies and diurnal moths on road verges. *Animal Biodiversity and Conservation* 29: 133-148.
- Van der Ree, R., Smith, D.J. & Grilo, C. 2015. The Ecological Effects of Linear Infrastructure and Traffic. In: *Handbook of Road Ecology*, pp. 1-9. John Wiley & Sons, Ltd.
- Vander Wall, S.B., Borchert, M.I. & Gworek, J.R. 2006. Secondary dispersal of bigcone Douglas-fir (*Pseudotsuga macrocarpa*) seeds. *Acta Oecologica* 30: 100-106.
- Vannier, C. 2012. Analyse spatiale de structures paysagères en contexte agricole bocager. *Cybergeo: European Journal of Geography*.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology* 85: 183-206.
- Venable, D.L. & Brown, J.S. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *American Naturalist*: 360-384.
- Verhoeven, K.J., Simonsen, K.L. & McIntyre, L.M. 2005. Implementing false discovery rate control: increasing your power. *Oikos* 108: 643-647.
- Verkaar, H.J., Schenkeveld, A.J. & Van de Klashorst, M.P. 1983. The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: dispersal of seeds. *New Phytologist* 95: 335-344.
- Vermeulen, H.J.W. 1993. The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation to comparable open areas. *Biodiversity and Conservation*: 331-350.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the Concept of Trait Be Functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Vitalos, M. & Karrer, G. 2009. Dispersal of *Ambrosia artemisiifolia* seeds along roads: the contribution of traffic and mowing machines. *Biological Invasions: Towards a Synthesis, Proceedings* 8: 53-60.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Vojtech, E., Turnbull, L.A. & Hector, A. 2007. Differences in Light Interception in Grass Monocultures Predict Short-Term Competitive Outcomes under Productive Conditions. *PloS one* 2: e499.
- Von der Lippe, M., Bullock, J.M., Kowarik, I., Knopp, T. & Wichmann, M. 2013. Human-mediated dispersal of seeds by the airflow of vehicles. *PloS one* 8: e52733.
- Von der Lippe, M. & Kowarik, I. 2007. Long-distance dispersal of plants by vehicles as a driver of plant invasions. *Conservation Biology* 21: 986-996.
- Ware, C., Bergstrom, D.M., Muller, E. & Alsos, I.G. 2012. Humans introduce viable seeds to the Arctic on footwear. *Biological Invasions* 14: 567-577.
- Way, J.M. 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. *Biological Conservation* 12: 65-74.
- Weaver, S.E. & Riley, W.R. 1982. The biology of canadian weeds. 53. *Convolvulus arvensis* L. *Canadian Journal of Plant Science* 62: 461-472.
- Weihner, E. & Keddy, P.A. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*: 159-164.

Bibliographie générale

- Weiss, F., Brummer, T.J. & Pufal, G. 2016. Mountain bikes as seed dispersers and their potential socio-ecological consequences. *Journal of Environmental Management* 181: 326-332.
- Werner, P.A. & Rioux, R. 1977. The biology of Canadian weeds. 24. *Agropyron repens* (L.) Beauv. *Canadian Journal of Plant Science* 57: 905-919.
- Wesuls, D., Oldeland, J. & Dray, S. 2012. Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: the partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science* 23: 98-113.
- White, P.S. & Pickett, S. 1985. Natural disturbance and patch dynamics. In: *Academic Press*.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Wiącek, J., Polak, M., Kucharczyk, M. & Bohatkiewicz, J. 2015. The influence of road traffic on birds during autumn period: implications for planning and management of road network. *Landscape and Urban Planning* 134: 76-82.
- Williams, E. & Attwood, P. 1971. Seed production of *Agropyron repens* (L.) Beauv. in arable crops in England and Wales in 1969. *Weed Research* 11: 22-30.
- Wilson, B. & Wright, K.J. 1990. Predicting the growth and competitive effects of annual weeds in wheat. *Weed Research* 30: 201-211.
- Woodward, F. & Diament, A. 1991. Functional approaches to predicting the ecological effects of global change. *Functional Ecology* 5: 202-212.
- Xiao, Y., Mignolet, C., Mari, J.-F. & Benoît, M. 2015. Characterizing historical (1992–2010) transitions between grassland and cropland in mainland France through mining land-cover survey data. *Journal of Integrative Agriculture* 14: 1511-1523.
- Xiao, Z., Jansen, P.A. & Zhang, Z. 2006. Using seed-tagging methods for assessing post-dispersal seed fate in rodent-dispersed trees. *Forest Ecology and Management* 223: 18-23.
- Yin, L., Cai, Z. & Zhong, W. 2006. Changes in weed community diversity of maize crops due to long-term fertilization. *Crop Protection* 25: 910-914.
- Yin, L., Cai, Z. & Zhong, W. 2005. Changes in weed composition of winter wheat crops due to long-term fertilization. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 107: 181-186.
- Yletyinen, S. & Norrdahl, K. 2008. Habitat use of field voles (*Microtus agrestis*) in wide and narrow buffer zones. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123: 194-200.
- Zimdahl, R.L. 2013. Fundamentals of weed science. 3rd ed. Academic Press, San Diego, USA.
- Zobel, M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution* 12: 266-269.
- Zwaenepoel, A., Roovers, P. & Hermy, M. 2006. Motor vehicles as vectors of plant species from road verges in a suburban environment. *Basic and Applied Ecology* 7: 83-93.

ANNEXES

Annexe 1 : Des bords de route aux pieds de pylônes.



Sophia-Antipolis • 1 et 2 octobre 2015

Colloque • ITTEGOP

Infrastructures de transports terrestres, écosystèmes et paysages

IRCC

Interface Routes-Champs Cultivés. La gestion différenciée des bords de route induit-elle des problèmes particuliers d'adventices dans les champs cultivés?

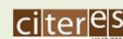
C. Chaudron et F. Di Pietro, UMR 7324 CITERES Université F. Rabelais de Tours, chaudron.c@gmail.com

Financement: MEDDE / ADEME

Décembre 2014 - Décembre 2015



Club Infrastructures Linéaires et Environnement



Résumé

La construction des Infrastructures Linéaires de Transports (ILT) a induit une destruction accrue des écosystèmes et une fragmentation du paysage; Cependant, leur rôle potentiel de corridor et d'habitats a été mis en évidence pour un bon nombre de taxons, notamment végétaux (Coffin, 2007). Les communautés végétales présentes sur ces éléments linéaires sont influencées par de nombreux facteurs agissant à différentes échelles spatiales. A l'échelle du paysage, il a été montré que la composition du paysage (e.g. la diversité d'habitats) influencent la composition des communautés végétales (Aavik and Liira, 2010). A l'échelle locale, les pratiques de gestion comme la fauche ont une influence majeure sur ces communautés (e.g. Way, 1977). Ainsi, dans un contexte de raréfaction des habitats herbacés pérennes, typique des régions de plaine cultivée, où la surface en prairie permanente diminue de façon continue depuis plusieurs décennies, des actions locales de gestion différenciée des ILT sont expérimentées afin de conserver la biodiversité.

Dans ce contexte, nous avons étudié les bords des routes départementales d'Indre et Loire (objet du projet IRMA), dont certains sont fauchés tardivement par les Services Territoriaux d'Aménagement depuis 2009. Au sein de deux paysages de plaine cultivée (boisé et ouvert), nous évaluons si les pratiques de gestion influencent la diversité et la composition des communautés végétales sur la bordure route-champ cultivée, composée d'un accotement, d'un talus et d'une bordure intérieure de champ cultivé en céréales d'hiver (120 bordures). De plus, nous nous intéressons à l'acceptabilité de la fauche tardive par les acteurs locaux (agriculteurs) afin de voir si la mise en œuvre des programmes de gestion est opérationnelle. Nous faisons ensuite des préconisations de gestion qui seront applicables à d'autres ILT souvent en contact direct avec les champs cultivés, comme les voies ferrées ainsi que les pieds de pylônes et leurs emprises.

