



**HAL**  
open science

# Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française

Diane Bouchet

► **To cite this version:**

Diane Bouchet. Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française. Sciences de l'environnement. Université de Montpellier (UM), FRA, 2016. Français. NNT: . tel-03138501

**HAL Id: tel-03138501**

**<https://hal.inrae.fr/tel-03138501>**

Submitted on 11 Feb 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



# THÈSE

Pour obtenir le grade de  
Docteur

Délivré par l'**UNIVERSITE DE MONTPELLIER**

Préparée au sein de l'école doctorale **GAIA**  
Et de l'unité de recherche **AMAP**

Spécialité : **Écologie et Biodiversité**

Présentée par **Diane BOUCHET**

**Succession écologique et influence de la  
fauche dans des communautés végétales de  
talus routiers en région méditerranéenne  
française**

**Soutenue le 8 novembre 2016 devant le jury composé de**

M. Pierre-Olivier CHEPTOU, DR, CEFE-CNRS	Directeur de thèse
M. François MUNOZ, MC HDR, Université de Montpellier	Directeur de thèse
M. Bernard AMIAUD, Professeur, Université de Lorraine	Rapporteur
Mme Francesca Di PIETRO, MC HDR, Université de Tours	Examineur
M. Thierry DUTOIT, DR, CNRS Avignon	Examineur
Mme Marie-Laure NAVAS, Professeur, SupAgro	Présidente du jury
M. Nicolas FAVOTTI, SYSTRA	Invité

**et examinée par**

Mme Elise BUISSON, MC HDR, Université – IUT d'Avignon	Rapporteur
-------------------------------------------------------	------------







UNIVERSITÉ  
DE MONTPELLIER



CENTRE D'ÉCOLOGIE  
FONCTIONNELLE  
& ÉVOLUTIVE



**INEXIA**  
**SYSTRA**  
LA CONFIANCE TRANSPORTE LE MONDE





# Remerciements

---

A mon sens, la recherche scientifique ne peut pas être réalisée par des individus isolés. Cette nécessité de collaboration vient surtout de l'importance du partage et de la discussion des idées entre personnes. Ces échanges permettent en effet de mûrir les idées de chacun et d'en faire germer de nouvelles. L'entourage scientifique et « non scientifique » joue donc un rôle important dans la mise en place et la réalisation de projets de recherche tels qu'une thèse. Je tiens donc à remercier ici tous ceux qui ont contribué, d'une façon ou d'une autre, à la réussite de ce projet de recherche, de ses prémices jusqu'à son aboutissement final.

J'adresse un merci spécial tout d'abord à Mathieu Molet, qui m'a tout simplement donné le goût de la recherche et sans qui je ne me serais jamais lancée dans cette aventure.

Je remercie ensuite énormément mes directeurs de thèse pour m'avoir accordé leur confiance et confié ce projet de recherche, qu'ils avaient commencé à construire bien avant mon arrivée.

Merci à François Munoz, pour avoir pensé à moi et m'avoir fait part de l'existence de ce projet de thèse. Merci pour ne pas être tombé de désespoir face à mon manque de connaissances en botanique lors des premiers tests sur le chemin de la cantine du Cirad et merci pour l'aide précieuse à l'identification des reliques de plantes que tu as fournies lors de la première session test de terrain. Merci aussi et surtout à François pour toutes les discussions scientifiques passionnantes que nous avons eues sur tous ces sujets plus ou moins liés à l'écologie et aux plantes, pour la grande confiance et liberté que tu m'as accordées tout le long de la thèse - notamment lors de l'éloignement géographique de seconde moitié de thèse - et merci pour m'avoir toujours encouragée dans mes tendances créatives et rigoureuses. Enfin, merci de m'avoir incitée et cautionnée dans la présentation de mes travaux à de nombreuses conférences, dans l'encadrement d'une armée de stagiaires ou encore dans mes missions d'enseignement et de représentation des doctorants au sein de l'ED.

Merci aussi beaucoup à Pierre-Olivier Cheptou pour la complémentarité et modularité de son encadrement tout au long de cette thèse. Au départ moins concerné d'un point de vue domaine de recherche, POC m'a d'abord surtout bien aidée en matière de rédaction scientifique et de gestion organisationnelle de la thèse. Merci pour cela et pour l'accueil au CEFÉ lors de la seconde moitié de thèse. Merci aussi pour le partage de tes connaissances concernant la reproduction des plantes à fleurs suite à notre décision de s'intéresser à la phénologie de floraison des plantes de talus routiers. Merci enfin pour ton rôle de tiers scientifique très pragmatique et pour toutes les discussions intéressantes que nous avons eues sur la situation de la recherche en France et dans le monde, la politique, la chanson française, etc.

Je remercie aussi tous les membres évaluateurs de ma thèse. Merci à Bernard Amiaud, pour avoir suivi l'avancée de mon travail lors de mes comités de thèse et pour la qualité et la précision de ses questions et commentaires lors de la soutenance en tant que rapporteur de la thèse. Merci aussi à Elise Buisson pour sa lecture détaillée de la thèse et la qualité du rapport qui en a découlé, riche en questions et commentaires très constructifs. Merci aussi à Francesca Di Pietro, Thierry Dutoit et Marie-Laure Navas pour leur participation à ce jury de thèse, pour la qualité de leurs critiques et de leurs questions lors de cette évaluation orale que constitue la soutenance et merci aussi pour la bienveillance de leurs commentaires pour valoriser au mieux ce travail de recherche par la suite.

Merci aussi à Jean-Frédéric Terral, Valérie Raavel et Cyrille Violle pour leur participation au suivi de mes travaux de recherche par le biais de leur participation à mes différents comités de

thèse. Merci pour toutes les suggestions intéressantes qu'ils m'ont faites à ces occasions et en dehors. Merci en particulier à Jean-Fred pour son aide lors de mes déboires administratifs avec l'université et à Cyrille Violle pour les relectures de résumés à soumettre et autres réunions inopinées lors desquelles il m'a bien aimablement apporté une grande aide.

Je remercie également l'ensemble des membres et partenaires du projet TAFER. Merci tout d'abord à mes collègues directs de projet : Mathieu Millan et Amandine Erktan (co-thésard et co-postdoc). Merci à Mathieu pour tous nos fous rires lors des quelques jours ensemble sur le terrain, pour toutes nos pauses-café remplies de discussions endiablées à propos de la biologie des plantes de talus (et autres sujets bien plus stylés), pour tout le fun qu'on a pu partager au labo et en dehors et pour avoir été le partenaire de détresse le plus proche que je pouvais avoir dans certains moments bien particuliers (toi-même tu sais ;)!). Je tiens aussi à remercier Amandine pour son intégration dans le projet en proposant une collaboration très intéressante sur la partie racinaire des plantes et pour la concrétisation des analyses de sol. Merci pour ta participation à mes comités de thèse et merci aussi pour ton calme et ta gentillesse avec tous les membres et partenaires tout au long du projet. Je voudrais aussi remercier Thierry Fourcaud pour son rôle de parrain initiateur du projet au labo et pour son suivi et ses encouragements lors de mes comités de thèse et réunions de projet. Merci aussi beaucoup à nos collègues de chez Systra, partenaires privés du projet : Pierre-Etienne Gautier, Nicolas Favotti et Emilie Clavier. Ce projet n'aurait sans doute pas vu le jour sans leur intervention et leur foi dans l'intérêt de ce partenariat avec l'UMR AMAP. Merci aussi à la Fondation Agropolis pour sa participation financière et merci aux personnes de cette fondation qui ont permis la concrétisation de ce projet et ont réalisé son suivi, à savoir Pascal Kosuth et Marie Poulaert. Merci enfin au LabEx CeMeB pour son soutien financier dans le cadre de ma thèse.

Je remercie aussi énormément mon armée de stagiaires, qui a fait un travail formidable sur le terrain et au laboratoire : Eve Lacassagne, avec qui nous avons bien rigolé en faisant de l'auto-formation en bota lors de la 1<sup>ère</sup> session de terrain essai ; Damien Palet, le génialissimement efficace, énergique et sympathique triple champion en identification des plantes, suivi de floraison et collecte de feuilles ; Corentin Leurent, le super laborantin malheureusement privé de terrain mais qui a su se trouver des aides efficaces au labo en mon absence et enfin Basile Maillard, l'expert des questions bota et blagues qui tuent sur le terrain. Merci à tous les quatre, ce fut un plaisir de travailler avec vous sur le terrain, de discuter avec vous d'écologie et de plantes, de vous aider à améliorer vos rapports de stages et de suivre vos parcours respectifs après ces périodes passées ensemble à AMAP. J'espère sincèrement vous avoir appris autant de choses que ce que vous m'avez apporté.

Je remercie aussi vivement l'ensemble de mes collègues à AMAP, au CEFÉ et au département BE de la faculté des sciences. Merci à tous pour tous les échanges scientifiques fructueux que nous avons eus ensemble, et merci en particulier à mes co-bureaux Yves Caraglio (grâce à qui je peux désormais me reconverter en standardiste ou secrétaire sans problème si je le souhaite) et à Christine Heinz (pour sa bonne humeur et son sourire constants). Merci aussi en particulier à Merlin Ramel et François Paillet pour leur participation sur le terrain et à Marie-Laure de Guillen, Noémie Cauquil et Nathalie Hodebert pour leur gestion administrative admirable.

Merci aussi à toutes les personnes géniales, rencontrées lors de la thèse ou auparavant, et qui par leur présence permanente ou lors d'un passage à Montpellier m'ont encouragée/fait rigoler/changé les idées/supportée pendant ces presque quatre années. Dans le désordre : les pondychériens de Montpellier (Ruksan, Vincent+Sophia+Pablo, Mathieu C. et compagnie), Margaux et les anciens EPHE, Yan, Tristan, Lavinia et autres anciens doctorants d'AMAP, Yogan, Awaz, Luis, Marion, Marco, Falafel, Patoche, Emil, Alexis, Valaire, Pierre, Charlène, Vincent B n°2,

Gilles, Emilie la désormais camerounaise, Hugo et autres anciens EBE à Paris et au CEFE, Delf, Isaac, Toumbs, Arnocroco et enfin les amis de toujours :Débo, Gaby, les Gaudio, Clemsounette, Sam, Tikho et ses bambinos. Je remercie aussi particulièrement Jimmy, pour les encouragements, le soutien et la motivation qu'il m'a fournis en début de thèse.

J'adresse aussi un énorme merci à tous les membres de la méta-communauté des 2 Ponts, même si je ne citerai ici que les membres les plus permanents : Agathe, Jean-Phi, Jérôme, Pierre et Val. Sans vous comme voisins, toute la fin de thèse aurait été bien moins facile à vivre. Vous êtes des personnes extraordinaires et j'ai vraiment eu de la chance de « presque » vivre avec vous au quotidien ces presque deux dernières années !

Merci enfin à Paul, supporter même dans les heures les plus difficiles, réconforteur le plus câlin, mijoteur aux petits soins le plus gourmet et relecteur de dernier instant le plus efficace.

Enfin, merci à tous les membres de ma famille pour leur soutien sans faille et leur confiance en moi dès le début de cette aventure et même auparavant.

---

# Résumé

---

Les mesures de végétalisation ou de restauration écologique nécessitent de comprendre les mécanismes qui sous-tendent les changements de composition et de structure de la végétation au cours de la succession écologique. Des perturbations, d'intensité et fréquence variables, naturelles ou causées par l'Homme, agissent souvent en interaction sur la dynamique temporelle de la végétation. Cependant, l'influence d'une perturbation récurrente combinée aux changements écologiques au cours de la succession est restée peu étudiée jusqu'à présent.

Les communautés végétales de talus routiers représentent un modèle pertinent pour étudier cette problématique. L'historique d'aménagement et de gestion des talus est particulièrement bien renseigné ; on a donc une connaissance précise de l'âge des communautés et de leur régime de perturbation par la fauche. Les talus routiers fournissent ainsi un plan quasi-expérimental *in situ* permettant l'étude des processus qui affectent l'assemblage des communautés au cours de la succession sous l'influence d'une perturbation récurrente.

L'objectif principal de cette étude est de caractériser la dynamique successioneuse initiée par la mise en place d'un talus routier en région méditerranéenne et de déterminer les processus écologiques et les facteurs environnementaux influençant cette dynamique. On s'intéresse en particulier à l'influence de la fauche récurrente sur cette dynamique.

Pour cela, nous avons étudié la composition floristique et la diversité des traits fonctionnels (traits foliaires et de phénologie de floraison principalement) de la végétation de talus routiers de l'Hérault (France). Chaque talus inclut une partie fauchée et une partie non fauchée, l'ensemble formant une chronoséquence sur près de 70 ans.

L'analyse des variations taxonomiques entre les communautés végétales de talus routiers montre un large remplacement des espèces au cours de la succession. Ce turnover floristique est associé à des changements fonctionnels au sein des communautés. Ces derniers sont structurés par des filtres environnementaux qui influent (1) sur la synchronie de floraison entre espèces au sein des communautés au cours du temps et (2) sur la diversité de combinaisons de traits fonctionnels entre communautés d'âge similaire. Ces changements de filtres environnementaux au cours du temps semblent liés à des changements pédologiques et à l'augmentation de l'hétérogénéité spatiale des conditions de lumière et de température (avec la fermeture progressive de canopée). La fauche altère les trajectoires floristiques et fonctionnelles, notamment en provoquant un ralentissement du changement de stratégie d'utilisation des ressources au cours de la succession par rapport à la trajectoire naturelle, sans fauche. De plus, cette perturbation récurrente induit une augmentation de la diversité taxonomique et fonctionnelle au sein des communautés alors qu'elle la réduit entre communautés d'âge similaire. Finalement, la fauche agit comme un filtre environnemental supplémentaire sur l'assemblage des communautés au cours de la succession et induit une homogénéisation de la végétation entre communautés d'âge similaire.

Les conclusions de cette étude contribuent à la connaissance écologique fondamentale. En termes d'implications pour la gestion des communautés végétales de talus routiers, nos conclusions suggèrent, entre autres, que l'association de végétation fauchée et non fauchée au sein des mêmes sites pourrait servir d'habitat pour une plus grande diversité de faune associée. Cette association permettrait de plus d'avoir un rendu paysager agréable aux usagers de la route, tout en garantissant une bonne visibilité pour la sécurité routière.

---

## Summary

---

The success of revegetation or ecological restoration highly depends on our knowledge of mechanisms underlying changes in composition and structure of the vegetation along the ecological succession. Natural or human-induced disturbances of varying intensity and frequency often occur simultaneously to influence vegetation temporal dynamics. However, the influence of a recurrent disturbance combined with ecological changes along plant succession remains poorly documented.

Plant communities growing on road slopes are particularly appropriate to study this issue. Construction work and management history are well documented, so that the age of the vegetation and its disturbance regime by mowing can be precisely informed. Thus, road slopes plant communities represent an in situ quasi-experimental framework particularly adapted to study processes affecting community assembly along the ecological succession under the influence of a recurrent disturbance.

The principal objective of this study is to characterise the successional dynamic initiated after road slope construction in the Mediterranean area, and to identify the ecological processes and environmental factors influencing this dynamic. We particularly focused on the influence of recurrent mowing on this dynamic.

We studied the floristic composition and the diversity of functional traits (mainly leaf traits and flowering phenology traits) in a 70-year long chronosequence of French Mediterranean (Hérault, France) road slopes, each including both mown and unmown vegetation.

The analysis of taxonomical variations between road slopes plant communities reveals a large species turnover along the ecological succession. This floristic turnover relates with functional changes within communities. These functional changes are structured by environmental filters influencing flowering synchrony within communities on one hand, and the diversity of a combination of functional traits between communities of similar age on the other hand. These environmental filters changing along the succession relate with changing soil parameters and increasing spatial heterogeneity of light and temperature conditions with canopy closure.

Mowing alters floristic and functional trajectories along the succession, notably through the decrease of speed in resource-use strategy changes along the succession in mown communities compared to unmown communities. In addition, this recurrent disturbance increases taxonomic and functional diversity within communities, while it decreases taxonomic and functional turnover between communities of the same age. Finally, mowing acts as an additional environmental filter on community assembly along the succession and homogenises vegetation between communities of the same age.

The conclusions of this study provide basic knowledge in ecology. It also has implications for the management of road slopes plant communities in the perspective of their revegetation after construction work. Our conclusions suggest, amongst others, that combining mown and unmown vegetation could provide habitats for a higher diversity of associated fauna. In addition, it would allow vegetation to be pleasant to road users, while still ensuring a good visibility for road safety.