La bordure route-champ



C. Chaudron

Résultats

La bordure route-champs: un espace étroit sujet à des interactions entre acteurs et entre espèces végétales

- La composition taxonomique de la bordure diffère entre les paysages
- Dans le paysage ouvert les agriculteurs gèrent l'accotement et le talus
- Sur les accotements du paysage ouvert la fauche précoce augmente la richesse spécifique
- Sur les accotements des deux paysages la fauche tardive augmente l'abondance de certaines espèces adventices en bord de champ

Les programmes de gestions sur une ILT devraient être établis :

- en fonction du paysage environnant (effet du paysage sur les communautés végétales présentes)
- en y associant les riverains (agriculteurs)
- en fonction des effets potentiels sur la végétation des milieux adjacents (adventices des cultures)

Des résultats généralisables à d'autres ILT

Les pieds de pylônes et leurs emprises: des corridors écologiques en « pas japonais » et un habitat pour la flore



Association Hommes et Territoires

Une fauche extensive peut y être préconisée (Clarke and White, 2008)

Coordination: C. Chaudron, F. Di Pietro (UMR CITERES)

Valorisation:

- Articles scientifiques: Applied Vegetation Science, Vertigo
- Articles de diffusion auprès des acteurs
- Communications orales : colloque IALE France, colloque ECOVEG10, séminaire GTNA « Bords de Champs »
- Projets appliqués avec « Hommes et Territoire » (Orléans)

Références:

- Aavik, T., Liira, J., 2010. Quantifying the effect of organic farming, field boundary type and landscape structure on the vegetation of field boundaries. Agriculture, ecosystems & environment 135, 178-186.
- Coffin, A.W., 2007. From roadkill to road ecology: a review of the ecological effects of roads. Journal of Transport Geography 15, 396-406.
- Way, J.M., 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. Biological Conservation 12, 65-74.
- Clarke, D.J., White, J.G., 2008. Towards ecological management of Australian powerline corridor vegetation. Landscape and Urban Planning 86, 257-266.

2. Pour les parcelles que vous venez d'identifier (si l'entretien est différent en fonction de la parcelle, précisez le):

2.2. Entretenez-vous les bordures de ces parcelles situées en bord de route ? (Bande entre le dernier rang de votre culture et le talus/fossé du bord de route)

Si oui, quel type d'entretien ?

Fauchage

Broyage

Pulvérisation d'herbicide

Et à quelle fréquence ? 1, 2, 3 fois par an ?

2.3. Entretenez-vous l'accotement de la route ?

Si oui, quel type d'entretien et à quelle fréquence ?

3. Connaissez-vous le fauchage tardif pratiqué sur certaines routes départementales ?

Si oui, qu'en pensez-vous ?

4. Pour finir, donner 4 mots ou groupes de mots que vous associez aux bords de route :

Annexe 3 : Les dépendances vertes dans les paysages agricoles.

Dossier spécial de la revue *Vertigo*

Infrastructures de transports, territoire et opérationnalités : enjeux méthodologiques et positionnements de recherche

Les dépendances vertes dans les paysages agricoles : prendre en compte les milieux adjacents à la route

Auteurs : Francesca Di Pietro^{*1}, Clémence Chaudron¹, Rémi Perronne²

^{*1} UMR 7324 CITERES, Parc de Grandmont F-37200 Tours, dipietro@univ-tours.fr, chaudron@univ-tours.fr

² UMR GQE, INRA, Univ Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Univ Paris-Saclay, Le Moulon, F-91190 Gif-sur-Yvette, remi.perronne@moulon.inra.fr

Résumé

Les infrastructures linéaires de transport terrestre (ILTT) sont souvent considérées comme des éléments défavorisant la biodiversité, mais elles peuvent également représenter, par leurs dépendances végétalisées, des supports de biodiversité en tant que corridor préférentiel ou habitat pour de nombreuses espèces. Ces influences contrastées des ILTT sur la biodiversité ont fait l'objet d'études portant principalement sur le réseau routier, un des principaux éléments de fragmentation des paysages, induisant notamment un effet barrière. Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur la connectivité transversale entre les bords de route et les champs cultivés adjacents dans une région de grande culture caractérisée par un gradient de fragmentation forestière. Cet espace étroit qu'est l'interface route – champ cultivé, est intensément géré, à la fois par les collectivités locales, s'orientant vers une tonte tardive du bord de route, et par les agriculteurs riverains des routes. Ces pratiques de gestion peuvent avoir des effets contrastés sur la diversité végétale du bord de route et de l'habitat adjacent, les champs cultivés, suscitant alors des tensions entre la collectivité locale gestionnaire de ces milieux et les agriculteurs. Ces tensions pourraient concerner d'autres ILTT traversant des paysages agricoles, et dont les dépendances sont soumises à des dispositifs de gestion alternative, si leur mise en place ne tient pas compte de leur influence potentielle sur les milieux adjacents.

Abstract

Transportation infrastructures are usually considered as damaging for biodiversity because of their barrier effect. However, through their rights-of-way, transportation infrastructures can also enhance biodiversity as corridor or refugia for many species. These contradictory effects of transportation infrastructures on biodiversity have been studied mainly for road network, one of the main component of landscapes fragmentation. In this study, we focused on the connectivity between roadsides and adjacent crop fields for herbaceous plants within a cereal farming landscape characterized by a gradient of forest fragmentation. This narrow boundary is intensively managed, both by local authorities' services, implementing a delayed mowing, and by farmers. The management regimes on the roadsides' vegetation could have contrasted effects on plant diversity of roadsides and arable field margins, furthermore arising conflicts between local authorities and farmers. Such conflicts could concern other transportation infrastructures in agricultural landscapes, if the implementation of alternative management on their rights-of-way fails to take into account potential effects on the adjacent crop fields.

Mots-clés : infrastructures linéaires de transport terrestre, dépendance végétalisée, bords de route, paysage agricole, champs cultivés, tonte tardive, biodiversité, végétation, adventices

Keywords : transportation infrastructures, right-of-way, roadside, agricultural landscape, arable fields, delayed mowing, biodiversity, vegetation, weeds

Introduction. Des relations complexes entre infrastructures linéaires de transport terrestre et biodiversité : le cas des dépendances routières

La présence d'infrastructures linéaires de transport terrestre (ILTT) induit des effets contrastés sur la biodiversité. De nombreux travaux ont souligné le rôle négatif des ILTT dans la fragmentation des paysages, empêchant ou réduisant le déplacement de nombreuses espèces animales et végétales. Ces conclusions reposent principalement sur l'étude de l'influence du réseau routier, dont l'expansion au cours des dernières décennies a été bien documentée (Mcgarigal et al., 2001), notamment dans le cadre de travaux sur l'évolution des paysages (Bender et al., 2005 ; Haase et al., 2007 ; Ellis et al., 2009). A titre d'exemple, une étude a estimé que, aux Pays Bas, la surface perturbée par le réseau routier principal couvrait entre 8% et 15% de la surface nationale, en fonction de la sensibilité des espèces (Reijnen et al., 1997). En fragmentant des habitats ou des réseaux écologiques (Girvetz et al., 2008; Fu et

al., 2010), les routes réduisent ou empêchent les déplacements entre éléments paysagers transversaux à la route. Cet effet, particulièrement influent dans le cas des autoroutes clôturées, est dit effet de *barrière* (Holderegger et Di Giulio, 2010). Ces questionnements scientifiques, relatifs à l'influence du réseau routier sur la biodiversité, ont conduit à l'émergence récente d'un champ de recherche : l'écologie des routes ou *road ecology* (Forman, 1998; Forman et Alexander, 1998; Coffin, 2007), qui a également souligné le rôle des dépendances routières comme support de biodiversité. En effet, de par leur couverture végétale permanente et leur structure linéaire, les dépendances végétalisées accompagnant les routes peuvent constituer des infrastructures écologiques (de Redon, 2008). Certaines études se sont ainsi centrées sur le rôle de corridor et d'habitat pour la faune et la flore que peuvent revêtir les dépendances végétalisées des routes (de Redon et al., 2015). Les bords de route représentent des *corridors* de déplacement pour différentes espèces (Holderegger et Di Giulio, 2010), favorisant notamment la dispersion des espèces végétales prairiales (Tikka et al., 2001). Ces dépendances végétalisées sont parfois considérées comme facilitant la dispersion d'espèces invasives (Gelbard et Belnap, 2003 ; Flory et Clay, 2005; Valtonen et al., 2006), telle que l'ambrosie (*Ambrosia artemisiifolia*), bien que cela reste débattu (Kalwij et al., 2008; Joly et al., 2011). En tant qu'*habitat*, les bords de routes peuvent également jouer un rôle de refuge pour de nombreuses espèces végétales (Hogbin et al., 1998; Cousins et Eriksson, 2002; Spooner et al., 2004; Le Viol et al., 2008). En effet, de par leur caractère herbacé pérenne, les bords de route peuvent partiellement compenser la raréfaction des surfaces de prairies permanentes, et constituer des habitats de substitution pour de nombreuses espèces (Tanghe et Godefroid, 2000; Jantunen et al., 2006; Lindborg et al., 2014), leur rôle de refuge augmentant avec l'âge de la route (Zeng et al., 2011). A l'échelle *locale*, des études montrent que la végétation des bords de route est notamment caractérisée par une nitrophilie décroissante avec la distance à la route, associée aux émissions automobiles (NO_x and NH₃) (Truscott et al., 2005 ; Bignal et al., 2007) ; cette nitrophilie est par ailleurs en augmentation au cours des dernières décennies (Sykora et al., 2002). A une échelle *paysagère*, d'autres études suggèrent l'existence de mécanismes de dispersion des espèces entre les dépendances routières et les milieux adjacents. Les caractéristiques des habitats environnants peuvent notamment influencer la présence d'espèces dans les bords de routes et les milieux prairiaux adjacents, promouvant la richesse spécifique de ces derniers (Hovd et Skogen, 2005 ; Lindborg et al., 2014). A travers la banque de graines du sol, les paysages environnants

peuvent régir, parfois pendant plusieurs décennies, la composition taxonomique de ces petits fragments de prairie permanente que représentent les bords de route (Cousins, 2006).

Ces rôles de corridor et d'habitat des bords de route ont été principalement mis en évidence dans des paysages intensément anthropisés et pauvres en habitats herbacés linéaires, tels que les paysages de grande culture (Pauwels et Gulinck, 2000), où la surface en prairie permanente a connu une diminution considérable au cours des dernières décennies (Xiao et al., 2015). Les emprises des ILTT (ILTTe), soit l'ensemble de l'infrastructure proprement dite et de ses dépendances, jouent ainsi un rôle complexe sur la biodiversité. Or, jusqu'à présent, l'écologie des routes s'est peu focalisée sur l'étude de la connectivité « transversale » que peuvent introduire les bords des routes vis-à-vis des milieux adjacents, notamment des parcelles agricoles. **C'est sur cette connectivité entre bords de route et parcelles agricoles adjacentes que portent nos recherches.**

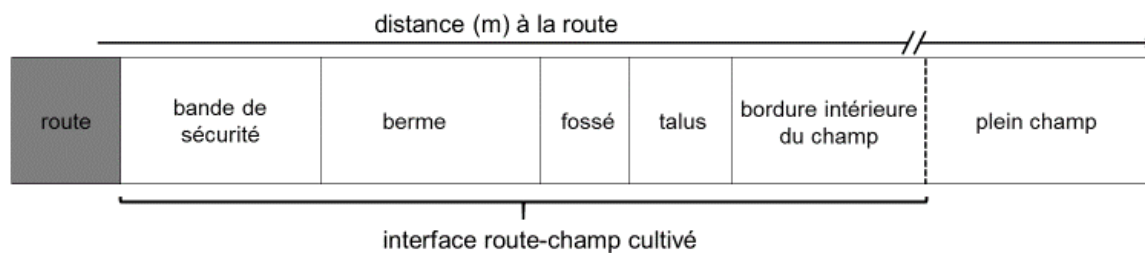
Sur notre site d'étude, un paysage de grande culture situé au Sud-Est du département Indre et Loire, en région Centre, de précédents travaux avaient mis en évidence que les bords de route représentaient près d'un quart des bords de champs, la présence d'une route constituant ainsi un facteur explicatif majeur de la composition floristique des bordures de champs (Di Pietro et al., 2003). Nos recherches ont ensuite été focalisées sur les communautés végétales des bords de route et sur les principaux déterminants influençant leur composition floristique dans les différents contextes paysagers de cet agroécosystème dominé par la production céréalière. Ce territoire se caractérise notamment par un gradient de fragmentation forestière distinguant un paysage ouvert, parsemé de rares îlots boisés (11% de surface boisée, par la suite désigné comme paysage « ouvert » pour plus de clarté dans la lecture) et un paysage constitué d'une alternance de champs cultivés et de bois (22% de surface boisée, par la suite désigné comme paysage « boisé »). Ces recherches ont bénéficié du soutien de la région Centre (projet Interactions Routes-Mosaïques Agricoles, IRMA) et du programme ITTECOP (projet exploratoire Interactions Routes-Champs Cultivés, IRCC).

L'interface route – champ cultivé : un espace intensément géré

L'interface végétalisée entre la route et le champ cultivé constitue un espace particulier, structuré généralement en cinq compartiments qui sont, depuis la route goudronnée : (1) une bande de sécurité, (2) une berme, bande de sécurité et berme constituant l'accotement, (3) un fossé, (4) un talus (*sabotée*, en plaine), ou bordure extérieure du champ, et (5) une bordure intérieure du champ (Le Bris, 2011, p 15). La bande de sécurité est un habitat piétiné et géré très régulièrement pour assurer la visibilité des automobilistes. Le fossé, plus ou moins

marqué, présente un niveau d'eau variable, se caractérisant par des conditions environnementales très contrastées au cours de l'année. Nous nous sommes donc focalisés sur les trois compartiments présentant une végétation plus stable : la berme, le talus et la bordure intérieure du champ (Figure 1).

Figure 1. Les principaux compartiments de l'interface route – champ cultivé, parmi lesquels ceux retenus dans cette étude : berme, talus, bordure intérieure du champ / The spatial pattern of the road-field boundary and the three studied sections: the berm, the embankment, and the field margin



L'interface route – champ cultivé est soumise à une double gestion : d'une part une gestion routière, effectuée par les services départementaux sur la berme et le talus ; et d'autre part une gestion agricole, effectuée par chaque agriculteur dans le champ cultivé adjacent et sa bordure. Deux acteurs participent ainsi à gérer cet espace : les gestionnaires des collectivités locales ou STA (Services Territoriaux d'Aménagement), dépendants du Conseil Départemental depuis 2006, et les agriculteurs riverains.