---

# Table des matières

---

Remerciements .....	II
Résumé.....	V
Summary.....	VI
Table des matières.....	- 1 -
Préambule.....	- 4 -
<b>Introduction, matériels et méthodes .....</b>	<b>- 6 -</b>
I. Introduction.....	- 8 -
I.1. Communautés végétales.....	- 8 -
I.2. Succession écologique .....	- 9 -
I.3. Perturbations .....	- 10 -
I.4. Multiples facettes de la diversité et mise en évidence des processus d'assemblage.....	- 12 -
I.5. Les talus associés aux infrastructures de transport terrestre .....	- 18 -
I.6. Objectifs scientifiques: .....	- 22 -
II. Matériel et méthodes.....	- 24 -
II.1. Sélection des talus.....	- 24 -
II.2. Plan d'échantillonnage général et constitution de la chronoséquence .....	- 25 -
II.3. Environnement abiotique .....	- 27 -
II.4. Relevés floristiques.....	- 28 -
II.5. Echantillonnage des traits .....	- 29 -
II.6. Analyses statistiques.....	- 34 -
<b>Résultats.....</b>	<b>- 42 -</b>
III. Changements pédologiques.....	- 44 -
IV. Changements de composition floristique et de structure de la végétation .....	- 46 -
IV.1. Dynamique de composition floristique .....	- 46 -
Changements de structure de la végétation .....	- 51 -
IV.2. Variations de diversité taxonomique .....	- 54 -
V. Variations et covariations des valeurs de traits agrégés.....	- 58 -
V.1. Traits foliaires.....	- 58 -
V.2. Phénologie de floraison .....	- 59 -
V.3. Traits racinaires (racines fines) .....	- 61 -
V.4. Liens entre variations fonctionnelles et floristiques .....	- 62 -
VI. Structure fonctionnelle et phylogénétique intra et inter-communautés.....	- 66 -
VI.1. Recouvrement de floraison au sein des communautés .....	- 66 -
VI.2. Diversité fonctionnelle multi-traits entre communautés .....	- 68 -

VI.3. Diversité phylogénétique entre communautés et lien avec la diversité fonctionnelle .-	69 -
<b>Discussion</b> .....	<b>- 72 -</b>
VII. Trajectoire successioneelle et influence de la fauche sur les communautés végétales de talus routiers.....	- 74 -
VII.1. Succession végétale .....	- 74 -
VII.2. Influence de la fauche .....	- 82 -
VII.3. Influence des variables topographiques et pédologiques .....	- 87 -
VII.4. Implications pour la gestion des talus routiers .....	- 88 -
VIII. Limites et perspectives.....	- 91 -
Références bibliographiques.....	- 97 -
<b>Annexes</b> .....	<b>- 110 -</b>
Liste des articles et annexes .....	- 111 -
Liste des communications associées.....	- 112 -
<b>ARTICLE 1</b> .....	<b>- 114 -</b>
Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes.....	- 114 -
<b>ARTICLE 2</b> .....	<b>- 136 -</b>
Disturbance and multi-faceted plant diversity along a Mediterranean successional gradient: contrasted responses between alpha and beta scales .....	- 136 -
<b>ARTICLE 3</b> .....	<b>- 162 -</b>
Coordination of leaf and fine root functional traits along an ecological succession subjected to frequent disturbance.....	- 162 -
<b>ARTICLE 4</b> .....	<b>- 178 -</b>
Flowering time overlap as a driver of plant community assembly? Compared responses using field data vs. flora data along a Mediterranean ecological succession with mowing. ....	- 178 -
Annexe 1. Liste totale des especes recensees sur l'ensemble des talus.....	- 196 -
Annexe 2. Service d'agrement paysager rendu par la vegetation des talus routiers en region mediterraneenne : analyse exploratoire.....	- 202 -



*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

## Préambule

Cette thèse de doctorat s'inscrit dans le cadre d'un projet s'intéressant à l'apport des traits végétaux pour la compréhension et la visualisation de la dynamique temporelle de la végétation de talus d'infrastructures linéaires de transport. Ce projet (TAFER), mis en place début 2013, est le fruit d'un partenariat entre l'unité de recherche AMAP, Agropolis Fondation et l'entreprise Systra, spécialiste international des aménagements d'infrastructures de transports terrestres. Il découle de besoins, évoqués par l'entreprise Systra, en termes de modèles et outils de visualisation réalistes rendant compte des changements de végétation après les travaux d'aménagements d'accotements. En partant de cette problématique appliquée, plusieurs études ont été mises en place simultanément au sein du laboratoire pour décrire au mieux et réaliser un rendu écologiquement et visuellement réaliste de la dynamique temporelle de la végétation le long des infrastructures de transports terrestres en région méditerranéenne. Une partie des résultats de cette thèse contribuent donc à générer des scènes de visualisation reposant sur de la modélisation et représentation 3D de plantes et de paysages. Le travail effectué dans le cadre de cette thèse s'intéresse plus particulièrement à la description de la composition floristique des communautés et à la compréhension des mécanismes qui structurent cette végétation au cours du temps, dans des talus routiers perturbés par la fauche, à partir de caractéristiques foliaires et concernant la floraison.

Cette thèse sur article est présentée sous un format original (synthèse en français suivie des [ARTICLES 1 à 4](#) en annexes) afin de faciliter le transfert des connaissances vers le partenaire privé (entreprise Systra) et les gestionnaires locaux directement concernés par les recommandations en termes d'applications fournis par ce travail (services techniques du département).

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

# Introduction, matériels et méthodes

---



*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

## **I. Introduction**

Cette section présente l'état des connaissances sur les concepts théoriques écologiques qui sont étudiés dans le cadre de cette thèse. Les différents aspects de la végétation généralement étudiés pour mieux comprendre les relations entre les organismes végétaux et leur environnement sont aussi décrits. Le contexte plus appliqué de la problématique est ensuite introduit et les objectifs sont finalement définis.

### **I.1. Communautés végétales**

Une communauté peut être définie comme un ensemble d'organismes de diverses espèces vivant dans un lieu et à un moment donnés (Looijen & van Andel 1999; Vellend 2010). La diversité biologique (ou biodiversité) est définie comme la variété des formes de vie à tous ses niveaux (des gènes aux écosystèmes) et par l'ensemble des processus qui l'entretiennent (Gaston 1996).

Des processus évolutifs agissent sur le long terme et à une échelle spatiale régionale (Ricklefs 2008) sur les organismes et façonnent ainsi un ensemble régional d'espèces susceptibles d'être présentes dans les communautés végétales locales actuelles (Lessard et al. 2012; Mittelbach & Schemske 2015a). L'évolution est donc un des éléments structurant l'assemblage des communautés (Pollock et al. 2015). Les changements géologiques et climatiques passés et leur enchainement sont des facteurs historiques qui influent aussi sur la diversité biologique et l'assemblage des communautés actuelles (Greene 2005).

D'autres processus et facteurs agissent à une échelle spatiale plus locale et à plus court terme sur l'identité et l'abondance des organismes coexistant au sein des communautés de plantes. Localement, c'est l'influence combinée des processus écologiques, liés aux conditions abiotiques et aux interactions biotiques entre organismes, et des processus démographiques, liés au cycle de vie des organismes, qui agit de manière plus ou moins prédictible sur la coexistence au sein des communautés (Lortie et al. 2004; Tilman 2004; Hillerislambers et al. 2012).

Etant données les différentes échelles spatiales et temporelles auxquelles l'ensemble de ces processus évolutifs, historiques, écologiques et démographiques (qu'ils soient déterministes ou stochastiques) influent sur l'assemblage local des communautés (Ricklefs 1987), il convient d'étudier différents aspects de la structure des communautés afin de mieux les distinguer (Pavoine & Bonsall 2011; Lessard et al. 2012). Les recherches récentes sur l'assemblage des communautés montrent en particulier l'intérêt de l'étude des caractères portés par les espèces (traits) et des liens de parenté entre celles-ci (phylogénie) pour inférer les mécanismes à l'origine des patrons de diversité au sein des communautés (Kraft et al. 2007; Valladares et al. 2008; Kraft & Ackerly 2010; Pavoine & Bonsall 2011; Purschke et al. 2013).

## **I.2. Succession écologique**

La succession végétale correspond aux changements progressifs de composition et de structure de la végétation qui ont lieu au cours du temps, sous l'influence des variations plus ou moins prédictibles de conditions abiotiques et des interactions biotiques (Clements, 1916; Gleason, 1927; Connell & Slatyer, 1977). On parle de succession primaire lorsque cette dynamique temporelle est initiée sur une roche mère nue (absence de sol) et qu'aucun organisme n'est initialement présent (Walker & del Moral 2003). La succession secondaire a quant à elle lieu à partir d'un sol déjà formé et qui contient déjà des organismes (Cook et al. 2005).

Au cours de la succession, on observe généralement un changement de composition spécifique depuis, en début de succession, une forte abondance d'espèces dites rudérales, à cycle de vie court et investissant rapidement dans la reproduction lors de périodes favorables de l'année, jusqu'à, en fin de succession, une plus forte prépondérance d'espèces pérennes se reproduisant plus rarement et tardivement au cours de leur vie et meilleures compétitrices (MacArthur & Wilson 1967; Grime 1977) ou plus tolérantes au stress, selon les conditions environnementales (Caccianiga et al. 2006). De façon générale, ces changements de végétation ont aussi une influence en termes de structure de la végétation. Ainsi, la hauteur moyenne

augmente généralement au cours du temps et on constate aussi une augmentation du nombre de strates végétales (Houssard et al. 1980). Ces changements graduels de végétation et de sa structure spatiale vont de pair avec des variations des conditions abiotiques et des ressources aux niveaux souterrains et aériens (Houssard et al. 1980; Miles 1985; Zarin & Johnson 1995; Řehouňková & Prach 2008). La succession végétale peut donc être assimilée à un gradient environnemental complexe qui a lieu au cours du temps.

La compréhension des mécanismes qui sous-tendent ces changements de composition au cours de la succession écologique est essentielle pour assurer le succès de mesures de végétalisation ou de restauration écologique de la végétation (Walker et al. 2007). Des études de la dynamique successionale *in situ* sont donc nécessaires pour ajuster les prédictions des théories écologiques dans les différents contextes environnementaux au sein desquels on souhaite réaliser des opérations de restauration. A défaut de pouvoir réaliser un suivi à long terme de la végétation, « *un ensemble de sites formés sur la même roche-mère ou substrat ayant été mis en place à des dates différentes* » - ou chronoséquence - peut être utilisé pour étudier la succession végétale (Walker et al., 2010).

### **I.3. Perturbations**

D'après Cordonnier (2004), « *le concept de perturbation est vague et ambigu, il convient donc de le préciser en fonction du contexte écologique et des objectifs de l'étude* ». Ici, on définit la perturbation comme un évènement ponctuel qui a pour conséquence un déplacement ou une destruction partielle ou totale de biomasse et qui modifie la disponibilité en ressources ou l'environnement physique dans un système. Ces évènements peuvent être de natures diverses et avoir des origines différentes (éruption volcanique, évènement climatique – sécheresse ou gel – exceptionnel, avalanche, incendie naturel ou d'origine anthropique, pâturage par des animaux sauvages ou domestiques, coupe forestière, fauche..., Sousa 1984). Pour une perturbation donnée dans un système homogène, le régime de perturbation est décrit par la fréquence d'apparition de l'évènement et par son intensité (Sabo & Post 2008). Cette intensité peut être



évaluée en partie par la mesure de la quantité de biomasse déplacée ou détruite par la perturbation. Dans ce cas, l'intensité de la perturbation dépend de la biomasse accumulée entre deux évènements et on a une relation inverse entre fréquence et intensité (Mazzoleni et al. 2013).

Ainsi, peu fréquemment, des perturbations très intenses peuvent provoquer, dans un système écologique en place, une destruction de biomasse et une modification de l'environnement physique telles que le système apparaît comme un nouvel habitat qui peut être colonisé par les plantes et les animaux. Lorsque cette perturbation temporaire très intense permet la préservation d'un sol contenant des graines de plantes initialement présentes dans le système qui a subi la perturbation, elle marque alors le point de départ d'une succession écologique secondaire (Horn 1974). Des perturbations plus fréquentes et moins intenses peuvent quant à elles affecter la biomasse au sein d'un système sans initier de dynamique successioneuse. Dans ce cas, les changements de répartition spatiale de la biomasse végétale et de distribution des ressources causés par la perturbation fréquente ont souvent une influence sur les fonctions associées aux plantes qui persistent et coexistent au sein du système (McIntyre et al. 1999; Shea et al. 2004; Catorci et al. 2011). L'influence des perturbations fréquentes et peu intenses sur la structure des communautés est le plus souvent caractérisée à un instant donné (Belsky 1992; Mason et al. 2011; Myers et al. 2015). Cependant, des perturbations d'intensité et fréquence différentes agissent souvent en interaction sur les systèmes (Laska 2001). L'étude de l'influence de perturbations fréquentes sur la dynamique successioneuse qui se met en place après une perturbation très intense présente donc un fort intérêt (Denslow 1980; Naaf & Wulf 2012; Mazzoleni et al. 2013; Nylén & Luoto 2015). L'application par l'Homme de perturbations contrôlées pourrait même permettre de manipuler la succession écologique pour tendre vers un système restauré précis (Walker et al. 2007).

## **I.4. Multiples facettes de la diversité et mise en évidence des processus d'assemblage**

Les processus évolutifs et écologiques agissent à différentes échelles spatiales et temporelles et influent sur différentes facettes de la diversité au sein des communautés. Ainsi, les variations taxonomiques, fonctionnelles et phylogénétiques qui ont lieu au sein et entre les communautés apportent des informations complémentaires et l'analyse simultanée de ces variations permet de mieux discerner les processus qui affectent l'assemblage des communautés (Ackerly & Cornwell 2007; Kraft et al. 2007; Emerson & Gillespie 2008; Kraft & Ackerly 2010; Pavoine & Bonsall 2011).

### *Approche taxonomique*

La composition taxonomique décrit, pour une communauté donnée, un état défini par l'identité, la diversité et l'abondance de chacune des espèces. L'étude écologique des communautés s'est pendant très longtemps concentrée sur l'analyse des changements de composition taxonomique au sein des communautés (MacArthur & MacArthur 1961; Huston 1979; Ricklefs 1987; Hartnett & Wilson 1999; Tews et al. 2004; Fierer & Jackson 2006). En particulier, de nombreuses études se sont intéressées aux patrons de variation de richesse et diversité spécifique le long de gradients environnementaux, tels que la succession écologique, pour mieux comprendre l'influence des facteurs environnementaux et des interactions biotiques sur l'assemblage des communautés végétales (Bazzaz 1975; Connell & Slatyer 1977; Padišák 1993; Mackey & Currie 2001). Ces études aspirent généralement à estimer l'influence relative des processus écologiques d'origine abiotique et biotique qui régissent la composition des communautés (Lortie et al. 2004). Dans ce cadre, on suppose que l'occurrence des espèces indique si les conditions abiotiques permettent l'établissement local de l'espèce après une dispersion réussie et informe sur le filtre d'habitat en lien avec la niche fondamentale des espèces (en dehors de l'enveloppe les conditions sont supposées trop limitantes pour permettre la survie et la reproduction de l'espèce, Hutchinson 1957; Pulliam 2000). On s'attend aussi à ce

que les changements de conditions environnementales le long de gradients influent sur la croissance démographique et donc l'abondance observée de chaque espèce. Ainsi, la croissance démographique est généralement plus faible dans les populations à la marge de l'aire de distribution d'une espèce par rapport aux populations dans des conditions plus favorables (Kawecki 2008). De plus, les patrons de coexistence entre espèces avec des exigences environnementales similaires renseignent sur les interactions biotiques entre celles-ci (informations sur le filtre biotique qui modifie l'enveloppe fondamentale en une enveloppe réalisée en la présence d'autres espèces; (Chesson 2000; Cingolani et al. 2007; Macarthur et al. 2008; Ravel et al. 2013). À plus large échelle, la présence et l'absence des espèces dépendent aussi de processus de spéciation, d'extinction et de colonisation (Mittelbach & Schemske 2015b).