La **gestion routière** est définie à l'échelon départemental par des principes généraux relatifs notamment aux opérations de tontes et de débroussaillage, et est organisée à une échelle plus locale, dans chacun des STA, sur la base d'un document opérationnel (le Plan d'Intervention du Fauchage). Cette gestion routière consiste, le plus souvent, en une succession de tontes répétées chaque année et réalisées sur l'accotement et le talus, généralement effectuées par broyage sans export de biomasse, et complétées d'un passage d'herbicide limité dans l'espace (par exemple aux pieds de pylônes et des panneaux de signalisation). Sur notre site d'étude, trois opérations mécaniques se succèdent au cours d'une saison de végétation : 1) une première tonte au printemps (Avril-Mai) sur la bande de sécurité, opération dite « passe de sécurité » ; 2) une deuxième tonte en été (de Juin à Août) sur l'ensemble de l'accotement, opération dite « passe de propreté », éventuellement renouvelée

au cours de la période estivale ; 3) un débroussaillage sur l'ensemble de l'accotement, fossé et talus, qui s'étale de Septembre à Mars.

Dans l'objectif affiché de renforcer le rôle positif des dépendances végétalisées sur la biodiversité, une gestion alternative, dite différenciée, se caractérisant par des opérations de tonte moins fréquentes et plus tardives sur la berme, est expérimentée depuis plusieurs années dans certaines collectivités locales en France (Le Bris, 2011). Dans le département d'Indre-et-Loire, 180 km de routes départementales, représentant moins de 5% des 3.800 km de routes sous gestion départementale, font l'objet d'une gestion différenciée depuis 2009 (Le Bris, 2011). Sur notre site d'étude la gestion différenciée consiste en la suppression de la deuxième tonte sur la berme. Les enquêtes auprès des services départementaux, ainsi que le travail de terrain reposant sur des relevés botaniques montrent que les plannings de gestion des bords de route sont souvent modifiés et adaptés aux fréquentes pannes du matériel de tonte, ainsi qu'aux demandes des riverains.

La **gestion agricole** de la bordure intérieure du champ cultivé par les agriculteurs riverains, outre le travail du sol, comprend annuellement un traitement herbicide et plusieurs apports de fertilisants, ceux-ci pouvant induire une dérive involontaire des traitements sur la bordure herbacée extérieure, adjacente au champ (Kleijn et Snoeijing, 1997; de Snoo et van der Poll, 1999). Par ailleurs, une application herbicide ou, plus fréquemment, une ou plusieurs tontes, peuvent être conduites de manière volontaire par les agriculteurs riverains sur le talus, dans le but d'éviter la propagation de certaines adventices jugées problématiques jusqu'à l'intérieur du champ cultivé (Kleijn et Verbeek, 2000). Cette pratique « corrective » de la gestion routière a également été observée sur notre site d'étude, la gestion agricole du bord de route variant considérablement, même au sein d'un même compartiment, allant de l'absence d'opération de gestion, à plusieurs tontes complétées d'une application herbicide tout au long de la saison de végétation.

La gestion, routière et agricole, sur toute l'interface route – champ cultivé, apparaît donc variable. A titre d'exemple, en Indre-et-Loire, nous constatons que, sur la berme, la gestion peut se limiter à une seule tonte, réalisée de manière précoce (en juillet) ou tardive (en septembre) ; cette tonte peut également être répétée au cours de l'été, voire être associée à une application d'herbicide. Sur le talus, la gestion varie entre une et trois opérations de tonte, éventuellement accompagnée d'une application d'herbicide.

Une gestion qui suscite des tensions entre les gestionnaires des bords de route et les agriculteurs riverains

La gestion des bords de route conduit à des tensions entre les services chargés de la gestion routière et les agriculteurs (Chaudron et al., 2014) ; en outre, une crainte des agriculteurs à l'égard de la gestion des bordures extérieures au champ est liée à une augmentation de la dispersion d'espèces adventices dans le champ cultivé (Mante et Gerowitt, 2009; Cordeau et al., 2011b). Afin de caractériser cette situation, nous avons étudié les représentations des bords de route et de leur gestion par les acteurs concernés : les gestionnaires des routes et les agriculteurs. Les représentations des agriculteurs influençant leurs pratiques de gestion (Friedberg, 1992; Michel-Guillou, 2006), nous avons émis l'hypothèse que les pratiques de gestion des bords de route sont liées aux représentations que les agriculteurs ont du bord de route et de sa gestion par les services départementaux.

Pour valider ces hypothèses nous avons conduit des enquêtes auprès de soixante agriculteurs riverains des routes de notre site d'étude (24 entretiens approfondis et 36 questionnaires). Le panel d'agriculteurs enquêtés est représentatif de la diversité des productions (une majorité d'exploitations céréalières et un tiers d'élevages) et constitue un échantillon équilibré entre les deux types de contextes paysagers de cette plaine céréalière (29 agriculteurs dans le paysage ouvert et 31 agriculteurs dans le paysage boisé). Les enquêtes ont porté sur les pratiques agricoles réalisées sur les bords de routes étudiés, ainsi que sur la représentation que les agriculteurs ont du bord de route et de sa gestion par les services départementaux.

Ces enquêtes ont permis d'identifier cinq classes de pratiques de gestion des bords de route, élaborées en fonction du nombre d'opération de gestion effectué et du compartiment géré (Tableau 1), et cinq classes de représentations du bord de route et de la tonte tardive (Tableau 2). Ces dernières ont tout d'abord été définies à partir d'analyses lexicales approfondies, qui constituent une approche intéressante à l'analyse des représentations sociales (méthode Alceste ; Kalampalikis, 2003) ; ces analyses ont été effectuées sur la base des entretiens (analyse du test d'assemblage de mots autour du thème du bord de route, identification des thématiques abordées sur la gestion différenciée). Les réponses à deux questions posées aux agriculteurs enquêtés par questionnaire (« Que pensez-vous du fauchage tardif ? » et « Associez quatre mots ou groupes de mots au bord de route ») ont permis d'effectuer des analyses statistiques complémentaires (Classification Ascendante Hiérarchique basée sur la fréquence des mots), afin d'identifier les classes de représentations de l'ensemble des

agriculteurs enquêtés. Ces analyses ont confirmé que les classes de représentations issues des entretiens étaient généralisables à l'ensemble des agriculteurs enquêtés (Chaudron et al., 2014). Une Analyse des Correspondances Multiples nous a ensuite permis d'étudier le lien entre les pratiques de gestion du bord de route, les représentations des agriculteurs concernant le bord de route et la tonte tardive, et le contexte paysager.

Tableau 1. Classes de gestion des bords de route par les agriculteurs / Classes of farmers' road verge management

Compartiment géré	Opération de gestion (nombre d'agriculteurs)	Classes de gestion (nombre d'agriculteurs)
Aucun	0 (6)	G0 (6)
Un seul compartiment (talus ou berme)	1 tonte (20)	G1 (20)
Talus	>1 tonte (11)	G2 (15)
	1 tonte + 1 passage d'herbicide (3)	
	>1 tonte + 1 passage d'herbicide (1)	
Talus et berme	1 tonte (4)	G3 (4)
	>1 tonte (10)	G4 (15)
	1 tonte + 1 passage d'herbicide (2)	
	>1 tonte + 1 passage d'herbicide (3)	