#### *Approche fonctionnelle*

Les traits fonctionnels sont des caractéristiques mesurables des individus ayant une influence indirecte sur leur croissance, leur reproduction et leur survie (Violle et al. 2007). La mesure de ces traits vise à quantifier des composantes de la niche écologique des espèces (au sens de Hutchinson, 1957). Leur distribution au sein des communautés végétales est alors utilisée dans l'objectif d'évaluer l'influence des processus liés aux adaptations écologiques des espèces (Diaz et al. 1998; McGill et al. 2006; Shipley, Vile, et al. 2006; Cornwell & Ackerly 2009; Navas & Violle 2009; Violle et al. 2011). On s'attend en particulier à ce que le filtre d'habitat engendre une réduction de la gamme de valeurs de traits observées au sein d'une communauté, tandis que les interactions biotiques telles que la compétition interspécifique peuvent induire une différenciation de niche (Abrams 1983) et aboutir à un espacement régulier des valeurs de traits observées (Cornwell & Ackerly 2009; de Bello et al. 2012). D'après McGill *et al.* (2006), l'étude de la variation des traits le long de gradients environnementaux devrait permettre de replacer l'écologie des communautés dans un cadre prédictif, grâce à la nature quantitative des traits. De plus, les traits fonctionnels peuvent être utilisés pour mieux appréhender le lien entre la végétation et les services écosystémiques rendus par celle-ci (Lavorel et al. 2011).

De nombreuses études ont montré l'intérêt de mesurer la variabilité intraspécifique des traits (VIT) fonctionnels pour améliorer la détection des processus structurant les ensembles d'organismes coexistant au sein des communautés (Bolnick et al. 2011 et voir références 21 à 39 dans Violle *et al.*, 2012). La VIT semblerait importante à considérer lorsqu'on s'intéresse à la réponse des plantes à des facteurs environnementaux à une échelle locale (Albert et al. 2011). Considérer la VIT devrait aussi permettre d'identifier plus précisément les mécanismes de différenciation de niche, car ils dépendent des traits des individus coexistant réellement localement et non des traits moyens des espèces (Violle et al. 2012).

Pour comprendre au mieux l'importance relative de la variabilité fonctionnelle entre espèces (Westoby et al. 2002) et de la variabilité intraspécifique des traits (Jung et al. 2010; Carlucci et al. 2015; Lipowsky et al. 2015) dans l'assemblage des communautés, nous avons choisi d'étudier trois types de traits associés à trois grandes fonctions élémentaires de la vie des végétaux, dans deux compartiments distincts (aérien et racinaire). On s'intéresse ainsi (i) à la gestion des ressources au niveau aérien (abordée à travers l'étude des variations de traits foliaires) et (ii) souterrain (abordée à travers l'étude des variations de traits des racines fines)<sup>1</sup>, (iii) à la reproduction (abordée à travers la quantification des changements de phénologie de floraison) et (iv) à la stratégie de survie des individus (intégrée en considérant les formes de vie au sein des communautés). Ces quatre dimensions fonctionnelles sont très intéressantes de par leur complémentarité pour la compréhension des mécanismes écologiques structurant les communautés le long de gradients environnementaux (Laughlin 2014; Maire et al. 2015).

Les traits foliaires tels que la surface spécifique foliaire (« *specific leaf area* » ou SLA) et le contenu en matière sèche des feuilles (« *leaf dry matter content* » ou LDMC) sont associés au « *leaf economic spectrum* » qui se traduit entre autres par un compromis entre activité photosynthétique, coûts de construction et longévité des feuilles (Wright et al. 2004; Shipley, Lechowicz, et al. 2006). Ces compromis opposent alors stratégie d'assimilation rapide des

---

<sup>1</sup> L'échantillonnage et la mesure des traits racinaires ont été réalisés par Amandine Erktan dans le cadre de son postdoc au sein du projet TAFER. Ils sont présentés ici dans le cadre d'une étude collaborative sur le couplage entre compartiments souterrain et aérien concernant la stratégie d'utilisation des ressources.

ressources et stratégie de conservation de celles-ci au niveau foliaire. Dans le cas de la succession végétale, on s'attend à observer une diminution de la SLA au cours du temps et une augmentation du LDMC (Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010; Suter & Edwards 2013). Ceci correspond généralement à ce qui est décrit comme un changement de composition spécifique depuis, en début de succession, une forte abondance d'espèces pionnières, ayant un cycle de vie court associé à une stratégie d'acquisition rapide de la ressource lumineuse et une durée de vie foliaire courte, vers, en fin de succession, une plus forte prépondérance d'espèces pérennes adaptées à la relative sécheresse méditerranéenne, avec une stratégie de forte conservation et protection de la ressource dans les feuilles. On s'attend en outre à ce que la destruction de biomasse aérienne par une perturbation peu intense mais fréquente affecte l'investissement relatif dans l'acquisition et la conservation des ressources dans les parties aériennes (Louault et al. 2005; Sonnier et al. 2010). Ces traits foliaires devraient alors présenter des variations qui vont dans le sens d'un investissement privilégié dans la mise en place de structures pour l'acquisition de la ressource dans les communautés qui subissent une perturbation peu intense mais fréquente. Bien que les changements de stratégies d'utilisation des ressources dans les parties aériennes au cours de la succession soient bien renseignés (Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010; Suter & Edwards 2013) et que la réponse des traits foliaires associés à ces stratégies face à une perturbation récurrente soient bien documentés séparément (Louault et al. 2005; Gross et al. 2007), peu d'études se sont penchées sur l'influence combinée d'une perturbation récurrente et de la dynamique successioneuse sur les caractéristiques foliaires (Moog et al. 2002; Kahmen et al. 2002). La connaissance de l'influence, en interaction, d'une perturbation récurrente sur la dynamique temporelle de la végétation pourrait pourtant servir dans le cadre de mesures de restauration (Hobbs et al. 2007).

Les racines fines présentent une surface d'échange importante avec le sol, en lien avec leurs fonctions d'acquisition de l'eau et des nutriments et d'occupation de l'espace dans le sol. Ces fonctions réalisées par les racines fines influent sur les cycles de l'eau et de différents éléments tels que le CO<sub>2</sub> et l'azote (Fornara et al. 2009; Olson et al. 2013; McCormack et al.

2015), ainsi que sur les services écosystémiques associés à ces cycles (Lavorel & Grigulis 2012). La longueur spécifique racinaire (« *specific root length* » ou SRL), qui décrit le potentiel d'acquisition de nutriments et d'eau (Wright & Westoby 1999; Hodge 2004) ainsi que la prolifération racinaire (Eissenstat & Duncan 1992), et le contenu en matière sèche racinaire (« *root dry matter content* » ou RDMC), qui reflète l'investissement dans des composantes structurelles pour la conservation des ressources ainsi que la longévité des racines (Holdaway et al. 2011), sont des traits racinaires fins associés à la stratégie d'utilisation des ressources au niveau souterrain. On s'attend à ce que les racines fines au début de la succession soient plus associées à des stratégies d'acquisition des ressources (RDMC faible), alors que la conservation des ressources (SRL et RDMC élevés) devrait prédominer dans les stades successionnels plus tardifs (Holdaway et al. 2011; Prieto et al. 2015). Dans des communautés soumises à une perturbation récurrente qui impacterait directement la biomasse aérienne, on s'attend à ce que la défoliation aille de pair avec une réduction de la biomasse racinaire (Dawson et al. 2000). Cependant, l'influence d'une telle perturbation sur les changements de stratégie d'utilisation des ressources au niveau racinaire reste non élucidée. L'étude de ces traits racinaires fins et de leur relation avec les traits foliaires analogues présentés précédemment, dans un contexte successional avec perturbation récurrente, devrait permettre de tester l'applicabilité, dans ce contexte, du concept de « *plant economic spectrum* », qui décrit des compromis entre acquisition et conservation à l'échelle de la plante entière (Grime et al. 1997; Freschet et al. 2010; Reich 2014) mais qui n'est pas systématiquement mis en évidence selon les contextes climatiques (Tjoelker et al. 2005; Chen et al. 2013; Kramer-Walter et al. 2016).

La floraison marque le début de la période de reproduction et constitue donc une étape clé du cycle de vie des angiospermes. La phénologie de floraison est influencée par le climat, la disponibilité en ressources et par la présence de pollinisateurs (Elzinga et al. 2007; Park 2014). L'étude des périodes de floraison au sein d'une communauté renseigne sur les stratégies de reproduction des espèces qui coexistent (Sargent & Ackerly 2008). On peut notamment s'attendre à une différenciation des périodes de floraison en réponse à la compétition pour les

pollinisateurs (Botes et al. 2008; Catorci et al. 2012). Cependant, des interactions favorables entre espèces peuvent avoir lieu au sein des communautés et favoriser la synchronie de floraison (Moeller 2004). De plus, des contraintes environnementales peuvent être défavorables à la floraison à certaines périodes de l'année et induire la synchronie de floraison des espèces à une période favorable (Dante et al. 2013). Les perturbations récurrentes et périodiques font partie de ces contraintes environnementales qui pourraient contraindre la période de floraison des espèces au sein d'une communauté. Bien que de telles perturbations aient lieu fréquemment dans de nombreux systèmes, leur influence sur la phénologie de floraison reste peu documentée à ce jour. De plus, la dynamique successionnelle de la stratégie de reproduction a souvent été étudiée en se focalisant sur des traits relatifs à la durée totale de reproduction et moins précisément sur la période de floraison (Navas et al. 2010; Sonnier et al. 2010). L'influence d'une perturbation récurrente sur les changements de stratégie de floraison reste donc méconnue. L'étude de la phénologie de floraison peut aussi permettre de mieux comprendre les liens entre la reproduction et la stratégie d'acquisition des ressources (Grime 1977; Craine et al. 2012), entre la stratégie reproductive et les liens phylogénétiques entre espèces (Davies et al. 2012) ou entre la période de floraison et d'autres traits floraux tels que la couleur des fleurs (McEwen & Vamosi 2010; Hensel & Sargent 2012). Ces traits floraux sont aussi intéressants car plus une communauté présente de longues périodes d'interruption de floraison par les espèces natives, plus elle est susceptible d'être envahie par des espèces exotiques invasives (Godoy et al. 2009; Wolkovich & Cleland 2011). Enfin, ces traits de floraison sont aussi liés à la notion de réservoir de biodiversité liée aux pollinisateurs (LeViol et al. 2008; McEwen & Vamosi 2010) et à l'agrément paysager fourni par la végétation (Akbar et al. 2003). L'étude de ces traits floraux permettrait donc de résoudre à la fois des questions sur l'importance de la fonction de reproduction dans la structuration des communautés végétales au cours du temps et des problématiques de gestion de ces milieux, liées aux services rendus par les communautés.

### *Approche phylogénétique*

La diversité phylogénétique des communautés (i.e., la distribution des relations de parenté évolutives des espèces coexistant localement) a longtemps été utilisée comme substitut de la diversité phénotypique dans le but de détecter des processus écologiques façonnant les ensembles d'espèces à l'échelle locale (Tofts & Silvertown 2000; Webb et al. 2002). Cependant, la capacité de détection de ces processus écologiques à travers l'étude de la structure phylogénétique des communautés dépend fortement de la conservation des traits au sein de la phylogénie (Kraft et al. 2007). De plus, des études récentes ont mis en évidence le fait que la diversité phylogénétique des communautés reflète des processus agissant à des échelles temporelles et spatiales bien plus larges que les processus écologiques qui déterminent la structure des communautés à une échelle locale (Kraft & Ackerly 2010; Mouquet et al. 2012; Gerhold et al. 2015). La structure phylogénétique des communautés procure donc des informations complémentaires à l'étude des traits fonctionnels et devrait permettre de mieux comprendre les processus évolutifs et biogéographiques qui influent sur l'assemblage des communautés au cours de la succession écologique (Letcher 2010) et en réponse à des perturbations au sein des communautés (Dinnage 2009) à long terme.

### **I.5. Les talus associés aux infrastructures de transport terrestre**

À ce jour, le réseau de transports terrestres français est constitué de plus d'un million de kilomètres de routes et d'environ 29 000 km de voies ferrées (MEDDTL, 2012). Ces infrastructures de transport et les dépendances vertes (surfaces végétalisées) associées occupent une surface importante du territoire français et ce type d'occupation des sols présente la plus forte progression relative à l'échelle de la France métropolitaine (+ 19 % de 2000 à 2006 d'après la base de données CLC-Changes<sub>2000-2006</sub>; EEA, 2007). Les talus, qui sont des surfaces inclinées étendues de part et d'autre des voies sur lesquelles une dynamique de la végétation se met en place, représentent une part importante de ces dépendances.



La végétation de ces talus rend des services importants : rétention d'eau, protection des sols contre l'érosion (Andrés & Jorba 2000; Bochet et al. 2010), agrément paysager (Wolf 2003; Akbar et al. 2003) et réservoir de biodiversité (Tikka et al. 2000; LeViol et al. 2008). Lorsque cette végétation est arborée, elle peut même contribuer à limiter la pollution atmosphérique (Nowak 2006; Steffens et al. 2012). La sécurité routière (à travers la diminution du risque de recouvrement des voies par l'eau ou la terre), la qualité environnementale (à travers la diversité végétale et les habitats qu'elle fournit pour la faune associée ainsi que l'assainissement de l'eau permis par la végétation) et l'agrément paysager dépendent donc grandement de la réussite de la végétalisation de ces talus. Ainsi, la plupart des travaux d'aménagement de ces dépendances vertes associent un ensemencement avec un enrichissement de la terre apportée pour favoriser la germination des graines semées et la colonisation naturelle par des propagules issus de la végétation environnante. La dynamique successionnelle au sein des talus est donc en partie assistée en début de succession dans le but de garantir le rendu de certains services dès la livraison de l'infrastructure de transport et le début de son utilisation. Cette assistance via l'ensemencement d'un nombre limité d'espèces lors de la mise en place des talus pourrait cependant influencer sur la dynamique de la végétation future, à travers des effets de priorité (Vandewalle et al. 2013; Roscher et al. 2014).

Les processus qui influent sur la végétation des talus en contexte méditerranéen ont souvent été étudiés indépendamment de la dynamique successionnelle (Bochet et al. 2007; Valladares et al. 2008; de la Riva et al. 2011). Cependant, les services rendus par la végétation dépendent étroitement de cette dynamique (Ehrlich & Mooney 1983). De plus, la compréhension des processus écologiques à l'origine de la dynamique de la végétation sur les talus est importante car la réussite de la végétalisation de ces surfaces nécessite de bien connaître les mécanismes de la succession écologique (Walker et al. 2007).