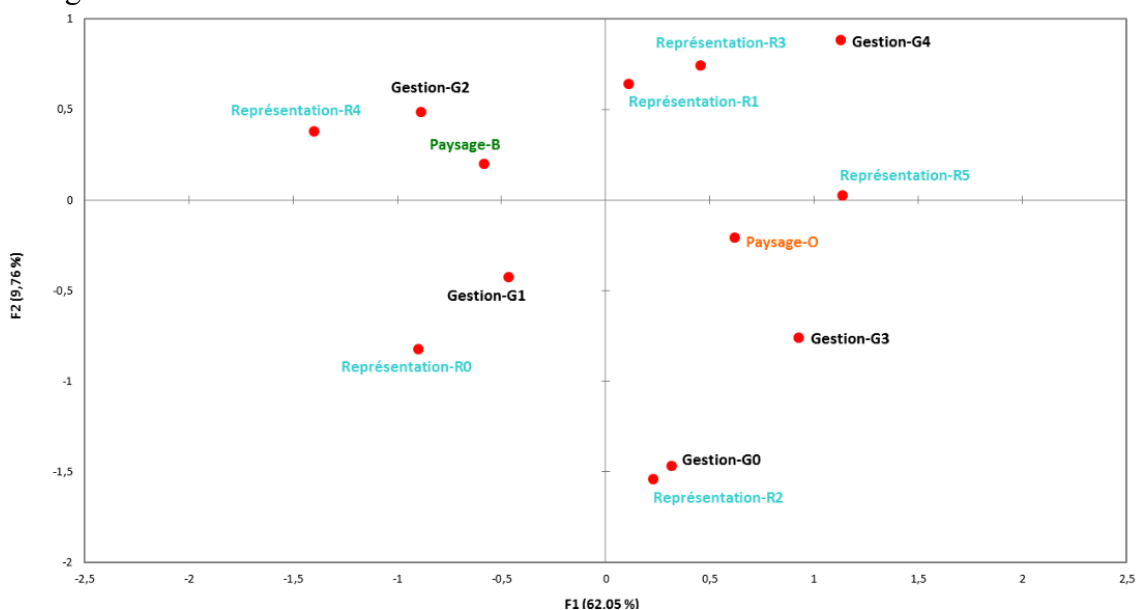
Tableau 2. Classes de représentations du bord de route par les agriculteurs / Classes of farmers' perceptions about road verges

Éléments fréquemment évoqués	Classes de représentations (% du corpus classé)
<i>Salissement</i> du bord de route, présence d'adventices ; esthétisme	R1 (16,7)
danger	R2 (21,4)
bouchage des buses, économie, sécurité, déchets	R3 (19,1)
faune	R4 (19,1)
problème, incohérence de gestion, manque de communication avec le CG, surcharge de travail...	R5 (23,8)

Annexes

A l'occasion de ces enquêtes, les échanges avec les interrogés montrent que les agriculteurs associent les bords de route à la gestion de cet espace par les services départementaux, sans distinction du type de gestion pratiquée (différenciée ou conventionnelle). Les différentes analyses montrent que les pratiques de gestion sont liées aux représentations du bord de route et de sa gestion, ainsi qu'au contexte paysager dans lequel les agriculteurs enquêtés travaillent (Figure 2). En effet, dans le paysage ouvert, les agriculteurs pratiquant une gestion intensive du talus et de la berme (classes de gestion G3 et G4) associent la tonte tardive des bords de route à une surcharge de travail (classe de représentation R5), à des motivations budgétaires et au problème d'obstruction des fossés d'écoulement (classe de représentations R3). Dans le paysage boisé, les agriculteurs gérant uniquement le talus (classe de gestion G2) associent la tonte tardive à la protection de la faune (classe de représentations R4).

Figure 2. Modalités des variables sur le premier plan factoriel de l'Analyse des Correspondances Multiples (variance expliquée : axe 1 : 62,05%, axe 2 : 9,76%). Le paysage ouvert est indiqué en orange, le paysage boisé en vert ; les classes de gestion et les classes de représentations significatives (test F) sont indiquées respectivement en noir et en bleu. Se référer aux tableaux 1 et 2 pour la signification des modalités des variables. / Nominal variables on the first ordination diagram of the Multiple Correspondence Analysis (inertia: axis 1 : 62.05%, axis 2 : 9.76%). Open landscape is indicated in orange, woody landscape in green; the statistically significant classes of management and classes of perception (F-test) are indicated respectively in black and blue. See Tables 1 and 2 for the nominal variables' meaning.



Dans le paysage ouvert, plus pauvre en habitats semi-naturels, nous pouvons supposer que les bords de route constituent une des principales sources d'adventices. Une représentation de la bordure adjacente au champ cultivé comme réservoir potentiel d'adventices est d'ailleurs partagée par les agriculteurs interrogés dans d'autres régions de grande culture (Mante et Gerowitt, 2009; Cordeau et al., 2011b). En revanche, dans le paysage boisé, où de multiples habitats semi-naturels peuvent constituer des sources potentielles d'adventices, certains agriculteurs soulignent les effets positifs de la tonte tardive pour la faune sauvage.

Une gestion des bords de route par les services départementaux tenant compte des périodes de grenaison des espèces adventices est considérée, par une majorité d'agriculteurs riverains, comme une condition nécessaire pour tendre vers une gestion intégrée des adventices, ce qui pourrait conduire à une réduction de l'usage des herbicides dans le champ cultivé adjacent (Liebman et Gallandt, 1997).

Influence des pratiques de gestion des bords de routes sur les communautés végétales

L'hétérogénéité des pratiques de gestion des bords des routes a pour conséquence d'influencer de façon complexe la composition des communautés végétales de ces habitats. Parmi cette hétérogénéité de pratiques, les spécificités des pratiques de tonte sur les communautés végétales du bord de route ont fait l'objet de nombreuses études depuis plusieurs décennies (Way, 1977 ; Auestad et al., 2011). Ainsi, l'influence de la fréquence de tonte sur la structure et la composition taxonomique d'une communauté végétale semble avant tout liée au contexte biogéographique de la zone d'étude. A titre d'exemple, deux tontes annuelles sont préconisées aux Pays-Bas et au Royaume-Uni afin de promouvoir la biodiversité, tandis qu'en Finlande, une seule tonte par an apparaît préférable (Parr et Way, 1988 ; Schaffers, 2002 ; Jantunen et al., 2007). Par ailleurs, le choix de la gestion des résidus de tonte influence également la diversité végétale par son effet sur le niveau de fertilité du sol (Smith et al., 2010). Valtonen et al. (2006) suggèrent qu'une tonte régulière associée à un export de la biomasse limite le développement des espèces envahissantes. Outre la fréquence de tonte, la période de tonte influence également la structure et la composition taxonomique des communautés végétales (Köhler et al., 2005). Une récente méta-analyse a ainsi mis en évidence que le retard de la première date de tonte peut avoir des effets contrastés sur la richesse spécifique selon la période de tonte considérée. En effet, un décalage de la première

tonte du printemps à l'été augmenterait la richesse spécifique, tandis qu'un décalage de la première tonte du début à la fin de l'été diminuerait plutôt celle-ci (Humbert et al., 2012).

Les populations adventices observées en bords de route constituant la principale crainte des agriculteurs riverains, il apparaît par ailleurs important d'identifier leurs provenances. La plupart des adventices étant thérophytes et barochores (Benvenuti, 2007), c'est-à-dire étant des espèces annuelles se reproduisant par graines et ne possédant pas de mécanisme de dispersion particulier, leur dispersion apparaît pour partie dépendante des interventions humaines durant le cycle cultural, en particulier à la récolte. Les graines rejetées en bord de route peuvent ainsi provenir du champ cultivé adjacent, via le déplacement de débris lors du labour ou de graines adhérant aux machines agricoles au cours d'une intervention technique (Barroso et al., 2006; Heijting et al., 2009) ou des champs cultivés plus éloignés, via les remorques de transport de grains (Bailleul et al., 2012).