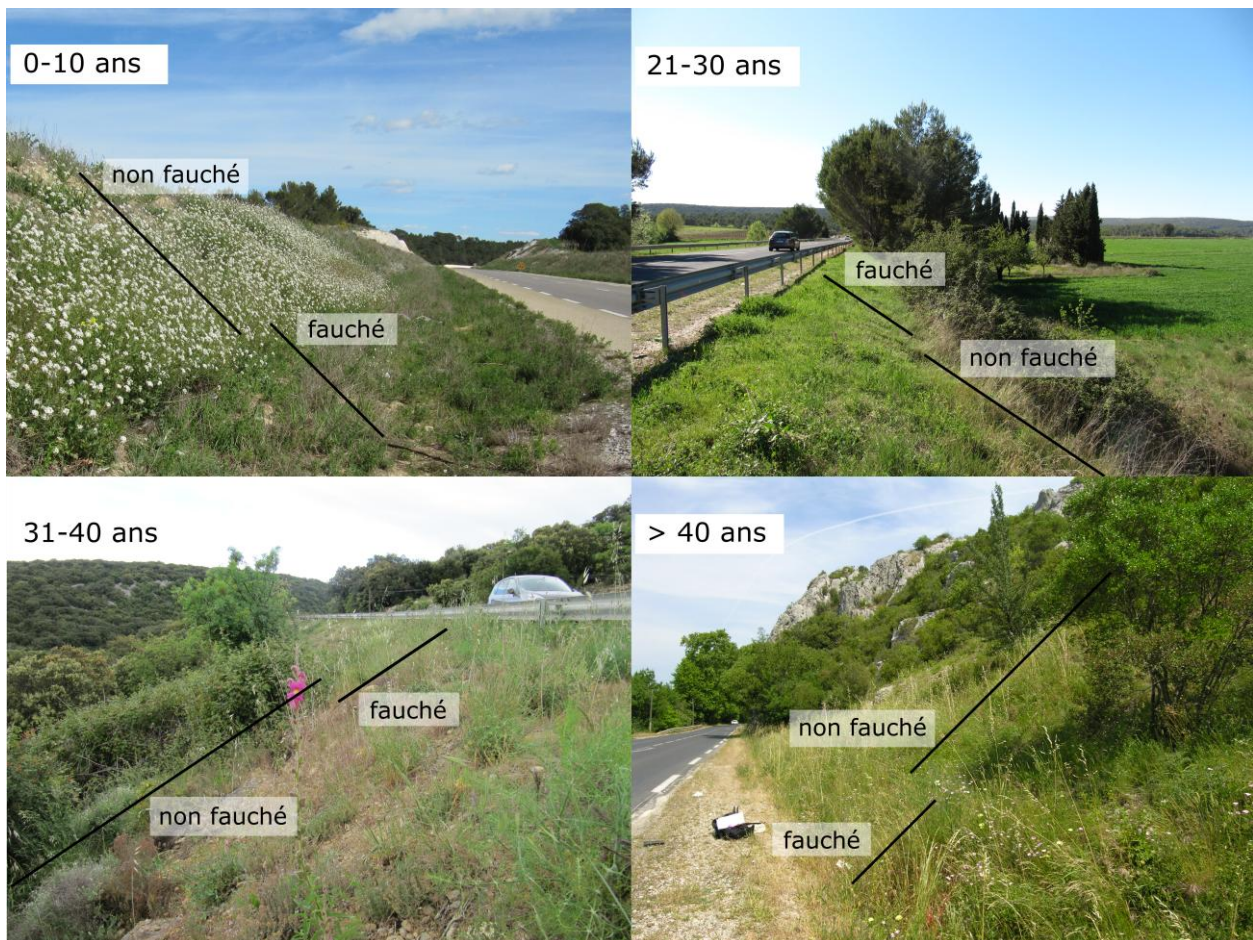
Pour assurer une bonne visibilité aux conducteurs et afin d'éviter l'envahissement de la route par la végétation, les talus des routes départementales subissent des fauchages réguliers, d'intensité et de fréquences différentes selon la distance au bord de la route. Les routes

départementales (RD) et les dépendances associées sont généralement gérées de façon homogène au niveau de chaque département. Ainsi, depuis janvier 2012, les talus des RD de l'Hérault subissent un nouveau type de gestion : le fauchage raisonné (MEEDDM, 2009). Le type de gestion de la route et des dépendances associées sont des déterminants importants de la composition de la végétation des talus (Parr & Way 1988; Truscott et al. 2005). Le fauchage raisonné a pour objectifs de préserver une bonne visibilité de la route aux conducteurs, tout en garantissant les services rendus par la végétation mais en appliquant une gestion la plus économique et qui respecte au mieux l'écologie de la végétation et de la faune associée. Ainsi, les talus sont fauchés uniquement partiellement et de façon moins fréquente qu'auparavant, à la période la moins critique pour la végétation et la faune associée. Les différences de régime de fauche rencontrées dans chaque talus sont donc susceptibles de créer une hétérogénéité au niveau de la végétation en fonction de la distance au bord de la route.

L'influence d'une perturbation récurrente sur les changements floristiques qui ont lieu au cours de la succession écologique est restée peu étudiée jusqu'à présent (Denslow 1980; Belsky 1992). Étant donné que l'historique d'aménagement et de gestion des talus de RD est particulièrement bien renseigné, on a une connaissance assez précise de l'âge des communautés végétales des talus et du régime de fauche qu'elles subissent. Ainsi, les communautés végétales de talus routiers représentent un modèle particulièrement adapté pour étudier l'influence d'une perturbation récurrente sur la trajectoire successione de la végétation. Finalement, les talus routiers des RD fournissent un plan quasi-expérimental *in situ* qui peut être utilisé pour étudier l'influence d'un fauchage régulier sur les différentes facettes de la diversité des communautés au cours du temps (LeViol et al. 2008; Simoes et al. 2013, **FIGURE 1**). Dans ce contexte, la succession et la fauche peuvent être considérées comme deux facteurs environnementaux croisés. Il apparaît donc pertinent de mesurer les variations entre espèces et la variabilité intraspécifique des stratégies écologiques des communautés végétales, pour mieux caractériser les mécanismes écologiques affectant la dynamique de la végétation (Albert et al. 2011) le long de la succession et en réponse à la fauche. L'étude des processus façonnant la trajectoire successione dans ces

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

milieux anthropisés apparaît d'autant plus intéressante en région méditerranéenne, où de fortes contraintes climatiques s'exercent sur la végétation, en plus des contraintes liées aux activités humaines. Dans ce contexte climatique et anthropique contraignant, une compréhension précise des mécanismes qui sous-tendent la dynamique successionale apparaît en effet nécessaire pour mieux évaluer les mesures de gestion à mettre en œuvre pour garantir le succès de la végétalisation. Ces talus constituent des habitats particuliers (de par leurs caractéristiques en termes de gestion, apports issus du trafic automobile, luminosité, régime hydrique...) et pourraient servir de zones refuges (Meunier et al. 1999) au sein des paysages et ainsi participer à la réalisation d'une trame verte (Spellerberg 1998; Viles & Rosier 2001).



**Figure 1. Exemples de végétation sur des talus routiers d'âges différents, comprenant une zone fauchée et une zone non fauchée et situés en région méditerranéenne française.**

### **I.6. Objectifs scientifiques:**

Les réseaux linéaires s'inscrivent dans la stratégie nationale pour la biodiversité, sous la thématique « infrastructures de transports terrestres », dont l'objectif est une meilleure prise en compte de la biodiversité dans la conception, l'évaluation environnementale, la construction, l'entretien et l'exploitation des aménagements présents ou à venir. Il devient donc nécessaire de pouvoir caractériser les profils de végétation rencontrés sur ces talus ainsi que leur dynamique temporelle et les processus qui influent sur cette dynamique.

L'objectif principal de mon étude est donc de caractériser la dynamique successionale initiée par la mise en place d'un talus routier en région méditerranéenne et de déterminer les processus écologiques et les facteurs environnementaux influençant cette dynamique, en se focalisant plus particulièrement sur l'influence de la fauche récurrente (**FIGURE 2**).

Plus précisément, nous chercherons à :

- décrire la dynamique de la végétation au cours de la succession, au travers des variations de composition taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés ;
- évaluer l'influence combinée de la fauche récurrente sur la dynamique de la végétation le long de la succession ;
- déterminer les processus écologiques à l'origine des changements de végétation qui ont lieu au cours de la succession ou sous l'influence de la fauche.

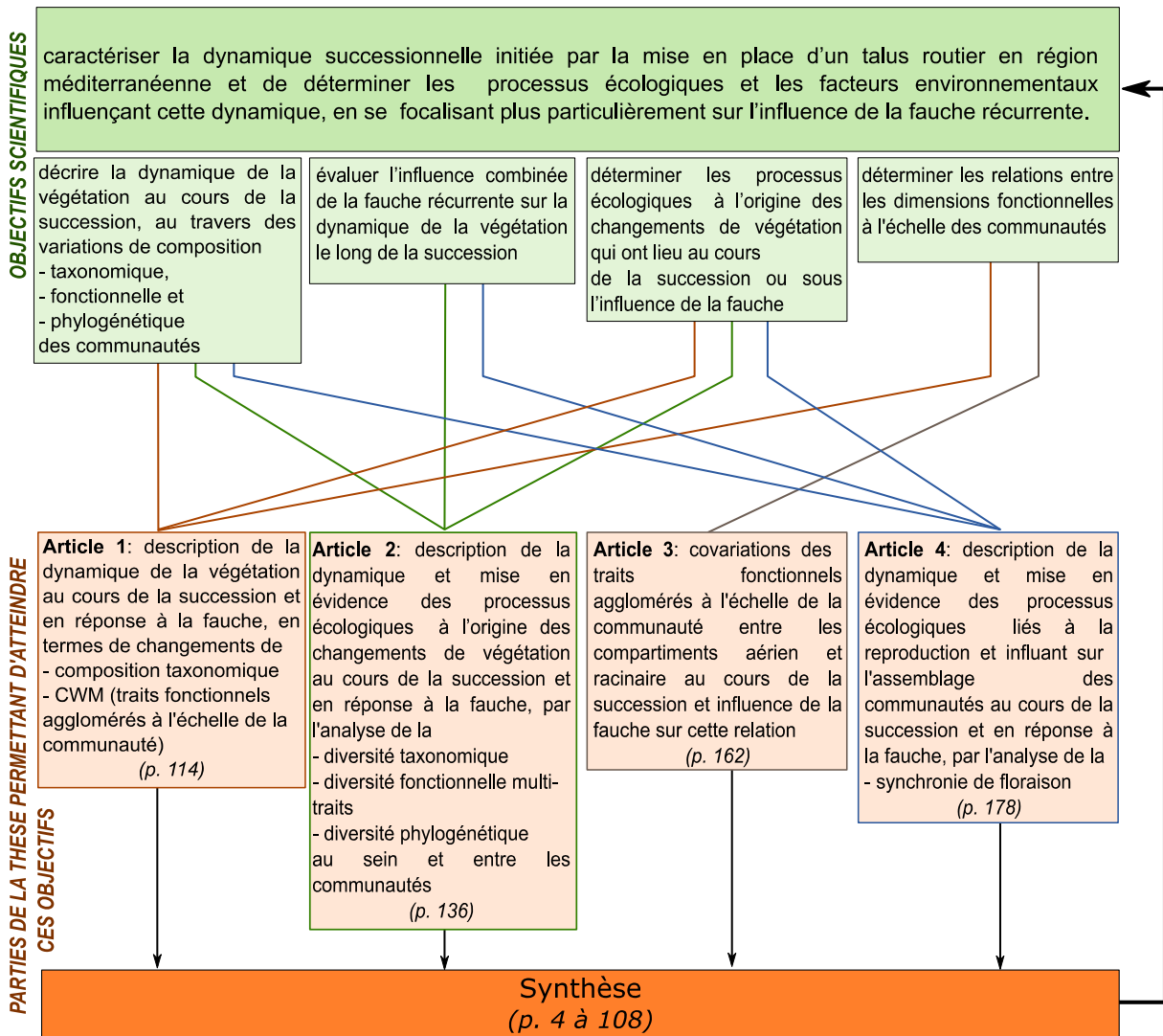


Figure 2. Organisation des différents volets de la thèse pour atteindre les objectifs scientifiques.

## **II. Matériel et méthodes**

Cette section présente tout d'abord les critères de sélection des talus étudiés ici ainsi que les méthodes d'échantillonnage de la végétation et de l'environnement abiotique utilisées. Les principales analyses réalisées à partir des observations de terrain sont finalement décrites. Le détail de la plupart des analyses peut être retrouvé dans les sections correspondantes des [ARTICLES 1 à 4](#).

### **II.1. Sélection des talus**

Nous avons sélectionné 25 talus dans sur une zone de 444km<sup>2</sup> dans un rayon de 35km au Nord-Est de Montpellier (43° 36' 43" Nord, 3° 52' 38" Est), dans le département de l'Hérault, France (**FIGURE 3**).

Le climat dans cette zone est méditerranéen subhumide avec des étés chauds et secs, des automnes doux et pluvieux et des évènements de gel en hiver. Le régime de précipitations est hétérogène (moyenne de 600mm/an sur le siècle dernier, avec une forte variabilité interannuelle dans la quantité et la période de pluie) mais la plus grande partie des précipitations a lieu en automne (Daget 1977). Cette zone a montré un développement urbain continu et présente ainsi des routes d'âge variable. De plus, le fauchage raisonné est appliqué sur l'ensemble du département depuis 2012 et les pratiques de gestion appliquées par les services techniques du département avant cette date ont toujours été homogènes sur l'ensemble de la zone.

Ainsi, chaque talus sélectionné comportait nécessairement une bande de 1,5 à 3 mètres de large adjacente à la route qui était fauchée chaque année entre la fin de l'automne et le début de l'hiver, avec un broyeur à axe horizontal monté sur bras mécanique. Cette fauche « tardive » réduit chaque année la végétation à une hauteur de 8-10 centimètres. La limite entre parties fauchée et non fauchée dans chaque talus a été marquée à l'aide d'une bombe de peinture permanente fluorescente à la fin de la période de fauche précédant l'échantillonnage. Nous



avons ensuite délimité une placette de 16 mètres de long et de 4 mètres de large par talus, incluant deux sous-placettes : fauchée et non fauchée (FIGURE 4 C).

La sélection des talus était aussi basée sur cinq critères :

- 1) longueur de 16 mètres minimum,
- 2) largeur de 4 mètres minimum,
- 3) inclinaison de 30 à 45°,
- 4) substrat terreux (i.e., pentes rocheuses ou caillouteuses exclues) et
- 5) présence de végétation naturelle (i.e. garrigues à chêne kermès (*Quercus coccifera*) et forêts de chêne vert (*Quercus ilex*) ou pin d'Alep (*Pinus halepensis*)) et de terres cultivées dans un rayon de 1km.

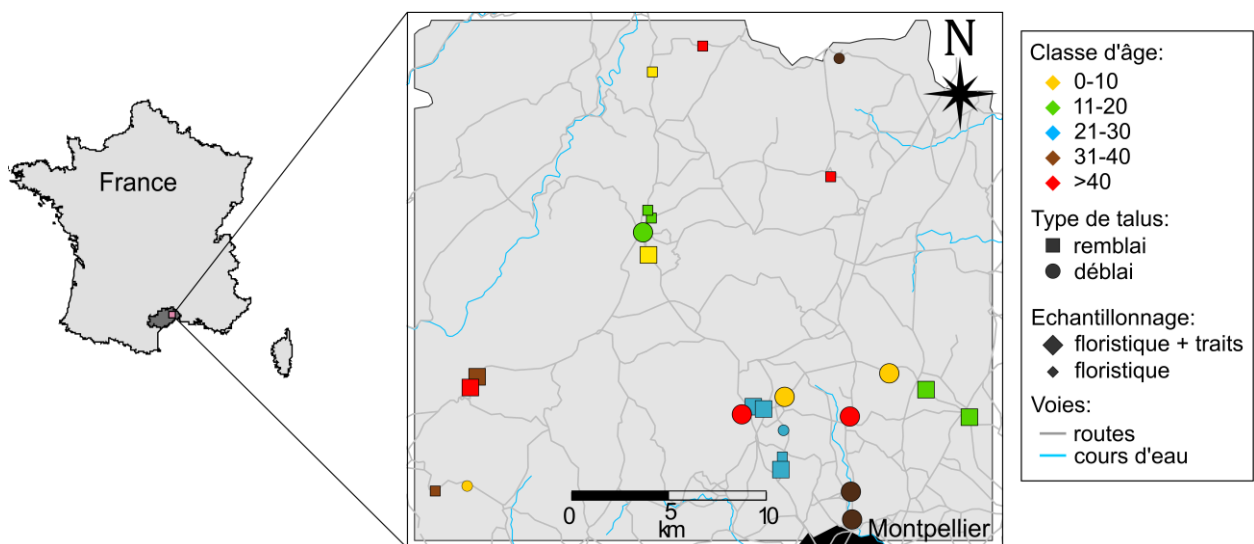
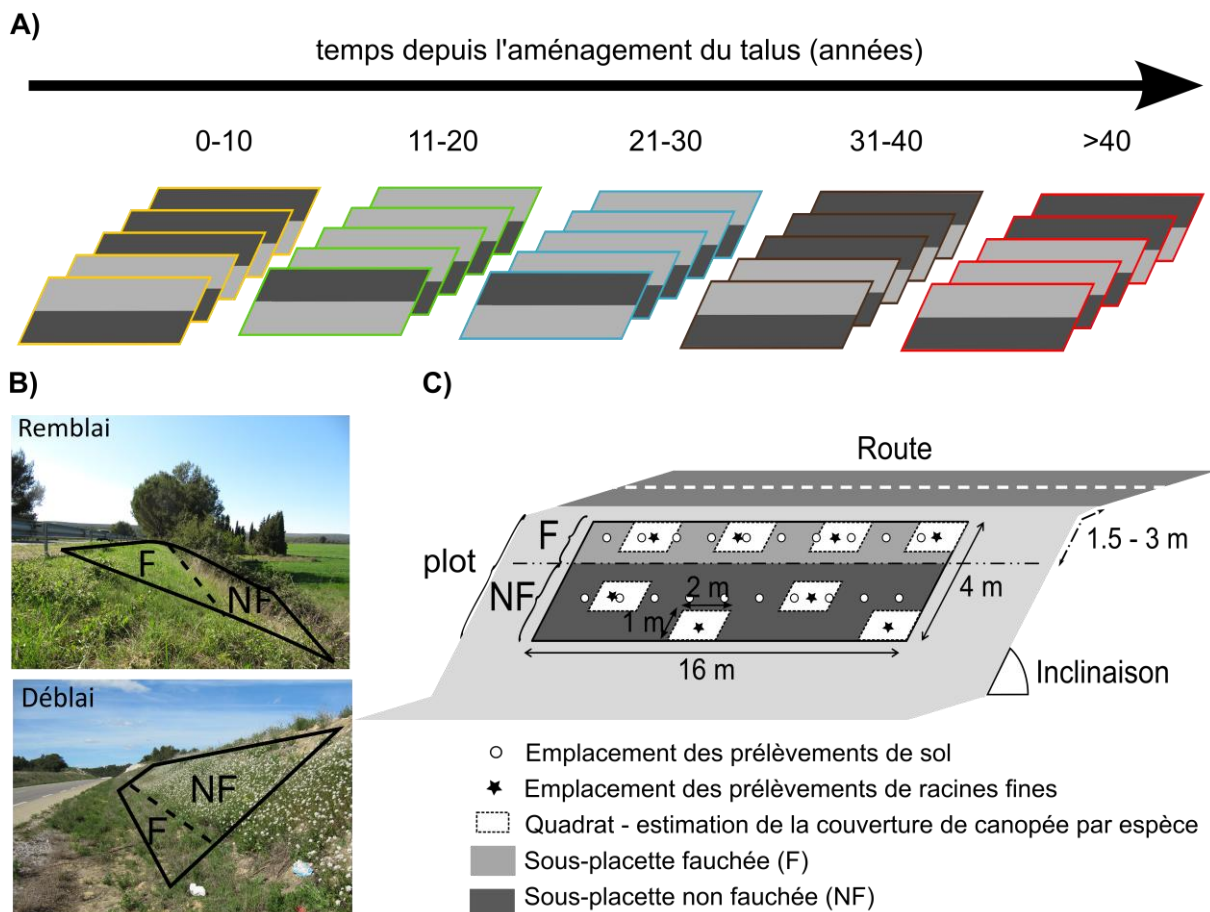


Figure 3. Localisation des sites d'étude (Hérault, France).

## II.2. Plan d'échantillonnage général et constitution de la chronoséquence

Le temps écoulé depuis les travaux de construction de la route et l'aménagement des dépendances vertes a été estimé (à  $\pm 2$  ans pour tous les talus âgés de moins de 40 ans) en se basant sur des séries chronologiques de photos aériennes anciennes et d'images satellites (disponibles sur [geoportail.gouv.fr](http://geoportail.gouv.fr) et GoogleEarth) et à partir de données renseignées par les services de gestion de la route (Services techniques du département de l'Hérault). Les talus sont

systématiquement hydro-ensemencés (pulvérisation d'un mélange de graines, d'eau et d'engrais) lors des travaux d'aménagement des dépendances vertes pour initier la végétalisation. Cependant, les informations précises concernant le mélange de graines utilisées n'étaient disponibles que pour trois des 25 talus échantillonnés. Nous avons construit une chronoséquence de talus âgés en 2014 de 5 à plus de 69 ans, répartis équitablement dans cinq classes d'âge (0-10, 11-20, 21-30, 31-40 et plus de 40 ans). Chaque classe d'âge incluait à la fois des talus de remblai et de déblai (**FIGURE 4 B**). La distribution spatiale des talus en fonction de leur âge était aussi homogène que possible afin de limiter l'auto-corrélation spatiale au sein et entre classes d'âge (**FIGURE 3**).



**Figure 4. Schéma du protocole d'échantillonnage des talus.** **A)** Cinq talus sont échantillonnés au sein de chaque classe d'âge. **B)** Chaque talus comporte une partie fauchée (F) et une partie non fauchée (NF), repérées et marquées après la fauche hivernale de 2013. La partie fauchée est située près de la route, en bas de pente pour les talus de déblai et en haut de pente pour les talus de remblai. **C)** Au sein de chaque talus, une placette de 16×4 m est délimitée et la couverture de canopée est estimée par espèce dans quatre quadrats de 2 × 1 m dans chacune des sous-placettes. La position alternée des quadrats dans la partie non fauchée vise à améliorer la détection des différentes espèces dans cette partie qui présente une hétérogénéité spatiale plus forte. Les espèces présentes uniquement en dehors des quadrats pour chaque sous-placette du talus sont aussi recensées.



On notera que la distribution spatiale des travaux de mise en place ou réfection de talus a uniquement été contrôlée par les services départementaux, en fonction des nécessités d'ouverture ou de réfection de voies –et non pas en fonction du protocole d'étude mis en place ici. Malgré nos efforts d'homogénéisation de la répartition spatiale des talus entre et au sein des classes d'âge, ces contraintes, liées au système d'étude, ont causé un regroupement spatial plus restreint des sites de la classe d'âge 21-30 ans. En effet, très peu de travaux autres que la création de la D986 (route de Ganges) ont eu lieu dans la zone d'étude lors de cette décennie. Ce biais de répartition spatiale est susceptible d'induire des ressemblances plus fortes de la végétation entre les talus de cette classe d'âge.

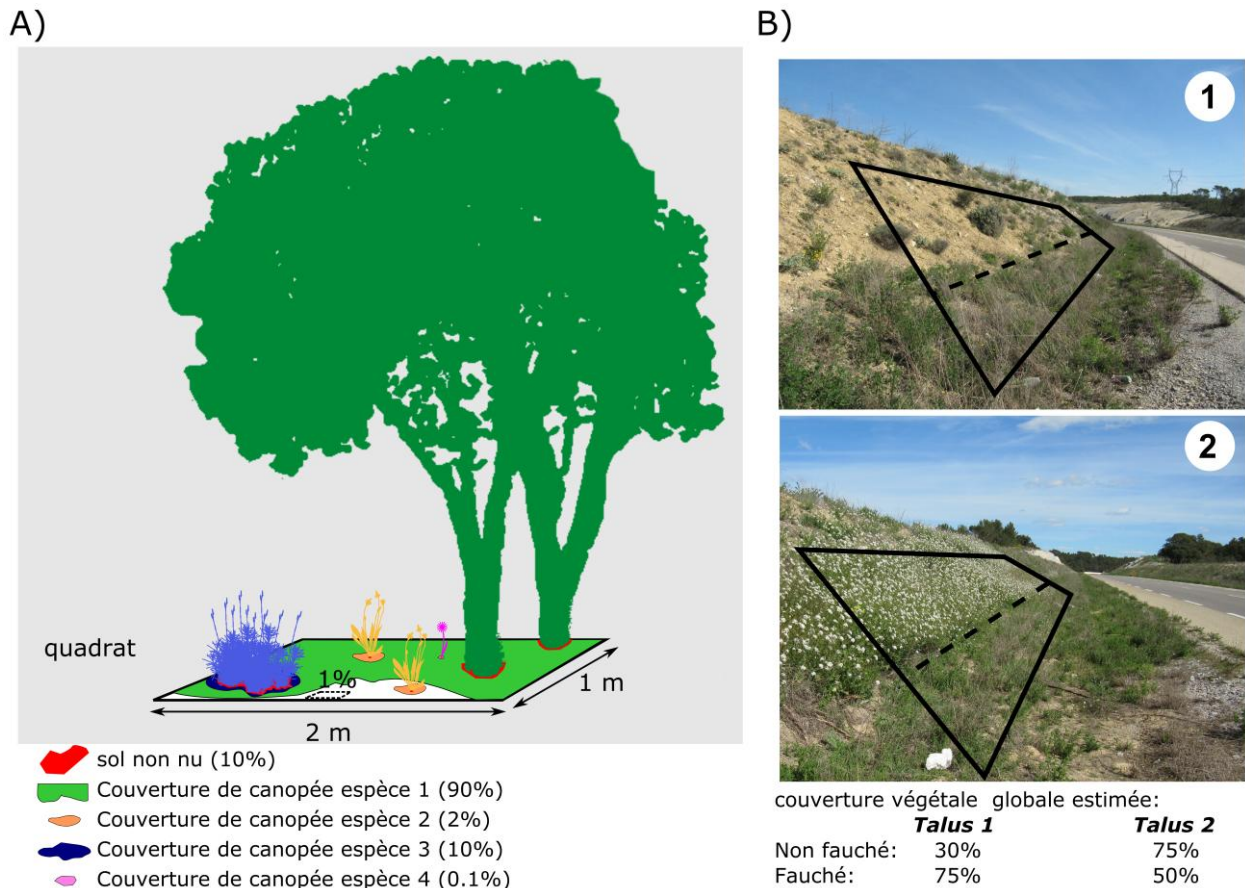
### **II.3. Environnement abiotique**

Dans le but d'évaluer l'influence des conditions abiotiques non contrôlées dans la sélection des sites mais connues pour leur influence sur la végétation des talus (Bochet & Garcia-Fayos 2004), nous avons mesuré sur le terrain différentes caractéristiques topographiques : la largeur et la longueur totales, l'inclinaison, l'orientation ainsi que le type de talus. Les dimensions ont été mesurées à l'aide d'un triple décimètre (à 50 cm près) tandis que l'inclinaison et l'orientation de la pente du talus ont été mesurées à l'aide d'un clinomètre-boussole Suunto Tandem haute précision (au degré près). L'angle de rotation par rapport au Nord a ensuite été converti en quatre catégories ( $45^\circ < \text{Est} < 135^\circ$ ;  $135^\circ \leq \text{Sud} < 225^\circ$ ;  $225^\circ \leq \text{Ouest} < 315^\circ$  et  $315^\circ \geq \text{Nord} < 45^\circ$ ). Le type de talus (remblai vs. déblai) a été renseigné en se basant sur la position de la partie non fauchée par rapport au bas de la pente (**FIGURE 4 B**).

De plus, quatre échantillons de sol (15 cm de profondeur) ont été collectés dans chaque sous-placette (fauché / non fauché, **FIGURE 4 C**) dans 24 des 25 talus échantillonnés. Les quatre échantillons ont été réunis pour former un échantillon composite par sous-placette, sur lequel la texture du sol (% de sables, limons et argiles) ainsi que plusieurs caractéristiques chimiques (matière organique, C/N et pH) ont été déterminées afin d'évaluer les variations pédologiques entre classes d'âge et régimes de fauche.

## **II.4. Relevés floristiques**

La composition de la végétation a été décrite sur l'ensemble des 25 talus sur la base de relevés réalisés entre avril 2014 et mai 2014. Cette période correspond au pic de production de biomasse et de période reproductive dans la région (Navas et al. 2010), elle est donc optimale pour étudier les changements liés à la stratégie d'utilisation des ressources et à la stratégie reproductive au sein des communautés. Dans chaque talus, les relevés ont été réalisés au sein des placettes délimitées lors de la première visite (16m × 4m incluant une sous-placette fauchée et une sous-placette non fauchée). Au sein de chaque sous-placette, 4 quadrats étaient placés régulièrement (**FIGURE 4 C**) et nous avons estimé visuellement la couverture de canopée (projection verticale des parties aériennes de la plante par rapport à la surface de sol) de chacune des espèces présentes au sein des 200 quadrats au total. Nous avons estimé la couverture de canopée au pourcent près pour toutes les espèces au-dessus de 1% et nous avons attribué une couverture de canopée de 0,1% aux plus petites espèces les plus rares (**FIGURE 5 A**). La couverture de canopée cumulée pour toutes les espèces présentes par quadrat peut être utilisée pour apprécier la stratification verticale de la végétation (> 100% ⇔ superposition de plusieurs strates végétales). La couverture de canopée par espèce a ensuite été divisée par la somme totale des couvertures de canopée au sein du quadrat afin d'obtenir une couverture relative totale de 100% dans chaque quadrat. De plus, les espèces non capturées dans les quadrats ont aussi été recensées dans chaque sous-placette (**FIGURE 4 C**). Les mêmes observateurs ont été conservés autant que possible tout au long de la période de relevés afin de minimiser les biais d'estimation entre relevés (Kercher et al. 2003; Vittoz & Guisan 2007). Lors de ces relevés, nous avons aussi évalué la couverture végétale globale observable à 5 mètres de distance (**FIGURE 5B**) et la quantité de sol nu observable à 50 cm au-dessus du sol (**FIGURE 5A**).



**Figure 5. Couverture de canopée et sol nu au sein des quadrats (A) et couverture végétale globale à l'échelle de la sous-placette (B).** Dans l'exemple théorique en A, la couverture de canopée cumulée dépasse 100% ( $90 + 2 + 10 + 0.1 = 102.1$ ) grâce à la présence de deux strates de végétation. On a cependant beaucoup de sol nu ( $100 - 10 = 90\%$ ), notamment car l'espèce 1 occupe peu de surface au sol par rapport à sa couverture de canopée, contrairement à l'espèce 3, très couvrante au sol par rapport à sa couverture de canopée. Dans les exemples en B (talus d'âge égal, situés sur la même route et ayant subi le même traitement initial), la couverture végétale globale est estimée à 5 mètres de distance perpendiculairement à la pente (photographies réalisées sous un autre angle pour des raisons de sécurité lors des prises de vue). Cette couverture globale correspond à ce que les usagers de la route peuvent observer depuis les voies pour les talus de déblai, ou à ce qu'on observe depuis un chemin en contrebas d'un talus de remblai.

## II.5. Echantillonnage des traits

L'échantillonnage des feuilles et racines nécessite d'être réalisé sur une courte période afin de limiter l'influence des variations phénologiques sur les caractéristiques foliaires et racinaires. Par conséquent, l'échantillonnage et les analyses concernant l'ensemble des traits fonctionnels ont été réalisés sur 15 talus (3 par classe d'âge, représentés par des symboles plus larges sur la **FIGURE 3**) sur les 25 initialement retenus pour les analyses de composition taxonomique. L'échantillonnage des traits foliaires et de phénologie de floraison a été réalisé

espèce par espèce, selon un protocole permettant de quantifier la variabilité intraspécifique des traits entre sous-placettes, liée à l'âge des talus, au régime de fauche subi et à toute autre variation environnementale entre talus. Les traits foliaires ont été mesurés à l'échelle de l'individu tandis que les traits de phénologie de floraison ont été mesurés à l'échelle de la population (ensemble des individus d'une espèce) par sous-placette. L'échantillonnage des traits racinaires a été réalisé au niveau de la communauté (ensemble d'individus d'espèces différentes) par sous-placette et intègre donc directement, sans pouvoir la quantifier, la variabilité intraspécifique liée à tout changement de conditions environnementales entre sous-placettes.

### *Traits foliaires*

Pour la mesure des traits foliaires, nous avons sélectionné 81 espèces dont la couverture relative moyenne par sous-placette (moyenne des couvertures relatives de l'espèce dans les quadrats inclus dans la sous-placette) était supérieure ou égale à 2% dans une ou plusieurs sous-placettes. Ces 81 espèces représentaient en moyenne 80% de la couverture relative des quadrats inclus dans les sous-placettes où elles ont été mesurées. Au sein de chaque sous-placette, durant le mois d'avril 2014, nous avons prélevé au moins deux feuilles par individu sur 5 à 10 individus par espèce sélectionnée.

Nous avons mesuré deux traits foliaires représentant la stratégie d'utilisation des ressources au niveau aérien :

- 1) la surface spécifique foliaire (SLA, en  $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$ ) : la surface d'une face foliaire divisée par la masse foliaire après séchage à l'étuve.
- 2) Le contenu en matière sèche foliaire (LDMC, en  $\text{mg.g}^{-1}$ ) : la masse foliaire après séchage à l'étuve divisée par la masse foliaire fraîche saturée en eau.

Les conditions d'échantillonnage sur le terrain et la mesure des traits au laboratoire ont suivi le protocole standardisé proposé par Cornelissen et al. (2003). La surface foliaire a été mesurée à l'aide du logiciel ImageJ v 1.48, suite à une numérisation au scanner haute résolution (1200 dpi) avec calibration de la taille d'un pixel. Les plus petites feuilles ont été regroupées par individu

pour leur mesure de surface et pesées ensemble, afin de satisfaire la résolution de la balance (0,0001g).

Nous avons ainsi prélevé des feuilles et mesuré la SLA et le LDMC sur 1745 individus appartenant aux 81 espèces sélectionnées. Nous avons moyenné les valeurs de trait foliaire par espèce et par sous-placette (*trait<sub>spec</sub>*), ce qui a généré 188 valeurs distinctes de SLA et LDMC dans les différentes sous-placettes où les espèces ont été mesurées. Nous avons aussi calculé la moyenne des valeurs de traits par combinaison de classe d'âge et de régime de fauche pour chaque espèce (165 valeurs moyennes de traits foliaires contextuelles, *trait<sub>contexte</sub>*), ainsi que les moyennes de valeur de traits par espèce tous contextes confondus (*trait<sub>fixe</sub>*).