Tandis que de nombreuses études se sont intéressées aux effets des dérives de traitement sur les communautés végétales des bordures adjacentes aux champs cultivés, les effets des pratiques de gestion de la bordure extérieure du champ cultivé sur la végétation de la bordure intérieure du champ cultivé semblent avoir fait l'objet d'un nombre restreint d'études (Smith et al., 1999). Conduire ce type d'étude apparaît néanmoins crucial compte tenu de la crainte des agriculteurs d'une éventuelle propagation d'adventices problématiques des bords de routes jusqu'aux champs cultivés. En effet, malgré des différences environnementales et de gestion entre la berme d'une part, caractérisée par une végétation pérenne, et le champ cultivé d'autre part, caractérisé par une dominance d'espèces annuelles parmi lesquelles la plante cultivée et de nombreuses adventices, des échanges d'espèces peuvent avoir lieu. Par ailleurs, si une majorité d'espèces végétales sont plutôt adaptées aux conditions de la bordure herbacée ou du champ cultivé, certaines d'entre elles peuvent se développer indifféremment dans ces deux habitats (Marshall, 1989; Theaker et al., 1995 ; Rew et al., 1996 ; Cordeau et al., 2012).

Nous avons émis l'hypothèse que les opérations de gestion effectuées dans chaque compartiment ont des conséquences sur la composition botanique des compartiments adjacents, en particulier que la gestion appliquée sur la berme et le talus a un effet sur la flore de la bordure intérieure du champ cultivé.

Nous mettons en évidence que la composition taxonomique diffère entre la berme, le talus et la bordure intérieure du champ, et qu'elle apparaît aussi largement influencée par le contexte paysager (Chaudron et al., 2015). Ainsi, si des espèces annuelles, adventices dominantes des cultures de céréales d'hiver (Fried et al., 2014), apparaissent caractéristiques

de la bordure intérieure du champ (ex. le vulpin *Alopecurus myosuroides* et le coquelicot *Papaver rhoeas*), des espèces bisannuelles et pérennes dominant plutôt la berme et le talus (ex. l'avoine élevée *Arrhenatherum elatius* dans le paysage ouvert et le Brachypode des bois *Brachypodium sylvaticum* dans le paysage boisé, Chaudron et al., 2015).

Nous montrons également que les différences de pratiques de tonte modifient l'abondance de plusieurs espèces généralistes dans la bordure intérieure du champ. Nos résultats suggèrent ainsi qu'un retard de la première date de tonte sur la berme accroît la dispersion des graines de certaines espèces adventices, se traduisant par leur abondance accrue en bordure intérieure du champ cultivé (*Cirsium arvense*, *Heracleum sphondylium*). L'augmentation de la fréquence de tonte en talus, du fait d'interventions additionnelles des agriculteurs riverains, induit par ailleurs une promotion de certaines espèces pérennes dans la bordure intérieure du champ (*Sonchus asper* et *Rubus fruticosus* ; Chaudron et al., 2015).

Nos analyses corroborent donc pour partie les craintes des agriculteurs concernant certaines adventices considérées comme problématiques (ex. le cirse des champs, *Cirsium arvense*).

Conclusion

Au-delà des rôles de corridor et d'habitat, les ILTTe dans les paysages agricoles peuvent favoriser les déplacements des espèces vers et depuis les champs cultivés, assurant ainsi une connectivité avec ces milieux adjacents. Cette connectivité écologique transversale, ainsi que le rôle d'habitat et de refuge des ILTTe, est influencée par les pratiques de gestion de cette interface, celles-ci étant d'autant plus cruciales qu'il s'agit d'un espace interstitiel étroit mêlant différents acteurs. Des pratiques de gestions alternatives sont actuellement expérimentées sur une large palette d'ILTTe afin de promouvoir la biodiversité dans ces espaces. Cependant, la synthèse bibliographique, ainsi que nos recherches, suggèrent que cette gestion peut présenter des effets inattendus sur les parcelles agricoles adjacentes, telle que le développement de certaines espèces adventices, pouvant conduire à des pratiques de gestion agricole des bords de route « correctives » de la gestion routière et à une certaine inefficacité des dispositifs de gestion alternative expérimentés.

Par ailleurs, bien que doté d'une continuité linéaire, le bord de route est toutefois le plus souvent réduit à quelques mètres de largeur, déterminés par des choix opérés au moment de la planification des routes. Bien que l'aménagement des routes fasse l'objet d'une planification à large échelle, la largeur des bords de routes, conditionnant son rôle d'habitat (O'Farrell et Milton, 2005), reste cependant limitée à une bande de terre relativement étroite dans de

nombreux pays européens¹⁰. En milieu agricole, l'une des alternatives serait de semer, entre le talus et le champ cultivé, des bandes enherbées ayant pour but de contenir le risque malherbologique et d'éviter l'entrée des adventices au sein du champ cultivé, bien que ce rôle de barrière à la dispersion dépende fortement de l'espèce adventice considérée (Cordeau et al., 2011 ; Cordeau et al., 2012). Cet élargissement des talus permettrait de créer un véritable écotone, une zone de transition comprenant un gradient de végétation depuis le fossé jusqu'à la bordure intérieure du champ ; sa gestion pourrait alors être intégrée au système de culture ou bien faire l'objet d'une gestion publique (Pauwels et Gulinck, 2000).

Remerciements

Les recherches évoquées dans cet article ont été financées par la Région Centre (projet IRMA, APR 2012) et par le programme ITTECOP (projet exploratoire IRCC, APR 2014). Nous remercions F. Botté, L. Villemey et F. Rongère pour leur aide dans les relevés botaniques et les enquêtes en exploitation.

Présentation biographique des auteurs (articles publiés sur le sujet en bibliographie)

Francesca Di Pietro, géographe, enseignante-chercheuse, travaille sur les relations entre paysage et végétation dans les milieux anthropisés : la grande culture et la ville.

Clémence Chaudron, agronome, doctorante et ingénieur d'études en sciences de l'environnement, travaille sur l'assemblage des communautés végétales et la dispersion des graines au niveau de l'interface route – champ cultivé.

Rémi Perronne, écologue, ingénieur de recherche, travaille sur l'écologie des communautés adventices dans les agroécosystèmes, leurs structures fonctionnelles et leurs déterminants majeurs, biotiques et abiotiques.

¹⁰ A titre d'exemple : 1,9 m en moyenne en Norvège (Hovd et Skogen, 2005) et au Danemark (Henriksen et Langer, 2013), entre 1,1 et 6,7 m en Pologne (Skórka et al., 2013), 6 m en moyenne pour les routes rurales en Finlande (Saarinen et al., 2005), et aux Pays-Bas (Vermeulen, 1993), moins de 10 m en Ecosse (Truscott et al., 2005). Dans le cadre de notre étude, la largeur des bords de routes est comprise entre 0,80 m et 3,5 m.