### *Traits de phénologie de floraison*

Nous avons suivi le statut floral de l'ensemble des espèces angiospermes présentes au sein des 15 talus retenus pour la mesure des traits fonctionnels de mars 2014 à la fin du mois de février 2015. Chaque talus a été visité 23 fois au cours de l'année, avec des relevés phénologiques réalisés chaque semaine de mars à mi-avril 2014 (période de début de suivi, sans aucune autre contrainte de terrain), toutes les deux semaines de mi-avril à début octobre 2014 (période printanière lors de laquelle les relevés floristiques et l'échantillonnage des feuilles ont contraint le temps disponible pour le suivi de floraison chaque semaine puis période estivale très contraignante pour les plantes et moins favorable à la floraison) puis toutes les trois semaines ou chaque mois de novembre 2014 à février 2015 (période automnale et hivernale beaucoup moins favorable à la floraison, nécessitant donc un suivi moins fréquent). Nous avons ainsi réalisé 345 visites de suivi, tous talus et toutes semaines confondus. Le statut floral des espèces angiospermes a été déterminé à l'échelle de la population pour chaque espèce dans chaque sous-placette fauchée et non fauchée de chaque talus. Une espèce était considérée comme fleurie lorsqu'au moins un individu dans la sous-placette présentait au moins une corolle ouverte avec au moins une anthère restant dans la fleur (Pleasant 1980). Lorsqu'une espèce était observée en fleur durant deux visites consécutives, nous avons considéré qu'elle était

fleurie durant tout le temps compris entre les deux visites. Quand une espèce n'était pas observée en fleur lors d'une visite mais était observée en fleur durant la visite précédente et la suivante, et que ces trois visites consécutives avaient lieu en moins de trois semaines, alors nous avons considéré que l'espèce fleurissait toutes les semaines durant cette période. A l'inverse, les pauses d'un mois ou plus dans la période de floraison ont été préservées dans les données. Ainsi, les données de terrain reflètent la phénologie de floraison détaillée des espèces par sous-placette tout au long de l'année, incluant les discontinuités au cours de l'année. Pour les espèces présentant plusieurs périodes de floraison durant l'année au sein d'une même sous-placette, la période de floraison continue la plus longue a été considérée comme leur principale période de reproduction. Des observations de terrain ont en effet montré que ces périodes plus longues comportaient le plus grand nombre d'unités fleuries (nombre d'individus en fleur ou nombre de fleurs par individu), tandis que les périodes plus courtes pouvaient être considérées comme marginales. Nous avons alors déterminé, pour chaque sous-placette, la date de début de floraison (OFD, numéro de semaine calendaire) et la date de fin de floraison (EFD, numéro de semaine), sur la base de la période de floraison continue la plus longue pour les espèces présentant plusieurs périodes de floraison dans l'année et sur la base de la seule période de floraison observée pour les autres. Par ailleurs, la durée de floraison (en semaines) a été calculée comme le nombre de semaines total où une espèce a été observée en fleur au sein d'une sous-placette, en incluant tous les évènements de floraison éventuellement existant en dehors de la période principale de floraison. Ce trait représente donc la capacité globale d'une espèce à fleurir tout au long de l'année, en réponse aux conditions environnementales temporairement favorables, tandis que les dates de début et fin renseignent sur sa période de floraison principale.

La phénologie de floraison a été observée à l'échelle de la sous-placette, pour toutes les espèces angiospermes présentes au sein de chaque sous-placette. Pour chaque trait phénologique, en considérant uniquement les 81 espèces sélectionnées pour la mesure de traits foliaires, 550 valeurs distinctes ont ainsi été obtenues (*trait<sub>spec</sub>*). Ces mesures permettent de

caractériser la variabilité intraspécifique entre populations, éventuellement liée à la succession et à la fauche, et d'évaluer l'influence de toute variable environnementale locale qui pourrait affecter la phénologie de floraison entre sous-placettes, ce qui inclut les interactions avec les autres plantes.

Nous avons aussi calculé la moyenne des valeurs de traits par combinaison de classe d'âge et de régime de fauche pour chaque espèce (*trait<sub>contexte</sub>*), ainsi que les moyennes de valeur de traits par espèce tous contextes confondus (*trait<sub>fixe</sub>*).

### *Traits racinaires<sup>2</sup>*

Les traits des racines fines ont été mesurés à partir de carottes de sol comprenant un mélange de racines d'espèces différentes présentes dans chaque quadrat. Dans chaque sous-placette, dix carottes de sol (3 cm de large × 10 cm de profondeur) ont été prélevées à espacement régulier le long des 16 mètres (**FIGURE 4 C**) et regroupées pour former un échantillon de sol composite à l'échelle de la sous-placette. Les racines fines ont ensuite été extraites, conservées puis mesurées selon le protocole décrit dans l'[ARTICLE 3](#) pour finalement calculer deux traits, analogues des traits foliaires présentés précédemment et représentant la stratégie d'utilisation des ressources au niveau racinaire:

- 1) la longueur spécifique racinaire (SRL, en  $m.g^{-1}$ ): la longueur racinaire totale de l'échantillon de racines de moins de 2mm de diamètre divisée par la masse sèche totale de ces racines fines après séchage à l'étuve.
- 2) Le contenu en matière sèche racinaire (RDMC, en  $mg.g^{-1}$ ): la masse sèche totale de l'échantillon de racines fines après séchage à l'étuve divisée par la masse fraîche totale de l'échantillon de racines saturées en solution éthanol:eau (50:50).

---

<sup>2</sup> L'échantillonnage et la mesure des traits racinaires ont été réalisés par Amandine Erktan dans le cadre de son postdoc au sein du projet TAFER. Ils sont présentés ici dans le cadre d'une étude collaborative sur le couplage entre compartiments souterrain et aérien concernant la stratégie d'utilisation des ressources.



Sur l'ensemble des 15 talus retenus pour la mesure des traits fonctionnels, un total de 30 échantillons composites a ainsi été échantillonné et mesuré directement à l'échelle de la communauté ( $COM_{\text{trait}}$ ).

## **II.6. Analyses statistiques**

Cette section présente les principales analyses conçues pour évaluer la signature des processus d'assemblage sur la composition observée des communautés. Ces analyses évaluent les variations à différentes échelles de mesure et prennent en compte les propriétés statistiques des observations. Ici, nous présentons tout d'abord les calculs et analyses unifiés (dont le détail peut être trouvé dans les sections matériels et méthodes des [ARTICLES 1 à 4](#)), puis des analyses complémentaires non présentées dans les articles.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel de statistiques R versions 3.1.0 et 3.2.1 (R Core Team 2014) enrichi avec les bibliothèques « *ade4* » (Dray & Dufour 2007), « *ape* » (Paradis et al. 2004), « *car* » (Fox & Weisberg 2011), « *circular* » (Lund et al. 2013), « *labdsv* » (Roberts 2016), « *lefse* » (Swenson 2014), « *lme4* » (Bates et al. 2015), « *lmmfit* » (Maj 2011), « *multcomp* » (Hothorn et al. 2008), « *nlme* » (Pinheiro et al. 2014), « *picante* » (Kembel et al. 2010), « *phytools* » (Revell 2012) et « *vegan* » (Oksanen et al. 2013).

### *Trait aggloméré au niveau de la communauté*

Notre étude s'intéresse aux changements qui ont lieu à l'échelle de la communauté au cours de la succession et en réponse à la fauche. Alors que les traits racinaires ont été directement prélevés et mesurés au niveau de la communauté (échantillons incluant directement des racines fines de différentes espèces), les traits foliaires et de phénologie de floraison ont été mesurés espèce par espèce et ont donc dû être agglomérés à l'échelle de la communauté. Nous avons ainsi considéré les moyennes pondérées des valeurs de traits au niveau de la communauté (« *community weighted mean* » ou CWM) à l'échelle du quadrat (120 quadrats) ou de la sous-placette (30 sous-placettes) en suivant la formule suivante:



$$CWM (Trait_{spec}) = \sum_{j=1}^S p_j Trait_{spec}$$

avec  $p_j$  la couverture spécifique relative de l'espèce  $j$  par rapport aux espèces avec des valeurs de traits renseignés dans le quadrat/sous-placette,  $Trait_{spec,j}$  sa valeur de trait spécifique dans la sous-placette et  $S$  le nombre d'espèces avec des valeurs de trait  $Trait_{spec}$  dans le quadrat/sous-placette. Les valeurs de traits spécifiques étaient intrinsèquement mesurées au niveau de la sous-placette. Cependant, lorsqu'une espèce parmi les 81 était présente mais n'avait pas de valeur de trait foliaire renseignée dans une sous-placette donné à cause de sa faible couverture (< 2%), les valeurs de traits foliaires mesurées pour cette espèce dans d'autres sous-placettes de la même combinaison de classe d'âge et de régime de fauche ( $trait_{contexte}$ ) étaient utilisées pour atteindre le seuil de représentativité de 70% (Garnier et al. 2001; Pakeman & Quested 2007; Májeková et al. 2016) de couverture spécifique dans le quadrat ou la sous-placette. Le complètement par les valeurs  $traits_{contexte}$  permettait d'atteindre jusqu'à 99% du couvert spécifique total avec des traits renseignés par quadrat/sous-placette (83% en moyenne, voir **APPENDIX S4** de l'[ARTICLE 1](#)). Dans le cadre de l'analyse comparative des variations de traits foliaires et racinaires, les échantillons de racines étaient susceptibles de contenir des racines fines d'espèces autres que les 81 espèces échantillonnées pour les traits foliaires. Dans un souci de cohérence, pour cette analyse uniquement, nous avons donc complété les données de valeurs de traits foliaires avec des valeurs de traits issues de la base de données LEDA (Kleyer et al. 2008) pour les espèces avec une couverture faible (<2%, voir la section "*Leaf trait measurements*" de l'[ARTICLE 3](#)).

#### *Indices de diversité*

Nous avons utilisé l'indice de Rao, qui permet de mesurer et comparer les facettes de diversité taxonomique, fonctionnelle et phylogénétique (Botta-Dukát 2005) :

$$Rao \alpha = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^{S-1} d_{ij} p_i p_j$$

avec  $d_{ij}$  une mesure de dissimilarité entre espèces  $i$  et  $j$ ,  $p_{i/j}$  leurs couvertures spécifiques relativement à  $S$ , le nombre d'espèces considérées dans le calcul.

La diversité taxonomique locale (alpha, Rao  $\alpha_{TD}$ ) a été calculée comme l'indice de Gini-Simpson en considérant l'ensemble des espèces présentes au sein de la communauté. Cet indice de diversité taxonomique alpha est équivalent à l'indice de Rao en considérant une distance  $d_{ij} = 1$  pour chaque paire d'espèces (Rao 1982). Ici,  $S$  représente l'ensemble des espèces présentes dans la communauté (incluant les espèces qui n'ont pas de valeur de trait renseignée).

Pour le calcul de la diversité fonctionnelle alpha (Rao  $\alpha_{FD}$ ),  $d_{ij}$  représente la distance fonctionnelle totale entre les espèces  $i$  et  $j$ , alors que  $S$  correspond à l'ensemble des espèces de la communauté dont les traits sont mesurés (voir le détail du calcul de cette distance totale dans la section "*diversity indices calculation*" de l'[ARTICLE 2](#)). Les distances fonctionnelles totales ont toutes été divisées par la distance fonctionnelle maximale trouvée entre toutes les paires des 81 espèces avec des traits renseignés dans les différentes classes d'âge et modalités de fauche (distance max = 1).

Pour le calcul de la diversité phylogénétique alpha (Rao  $\alpha_{PD}$ ),  $d_{ij}$  représente la distance phylogénétique entre les espèces  $i$  et  $j$ , et  $S$  correspond à l'ensemble des espèces ayant des valeurs de traits renseignées dans la communauté. Les distances phylogénétiques ont toutes été divisées par la distance phylogénétique maximale entre les 81 espèces (distance max = 1).

Pour les trois facettes, un indice de diversité bêta a été calculé entre toutes les paires de communautés selon la formule  $\beta = (\gamma - \alpha) * 100 / \alpha$ , avec  $\alpha$  la moyenne des valeurs de diversité alpha des communautés de la paire (en se basant sur les distances entre valeurs de traits moyennes par espèce ( $trait_{fixe}$ ) pour Rao  $\beta_{FD}$ ) et avec  $\gamma$  la diversité gamma de l'ensemble formé par les deux communautés réunies, calculé comme alpha mais avec  $p$  la couverture spécifique relative moyenne sur les deux communautés (de Bello et al. 2010) et  $d$  la distance entre les espèces (basée sur les valeurs de traits moyennes par espèce ( $trait_{fixe}$ ) pour Rao  $\beta_{FD}$ ). Cette expression de la diversité intègre la correction proposée par Jost (2007) et reformulée par de Bello et al. (2010). Cette correction vise à exprimer la bêta-diversité comme une proportion de la

diversité régionale, ce qui est très intéressant lorsqu'on compare différentes facettes de la diversité entre elles. Des analyses des variations de diversité bêta globale ont ensuite été conduites pour estimer les variables influant sur les différences taxonomiques, fonctionnelles et phylogénétiques entre toutes les paires de communautés (MANOVA permutationnelles). D'autre part, nous nous sommes focalisés sur la diversité entre communautés d'une même classe d'âge et subissant le même régime de fauche (diversité bêta contextuelle). Nous avons testé les différences de diversité bêta contextuelle entre classes d'âges et entre régimes de fauche à l'aide de tests de comparaison multiples de Wilcoxon Mann-Whitney. Par conséquent, la correction de Holm a été utilisée pour corriger les p-values obtenues (Holm 1979).

### *Modèles nuls*

Un modèle nul permet de tester si un patron observé est conforme ou non à celui attendu sous une hypothèse nulle (Hardy & Jost 2008). On simule des données qui vérifient cette hypothèse nulle grâce à un algorithme de permutations bien spécifique et on compare ensuite la donnée observée à la distribution des données simulées. Dans notre cas, on souhaite en général tester si les caractéristiques observées des communautés de talus diffèrent significativement ou non de communautés simulées, sous l'hypothèse nulle d'une absence d'influence des différences de traits ou de position phylogénétique entre espèces. Cela permet de tester l'influence des différences de traits ou de position phylogénétique dans l'assemblage des communautés (hypothèse alternative). Il est essentiel de définir correctement la structure des permutations afin de tester correctement l'hypothèse d'intérêt. L'algorithme doit alors réaliser des permutations qui permettent de randomiser le jeu de données tout en respectant les propriétés des données qui peuvent avoir une influence sur le patron mais dont on ne cherche pas à tester l'influence (Gotelli 2000). Le schéma des randomisations doit par exemple respecter l'échelle spatiale à laquelle les processus opèrent (Mason et al. 2007; de Bello 2012; Chalmandrier et al. 2013), mais aussi les structures d'abondances, lorsqu'il existe un lien entre les abondances et les caractéristiques des espèces (Hardy 2008). Nous avons construit trois types de modèles nuls pour tester :

- 1) Si le recouvrement de période de floraison observé au sein des communautés déviait de l'attendu suite à un assemblage aléatoire des espèces au sein des communautés tout en respectant les types de pollinisations présents au sein de ces communautés (modèle nul de recouvrement de floraison, [ARTICLE 4](#)).
- 2) Si la diversité fonctionnelle et phylogénétique au sein des communautés déviait de l'attendu suite à un tirage aléatoire des attributs des espèces au sein d'un ensemble contextuel (modèle nul de diversité alpha, [ARTICLE 2](#)).
- 3) Si le turnover fonctionnel et phylogénétique entre communautés déviait de l'attendu suite à un tirage aléatoire des attributs des espèces au sein d'un ensemble régional d'attributs d'espèces de talus routiers (modèle nul de diversité bêta, [ARTICLE 2](#)).

Pour ces trois types de modèles nuls, la significativité de l'écart au modèle nul a été calculée sur la base du rang relatif de l'observation dans la distribution des données simulées sous hypothèse nulle.

#### *Analyses complémentaires*

La première série d'analyses complémentaires s'intéresse aux variables du sol mesurées au niveau de la sous-placette et vise à caractériser la nature des changements pédologiques qui peuvent avoir lieu au cours de la succession, en réponse à la fauche ou en fonction des variations topographiques des talus. Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble des variables du sol mesurées à l'échelle de la sous-placette. Cette ACP permet de synthétiser les changements pédologiques les plus importants entre sous-placettes. Cette ACP permet en particulier de déterminer les covariations éventuelles des caractéristiques du sol. De plus, nous avons testé (fonction *envfit*, bibliothèque « *vegan* ») quelles variables parmi l'âge, le régime de fauche et les caractéristiques topographiques des talus étaient corrélées au résultat de cette ACP. Ce test vise à trouver les directions au sein de l'espace décrit par les deux premiers axes de l'ACP le long desquelles les variables environnementales ont une corrélation maximale avec la configuration de l'ordination. Cela permet alors de représenter ces directions dans l'espace décrit par les axes de l'ACP sous la forme de vecteurs pour les variables quantitatives et

sous la forme de positions moyennes des différentes modalités pour les variables qualitatives. De plus, les relations entre l'âge des sous-placettes et les différentes caractéristiques du sol ont été testées à l'aide de tests de corrélations de Spearman afin de déterminer quelles caractéristiques pédologiques ne pouvaient pas être intégrées comme variables explicatives au sein de modèles incluant déjà l'âge comme variable prédictive. Les variables significativement corrélées à l'âge n'ont donc pas été incluses dans les modèles intégrant l'âge comme variable explicative lors de la sélection de modèles. Cela concerne l'ensemble des sélections de modèles réalisées dans les [ARTICLE 1](#), [ARTICLE 2](#), [ARTICLE 4](#) et dans les modèles présentés ci-après.

La seconde série d'analyses complémentaires s'intéresse aux variations de structure de la végétation et a pour objectif de décrire succinctement les changements de stratification de la végétation et de couverture végétale qui peuvent avoir lieu au cours du temps et en réponse à la fauche ou en fonction des variations topographiques des talus. Des modèles linéaires à effets mixtes avec effet aléatoire « talus » ont été construits pour évaluer les variations des caractéristiques structurelles de végétation à l'échelle du quadrat (couverture de canopée cumulée et proportion de sol nu observée à 50cm du sol). Des combinaisons de variables explicatives écologiquement et statistiquement cohérentes ont été testées (âge, régime de fauche et caractéristiques pédologiques et topographiques). Ces combinaisons intégraient des effets additifs des variables explicatives et/ou une(des) interaction(s) de premier ordre entre variables explicatives. La sélection de variables était basée sur la minimisation du critère d'information d'Akaike (AIC, Burnham & Anderson, 1998). La couverture végétale globale observable à plusieurs mètres a été évaluée à l'échelle de la sous-placette (soit 50 observations). La prise en compte d'un effet aléatoire talus n'était pas possible car les modèles seraient alors sur-paramétrés (25 modalités « talus »). Ainsi, les variations de couverture végétale globale entre sous-placettes sur les 25 talus de l'étude ont été modélisées à l'aide de modèles linéaires simples. Un test de Shapiro était alors appliqué pour vérifier que les résidus étaient bien distribués selon une loi Normale et la présence d'observations avec un fort effet levier sur la relation a été évaluée à l'aide des distances de Cook. Lorsque cela était nécessaire, les

observations influentes ont été retirées du jeu de données pour vérifier la cohérence de la relation sans leur influence.

Bien que nous n'ayons pas testé de modèles spatialisés (qui auraient pu permettre de prendre en compte le regroupement spatial plus restreint des talus de la classe d'âge 21-30 ans), nous avons pris en compte un effet « talus » (sous la forme d'effet aléatoire dans les modèles à effets mixtes ou d'une contrainte permutacionnelle dans d'autres cas), à chaque fois que cela était possible. Cela permettait de prendre en compte les ressemblances éventuelles de la végétation entre partie fauchée et non fauchée d'un même talus.

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

# Résultats





*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

Cette section « résultats » inclut une description des variations pédologiques entre sous-placettes et plusieurs analyses de la structure horizontale et verticale de la végétation qui ne sont pas présentées dans les articles en annexes. Cette section reprend aussi les résultats majeurs des articles en annexes ([ARTICLES 1](#) à [4](#)). Ces résultats issus des articles décrivent les changements de composition floristique ainsi que les variations de composition et diversité fonctionnelle et phylogénétique au sein et entre communautés de talus routiers. On s'intéresse en particulier aux variations qui ont lieu au cours de la succession et sous l'influence de la fauche.

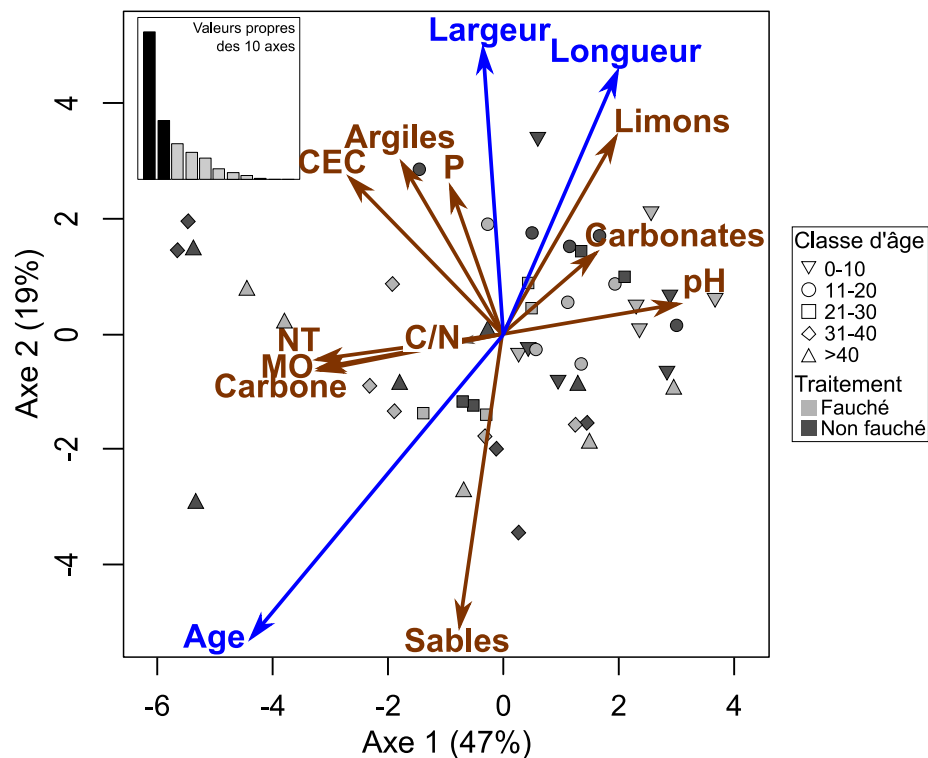
### III. Changements pédologiques

Les deux premiers axes de l'analyse en composantes principales des données pédologiques représentent 66% de la variabilité entre sous-placettes (**FIGURE 6**). Les changements de texture (proportions de sables, limons et argiles), de caractéristiques de la fraction organique (quantités de matière organique, d'azote, de carbone, de phosphore) et de propriétés physico-chimiques (pH, capacité d'échange cationique) du sol selon ces deux axes sont fortement corrélés avec l'âge (*envfit*  $r^2=0.44$ ,  $P < 0.001$ ) et dans une moindre mesure avec les dimensions des talus (largeur :  $r^2 = 0.2357$ ,  $P = 0.003$  ; longueur :  $r^2 = 0.2209$ ,  $P = 0.007$ ). Le régime de fauche n'apparaît pas lié aux variations pédologiques entre sous-placettes ( $r^2 = 0.009$ ,  $P > 0.05$ ). Autrement dit, la plupart des variations pédologiques entre sous-placettes sont liées à des différences d'âge et de dimensions totales du talus mais pas à des différences de régime de fauche.

Les quantités de carbone et d'azote total (NT) augmentent avec l'âge, en lien avec une accumulation de matière organique (MO) dans le sol au cours de la succession. La texture du sol varie aussi fortement au cours de la succession, avec une augmentation de la quantité de sables et une diminution de la proportion de limons. Les variations de quantité d'argiles sont associées à des variations de capacité d'échange cationique (CEC) et de quantité de phosphore (P) dans le

sol. La disponibilité des nutriments dans le sol apparaît croissante avec l'âge mais aussi avec les dimensions du talus.

Le ratio C/N, la quantité de phosphore et la quantité de carbonates ( $\text{CaCO}_3$ ) sont les caractéristiques du sol qui varient le moins le long de l'axe décrit par l'âge (longueur moindre des flèches en lien avec la variation plus faible dans ce plan, **Figure 6**). Ce sont finalement les trois seuls paramètres pédologiques qui ne sont pas significativement corrélés à l'âge. Ces trois paramètres pédologiques, non redondants avec l'âge mais pourtant variables entre sous-placettes, peuvent donc être intégrés avec l'âge comme variables explicatives indépendantes dans les modèles statistiques.



**Figure 6.** Analyse en composantes principales des caractéristiques du sol mesurées à l'échelle de la sous-placette pour 24 talus. Les flèches marron représentent les variations des caractéristiques pédologiques et les flèches bleues représentent les variations des autres caractéristiques des talus (parmi âge, régime de fauche et topographie) significativement corrélées avec les variations selon les deux premiers axes.

## IV. Changements de composition floristique et de structure de la végétation

### IV.1. Dynamique de composition floristique

*Cette section est liée à des résultats présentés dans l'[ARTICLE 1](#).*

Les deux premiers axes de l'analyse en coordonnées principales sur les dissimilarités de composition taxonomique des communautés (distances de Bray-Curtis) représentent respectivement 16.5 % ( $F = 15.24$ ,  $P < 0.001$ ) et 8.13% ( $F = 2.74$ ,  $P < 0.001$ ) de la variation globale. Les changements de composition selon ces deux axes sont significativement associés aux variations d'âge et à des différences de régime de fauche. Autrement dit, on observe une trajectoire floristique globale de nature successionnelle et une influence de la fauche sur la composition floristique. De plus, le type de talus (remblai ou déblai), la largeur totale du talus, l'orientation de la pente, la quantité de carbonates dans le sol et le ratio C/N dans le sol covarient également le long de ces deux axes (**FIGURE 7 A**).

D'après un partitionnement des données (ou « clustering ») par classe d'âge et régime de fauche basé sur la valeur indicatrice de Dufrene-Legendre (Dufrene & Legendre 1997), les espèces indicatrices des communautés fauchées de 0 à 10 ans sont l'achillée millefeuille (*Achillea millefolium*), le lin pérenne (*Linum perenne*) et la pimprenelle (*Poterium verrucosum*), tandis que l'euphorbe de Nice (*Euphorbia nicaeensis*), la roquette sauvage (*Diplotaxis eruroides*) et l'aphyllanthe de Montpellier (*Aphyllanthes monspeliensis*) sont des espèces indicatrices des communautés non fauchées du même âge.

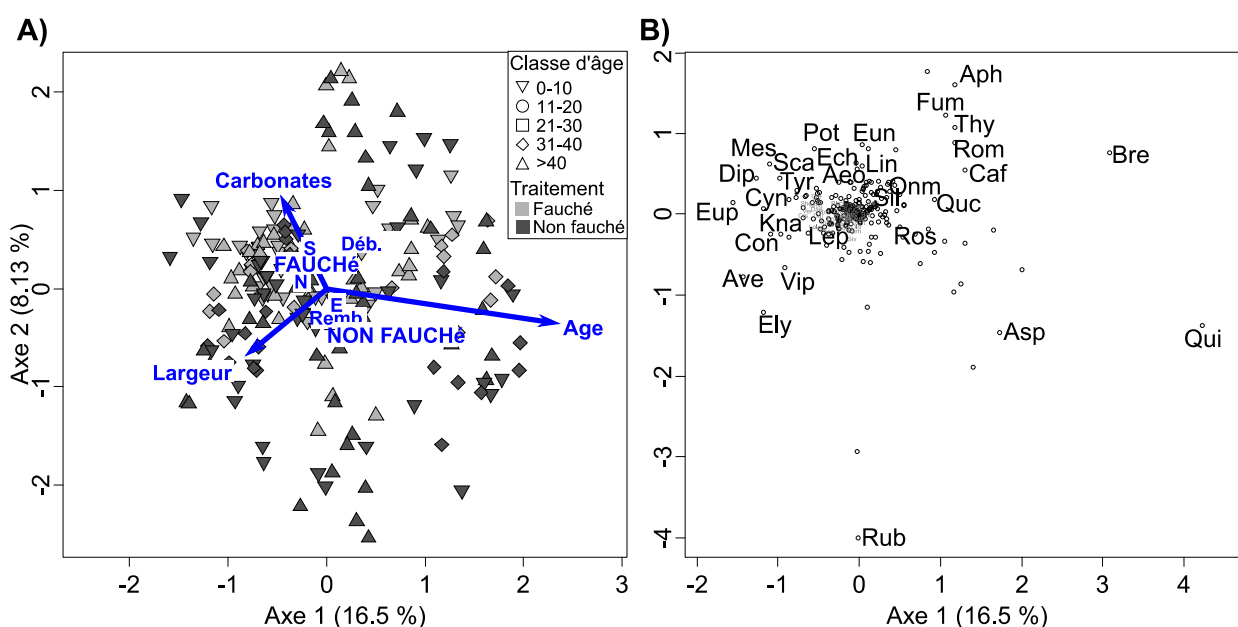
Les talus pour lesquels la composition du mélange de graines initialement semé est connue étaient âgés de 13 ans en 2014. Ces talus sont donc inclus dans la classe d'âge 11-20 ans et on constate que 11 espèces sur 30 initialement semées sont retrouvées 13 ans après ensemencement. Parmi les espèces initialement semées sur ces sites, seuls le dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*, retrouvé dans deux talus sur trois), le Ray-grass anglais (*Lolium perenne*,

deux talus sur trois), le plantain lancéolé (*Plantago lanceolata*, trois talus) et la pimprenelle (*Poterium verrucosum*, trois talus) sont retrouvées comme espèces indicatrices de la classe d'âge 11-20 ans (fauché et non fauché inclus). Le brôme érigé (*Bromopsis erecta*), la psoralée à odeur de bitume (*Bituminaria bituminosa*), la luzerne cultivée (*Medicago sativa*) bien que retrouvés dans les trois talus au sein desquels ils ont initialement été semés, ne sont pas des espèces indicatrices de la classe d'âge 11-20 ans. Aussi, l'œillet prolifère (*Petroraghia prolifera*) et le sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) persistent dans deux talus sur trois et ne sont pas des espèces indicatrices de la classe 11-20 ans. Enfin, la fétuque rouge (*Festuca rubra*) et le lotier corniculé (*Lotus corniculatus*) sont retrouvés dans un seul talus sur trois après 13 ans.

Les autres espèces indicatrices de 11 à 20 ans sont l'avoine barbue (*Avena barbata*), le liseron des champs (*Convolvulus arvensis*), la crépide fétide (*Crepis foetida*), la crépide de Nîmes (*Crepis sancta*), le chardon à capitules grêles (*Carduus tenuiflorus*), la knautie hybride (*Knautia integrifolia*), la luzerne naine (*Medicago minima*), la scabieuse des jardins (*Scabiosa atropurpurea*), le grand tordyle (*Tordylium maximum*), le salsifis à feuilles de poireau (*Tragopogon porrifolius*), la vesce hybride (*Vicia hybrida*), la vesce striée (*Vicia pannonica* var. *pupurascens*) et la vesce commune (*Vicia sativa*). Les espèces plus particulièrement indicatrices des communautés fauchées de 11 à 20 ans sont la fétuque raide (*Catapodium rigidum*), la coronille scorpion (*Coronilla scorpioides*), l'euphorbe réveille-matin (*Euphorbia helioscopia*), le bec-de-grue à feuilles de cigüe (*Erodium cicutarium*) et la véronique des champs (*Veronica arvensis*). Le chiendent des champs (*Elytrigia campestris*), la cardaire drave (*Lepidium draba*) et la doucette (*Valerianella locusta*) sont quant à elles indicatrices des communautés non fauchées du même âge.

Entre 21 et 30 ans, les communautés fauchées ont comme espèces indicatrices l'égilope ovale (*Aegilops geniculata*), le brome rouge (*Anisantha rubens*), le dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*), la luzerne naine (*Medicago minima*) et l'orpin âcre (*Sedum acre*). Les communautés non fauchées sont indiquées par la présence de faux millet (*Oloptum milliaceum*), de ronce commune (*Rubus fruticosus*) et de torilis des champs (*Torilis arvensis*).