Références citées

- Auestad, I., Rydgren, K., Austad, I., 2011. Road Verges: Potential Refuges for Declining Grassland Species Despite Remnant Vegetation Dynamics. *Ann. Bot. Fenn.* 48, 289–303.
- Bailleul, D., Ollier, S., Huet, S., Gardarin, A., Lecomte, J., 2012. Seed Spillage from Grain Trailers on Road Verges during Oilseed Rape Harvest: An Experimental Survey. *PLoS One* 7.
- Barroso, J., Navarrete, L., Sanchez Del Arco, M., Fernandez-Quintanilla, C., Lutman, P., Perry, N., Hull, R., 2006. Dispersal of *Avena fatua* and *Avena sterilis* patches by natural dissemination, soil tillage and combine harvesters. *Weed Res.* 46, 118–128.
- Bender, O., Boehmer, H.J., Jens, D., Schumacher, K.P., 2005. Analysis of land-use change in a sector of Upper Franconia (Bavaria, Germany) since 1850 using land register records. *Landsc. Ecol.* 20, 149–163.
- Benvenuti, S., 2007. Weed seed movement and dispersal strategies in the agricultural environment. *Weed Biol. Manag.* 7, 141–157.
- Signal, K.L., Ashmore, M.R., Headley, A.D., Stewart, K., Weigert, K., 2007. Ecological impacts of air pollution from road transport on local vegetation. *Appl. Geochemistry* 22, 1265–1271.
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., Di Pietro, F., 2015. Influence des pratiques de gestion sur l'assemblage des communautés végétales de l'interface "route-champ cultivé," in: Colloque Empirisme et Théorie En Écologie et Évolution, Gif-Sur-Yvette (France), 28-30 Septembre 2015; DOI: 10.13140/RG.2.1.3771.2403.
- Chaudron, C., Rongère, F., Di Pietro, F., 2014. Gestion et perception de l'interface route - champs cultivés dans deux paysages agricoles, in: 7èmes Journées Françaises de l'Écologie Du Paysage, Dijon (France), 27-30 Octobre 2014; <https://colloque6.inra.fr/iale2014/Programme>.
- Coffin, A.W., 2007. From roadkill to road ecology: A review of the ecological effects of roads. *J. Transp. Geogr.* 15, 396–406.
- Cordeau, S., 2010. Conséquences de la mise en place des bandes enherbées sur l'évolution de la flore adventice. Thèse de doctorat en agronomie et écologie, Université de Bourgogne.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2012. 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.
- Cordeau, S., Petit, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2011a. Sown grass strips harbour high weed diversity but decrease weed richness in adjacent crops. *Weed Res.* 52, 88–97.
- Cordeau, S., Reboud, X., Chauvel, B., 2011b. Farmers' fears and agro-economic evaluation of sown grass strips in France. *Agron. Sustain. Dev.* 31, 463–473. doi:10.1007/s13593-011-0004-6
- Cousins, S.A., Eriksson, O., 2002. The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landsc. Ecol.* 17, 517–529.
- Cousins, S.A.O., 2006. Plant species richness in midfield islets and road verges – The effect of landscape fragmentation. *Biol. Conserv.* 127, 500–509.
- de Redon, L., 2008. Intérêts écologiques des bords de route en milieu agricole intensif. Thèse de doctorat en écologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 178 p.
- de Redon, L., Le Viol, I., Jiguet, F., Machon, N., Scher, O., Kerbiriou, C., 2015. Road network in an agrarian landscape: Potential habitat, corridor or barrier for small mammals? *Acta Oecologica* 62, 58–65.
- de Snoo, G.R., van der Poll, R.J., 1999. Effect of herbicide drift on adjacent boundary vegetation. *Agric. Ecosyst. Environ.* 1–6.
- Di Pietro, F., Génin, A., Botté, F., 2003. La flore des bordures de champ en zone de grande culture: structuration et effet des facteurs agricoles et paysagers. *Symbioses* 49–54.

Ellis, E.C., Neerchal, N., Peng, K., Xiao, H.S., Wang, H., Zhuang, Y., Li, S.C., Wu, J.X., Jiao, J.G., Ouyang, H., Cheng, X., Yang, L.Z., 2009. Estimating Long-Term Changes in China's Village Landscapes. *Ecosystems* 12, 279–297.

Flory, S.L., Clay, K., 2005. Invasive shrub distribution varies with distance to roads and stand age in eastern deciduous forests in Indiana, USA. *Plant Ecol.* 184, 131–141.

Forman, R.T., 1998. Road ecology: a solution for the giant embracing us. *Landsc. Ecol.* 13, iii–v.

Forman, R.T.T., Alexander, L.E., 1998. Roads and their major ecological effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29, 207–231.

Fried, G., Chauvel, B., Rodriguez, A., Jullien, J., Reboud, X., 2014. Flore du blé d'hiver: quarante ans d'évolution. *Phytoma* 42–47.

Friedberg, C., 1992. Représentation, classification: comment l'homme pense ses rapports au milieu naturel, in: Jollivet, M. (Ed.), *Sciences de la nature, sciences de la société*. CNRS Éditions, pp. 357–373.

Fu, W., Liu, S., Dong, S., 2010. Landscape pattern changes under the disturbance of road networks. *Procedia Environ. Sci.* 2, 859–867.

Gelbard, J.L., Belnap, J., 2003. Roads as conduits for exotic plant invasions in a semiarid landscape. *Conserv. Biol.* 17, 420–432.

Girvetz, E.H., Thorne, J.H., Berry, A.M., Jaeger, J.A.G., 2008. Integration of landscape fragmentation analysis into regional planning: A statewide multi-scale case study from California, USA. *Landsc. Urban Plan.* 86, 205–218.

Haase, D., Walz, U., Neubert, M., Rosenberg, M., 2007. Changes to Central European landscapes—Analysing historical maps to approach current environmental issues, examples from Saxony, Central Germany. *Land use policy* 24, 248–263.

Heijting, S., Van Der Werf, W., Kropff, M., 2009. Seed dispersal by forage harvester and rigidine cultivator in maize. *Weed Res.* 49, 153–163.

Henriksen, C.I., Langer, V., 2013. Road verges and winter wheat fields as resources for wild bees in agricultural landscapes. *Agric. Ecosyst. Environ.* 173, 66–71.

Hogbin, P.M., Ayre, D.J., Whelan, R.J., 1998. Genetic variation and reproductive success of road verge populations of the rare shrub *Grevillea barklyana* (Proteaceae). *Heredity* (Edinb). 80, 180–186.

Holderegger, R., Di Giulio, M., 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic Appl. Ecol.* 11, 522–531.

Hovd, H., Skogen, A., 2005. Plant species in arable field margins and road verges of central Norway. *Agric. Ecosyst. Environ.* 110, 257–265.

Humbert, J.-Y., Pellet, J., Buri, P., Arlettaz, R., 2012. Does delaying the first mowing date benefit biodiversity in meadowland? *Environ. Evid.* 1, 9.

Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., Saarnio, S., 2007. Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Appl. Veg. Sci.* 10, 285–292.

Jantunen, J., Saarinen, K., Valtonen, A., Saarnio, S., 2006. Grassland vegetation along roads differing in size and traffic density. *Ann. Bot. Fenn.* 107–117.

Joly, M., Bertrand, P., Gbangou, R.Y., White, M.-C., Dubé, J., Lavoie, C., 2011. Paving the Way for Invasive Species: Road Type and the Spread of Common Ragweed (*Ambrosia artemisiifolia*). *Environ. Manage.* 48, 514–522.

Kalampalikis, N., 2003. L'apport de la méthode Alceste dans l'analyse des représentations sociales, in: Jean-Claude Abric (Ed.), *Méthodes D'étude Des Représentations Sociales*. ERES, pp. 147–163.

Kalwij, J.M., Milton, S.J., McGeoch, M.A., 2008. Road verges as invasion corridors? A spatial hierarchical test in an arid ecosystem. *Landsc. Ecol.* 23, 439–451.

Kleijn, D., Snoeijs, G.I.J., 1997. Field Boundary Vegetation and the Effects of Agrochemical Drift: Botanical Change Caused by Low Levels of Herbicide and Fertilizer. *J. Appl. Ecol.* 34, 1413–1425.

Kleijn, D., Verbeek, M., 2000. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *J. Appl. Ecol.* 37, 256–266.

Köhler, B., Gigon, A., Edwards, P.J., Krüsi, B., Langenauer, R., Lüscher, A., Ryser, P., 2005. Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 51–67.

Le Bris, C., 2011. Gestion des dépendances routières et bordures de champs à l'échelle de la région Centre, dans le cadre du Grenelle de l'environnement et de la Trame Verte et Bleue. Association Hommes et Territoires, 79 p.

Le Viol, I., Julliard, R., Kerbiriou, C., de Redon, L., Carnino, N., Machon, N., Porcher, E., 2008. Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biol. Conserv.* 141, 1581–1590.

Liebman, M., Gallandt, E., 1997. Many little hammers: ecological management of crop–weed interactions, in: Jackson, L.E. (Ed.), *Ecology in Agriculture*. Academic Press, San Diego, USA, pp. 291–343.

Lindborg, R., Plue, J., Andersson, K., Cousins, S.A.O., 2014. Function of small habitat elements for enhancing plant diversity in different agricultural landscapes. *Biol. Conserv.* 206–213.

Marshall, E.J.P., 1989. Distribution patterns of plants associated with arable field edges. *J. Appl. Ecol.* 247–257.

Mcgarigal, K., Romme, W.H., Crist, M., Roworth, E., 2001. Cumulative effects of roads and logging on landscape structure in the San Juan Mountains, Colorado (USA). *Landsc. Ecol.* 327–349.

Michel-Guillou, E., 2006. Représentations sociales et pratiques sociales: l'exemple de l'engagement pro-environnemental en agriculture. *Rev. Eur. Psychol. Appliquée/European Rev. Appl. Psychol.* 56, 157–165.

O'Farrell, P.J., Milton, S.J., 2005. Road Verge and Rangeland Plant Communities in the Southern Karoo: Exploring What Influences Diversity, Dominance and Cover. *Biodivers. Conserv.* 15, 921–938.

Parr, A.T.W., Way, J.M., 1988. Management of Roadside Vegetation: The Long-Term Effects of Cutting. *J. Appl. Ecol.* 25, 1073–1087.

Pauwels, F., Gulinck, H., 2000. Changing minor rural road networks in relation to landscape sustainability and farming practices in West Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.* 77, 95–99.

Reijnen, R., Foppen, R., Veenbaas, G., 1997. Disturbance by traffic of breeding birds: evaluation of the effect and considerations in planning and managing road corridors. *Biodivers. Conserv.* 6, 567–581.

Rew, L., Froud-Williams, R., Boatman, N., 1996. Dispersal of *Bromus sterilis* and *Anthriscus sylvestris* within arable field margins. *Agric. Ecosyst. Environ.* 107–114.

Rytwinski, T., Fahrig, L., 2007. Effect of road density on abundance of white-footed mice. *Landsc. Ecol.* 22, 1501–1512.

Saarinen, K., Valtonen, A., Jantunen, J., Saarnio, S., 2005. Butterflies and diurnal moths along road verges: does road type affect diversity and abundance? *Biol. Conserv.* 123, 403–412.

Schaffers, P., 2002. Soil, biomass, and management of semi-natural vegetation. *Plant Ecol.* 158, 247–268.

- Skórka, P., Lenda, M., Moroń, D., Kalarus, K., Tryjanowski, P., 2013. Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biol. Conserv.* 159, 148–157.
- Smith, H., Feber, R.E., Morecroft, M.D., Taylor, M.E., Macdonald, D.W., 2010. Short-term successional change does not predict long-term conservation value of managed arable field margins. *Biol. Conserv.* 143, 813–822.
- Smith, H., Firbank, L.G., Macdonald, D.W., 1999. Uncropped edges of arable fields managed for biodiversity do not increase weed occurrence in adjacent crops. *Biol. Conserv.* 107–111.
- Spooner, P.G., Lunt, I.D., Okabe, A., Shiode, S., 2004. Spatial analysis of roadside *Acacia* populations on a road network using the network K-function. *Landsc. Ecol.* 19, 491–499.
- Sykora, K., Kalvij, J., Keizer, P.-J., 2002. Phytosociological and floristic evaluation of a 15-year ecological management of roadside verges in the Netherlands. *Preslia (Prague)* 421–436.
- Tanghe, M., Godefroid, S., 2000. Road verge grasslands in southern Belgium and their conservation value. *Fragm. Florist. Geobot.* 45, 147–163.
- Theaker, A., Boatman, N., Froud-Williams, R., 1995. Variation in *Bromus sterilis* on Farmland: Evidence for the Origin of Field Infestations. *J. Appl. Ecol.* 47–55.
- Tikka, P.M., Högmander, H., Koski, P.S., 2001. Road and railway verges serve as dispersal corridors for grassland plants. *Landsc. Ecol.* 16, 659–666.
- Truscott, A.M., Palmer, S.C.F., McGowan, G.M., Cape, J.N., Smart, S., 2005. Vegetation composition of roadside verges in Scotland: the effects of nitrogen deposition, disturbance and management. *Environ. Pollut.* 136, 109–18.
- Valtonen, A., Jantunen, J., Saarinen, K., 2006. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol. Conserv.* 133, 389–396.
- Vermeulen, H.J., 1993. The composition of the carabid fauna on poor sandy road-side verges in relation to comparable open areas. *Biodivers. Conserv.* 331–350.
- Way, J., 1977. Roadside verges and conservation in Britain: a review. *Biol. Conserv.* 65–74.
- Xiao, Y., Mignolet, C., Mari, J.-F., Benoît, M., 2015. Characterizing historical (1992–2010) transitions between grassland and cropland in mainland France through mining land-cover survey data. *J. Integr. Agric.* 14, 1511–1523.
- Zeng, S.-L., Zhang, T.-T., Gao, Y., Ouyang, Z.-T., Chen, J.-K., Li, B., Zhao, B., 2011. Effects of road age and distance on plant biodiversity: a case study in the Yellow River Delta of China. *Plant Ecol.* 212, 1213–1229.

La flore de l'interface route – champ cultivé :

Influence des pratiques de gestion et de la structure du paysage

Résumé

Les bords de route constituent un des principaux habitats herbacés et linéaires des paysages agricoles, ils jouent le rôle de refuge pour différentes espèces et constituent aussi un habitat favorable pour des espèces adventices jugées problématiques. L'objectif de cette thèse est de mesurer les effets de la structure du paysage et des pratiques de gestion sur la flore de l'interface route – champ cultivé. Nos résultats suggèrent que les communautés végétales de l'interface ont une réponse temporellement décalée vis-à-vis des changements paysagers. L'étude de la végétation exprimée et de la dispersion des graines montre que la fauche tardive n'est pas le levier de gestion optimal pour favoriser la diversité végétale du bord de route, et que les pratiques de fauche influencent aussi la flore de la bordure intérieure du champ. Afin de limiter les influences croisées des pratiques de gestion, nous suggérons des stratégies réfléchies à l'échelle de l'interface route – champ.

Mots-clés: Bord de route, Berme, Talus, Bord de champ, Communautés végétales, Dispersion des graines, Fauchage, Pratiques agricoles, Changements paysagers

Résumé en anglais

Road verges constitute the main herbaceous and linear habitats of arable landscapes. They represent a refuge for different species, but also constitute a habitat for weeds considered problematic. The aim of this thesis was to measure the effects of landscape structure and management practices on the flora of the road-field boundary. Our results suggest that plant communities of road-field boundary have a time lagged response to landscape changes. The study of the vegetation and of seed dispersal showed that late mowing was not the optimal method to promote plant diversity on road verges and that mowing practices also influenced the flora of the inner field margin. To limit the cross-influence of management practices, we recommend well thought out strategies at the scale of the road-field boundary.

Keywords: Road verge, Berm, Embankment, Inner field margin, Plant communities, Seed dispersal, Mowing, Agricultural practices, Landscape changes