Enfin, les communautés fauchées et non fauchées de 31 ans et plus partagent des espèces indicatrices telles que le brachypode rameux (*Brachypodium retusum*), le thym commun (*Thymus vulgaris*) et le romarin officinal (*Rosmarinus officinalis*) mais les espèces telles que l'asperge sauvage (*Asparagus acutifolius*), l'églantier sempervirent (*Rosa sempervirens*), le chêne kermès (*Quercus coccifera*) et le chêne vert (*Quercus ilex*) sont uniquement indicatrices des communautés non fauchées des stades les plus tardifs de la succession. L'aphyllanthe de Montpellier (*Aphyllanthes monspeliensis*), la bugrane très grêle (*Ononis minutissima*) et le silène d'Italie (*Silene italica*) sont indicatrices des communautés fauchées des stades successionnels les plus tardifs (FIGURE 7 B, FIGURE 8).





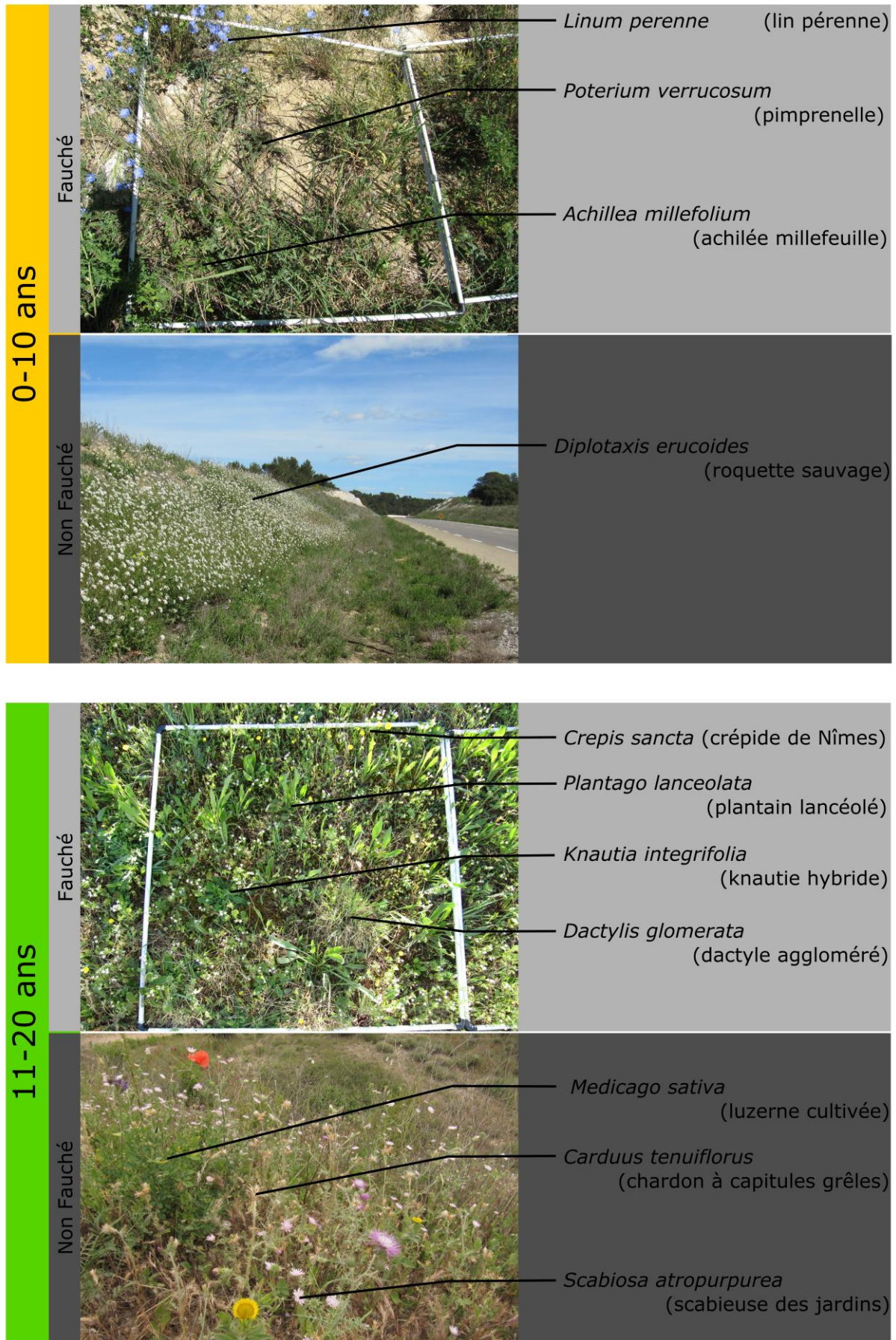
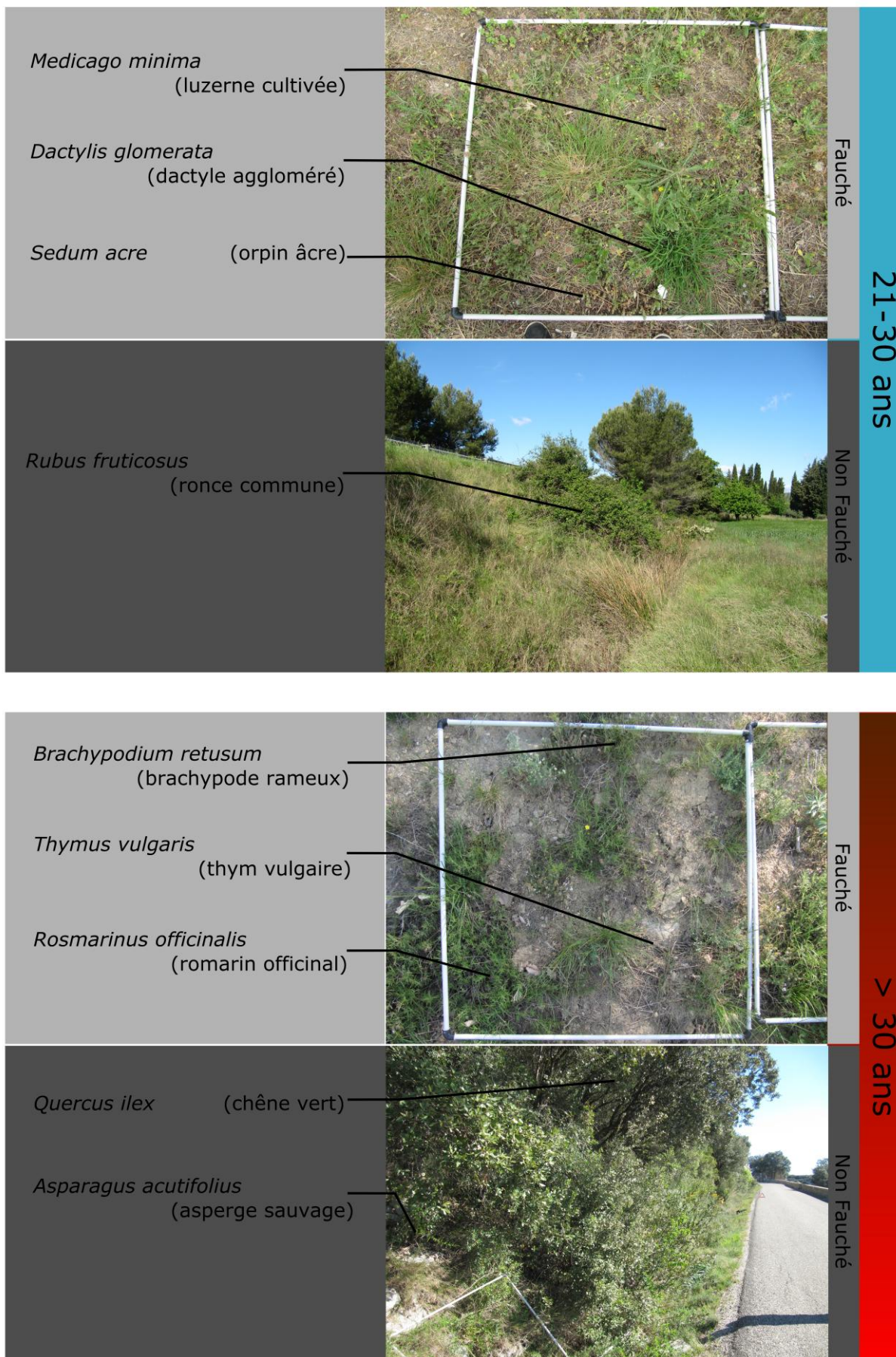


Figure 8. Exemples, dans talus routiers étudiés, d'espèces indicatrices dans les communautés végétales fauchées et





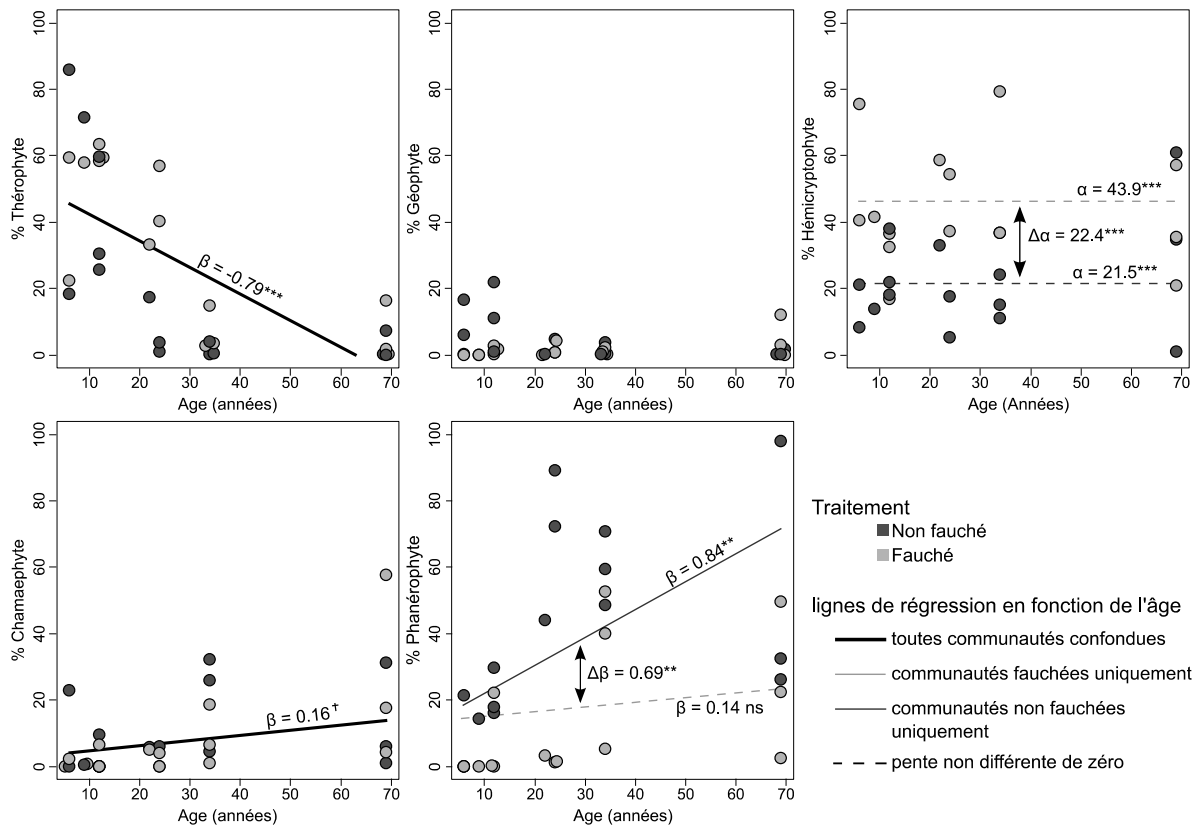
non fauchées à différents stades successionnels.



## **Changements de structure de la végétation**

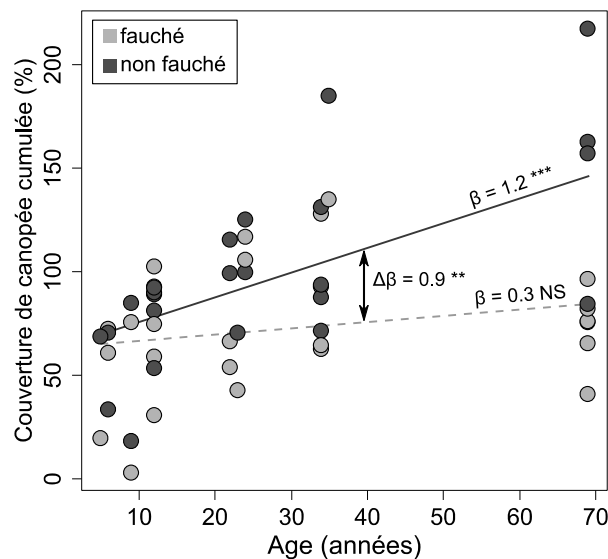
### *Formes de vie et stratification de la végétation*

La proportion de végétation recouverte par différentes formes de vie (types de Raunkiær) varie significativement le long de la succession et en fonction de la fauche (**FIGURE 9**). Ainsi, la proportion de thérophytes diminue de façon globale le long de la succession (paramètre estimé du modèle linéaire  $\beta_{\text{âge}} = -0.79$ ,  $P < 0.001$ ) mais n'est pas influencée par la fauche. La proportion d'hémicryptophytes est plus importante dans les communautés fauchées ( $\alpha_{\text{fauché}} = 21.5\%$  vs.  $\alpha_{\text{non fauché}} = 43.9\%$ ,  $P(\Delta\alpha) < 0.001$ ) mais ne varie pas avec l'âge. La proportion de chaméphytes augmente légèrement ( $\beta_{\text{âge}} = 0.16$ ,  $P = 0.052$ ) le long de la succession tandis que la proportion de phanérophytes augmente au cours du temps uniquement dans les communautés non fauchées ( $\beta_{\text{âge fauché}} = 0.84$ ,  $P = 0.002$  et  $\beta_{\text{âge non fauché}} = 0.14$ ,  $P > 0.06$ , **FIGURE 9**). Cela signifie que la fauche favorise la présence de plantes avec des bourgeons situés juste au niveau du sol et que les plantes avec une stratégie qui consiste à passer l'hiver sous forme de graines dans le sol sont de moins en moins présentes au cours de la succession alors que la proportion de buissons, arbustes et arbres augmente, en particulier dans les communautés non fauchées.



**Figure 9. Variation des proportions de formes de vie de Raunkiaer le long de la succession et avec la fauche.** Pour chaque communauté (sous-placette), le pourcentage de couverture par forme de vie concerne les 175 espèces considérées dans l'[ARTICLE 3](#). Les lignes de régression montrent les prédictions de modèles linéaires (gris clair = entre communautés fauchées uniquement, gris foncé = entre communautés non fauchées uniquement). Quand une régression en fonction de l'âge est significative, la droite est continue et le paramètre estimé pour la pente est figuré (bêta) avec la p-value et le seuil de significativité correspondant. Quand l'interaction entre âge et régime de fauche est significative, la différence de pente ( $\Delta\beta$ ) et la P-value associée sont figurés. Lorsque seule la fauche a un effet significatif, l'ordonnée à l'origine par régime de fauche est figurée ( $\alpha$ ) avec le seuil de significativité. Seuils de significativité :  $***P < 0.001$ ;  $**P < 0.01$ ,  $*P < 0.05$ ,  $\dagger P < 0.06$ , ns  $P > 0.06$ .

La proportion croissante de phanérophytes au cours de la succession dans les communautés non fauchées va de pair avec une augmentation de la couverture de canopée cumulée (Spearman  $\rho = 0.4$ ;  $P = 0.02$ ). Une couverture de canopée cumulée supérieure à 100% signifie que plusieurs strates de végétation se superposent. Ici, la couverture de canopée totale cumulée par quadrat augmente avec l'âge dans les communautés non fauchées ( $\beta_{\text{âge non fauché}} = 1.2$ ,  $P < 0.001$ , **FIGURE 10**) et dépasse 100% dans plusieurs communautés à partir de 21-30 ans. Autrement dit, on observe une augmentation de stratification verticale de la végétation dans les communautés non fauchées au cours de la succession. En revanche, la couverture de canopée cumulée dans les communautés fauchées ne varie pas significativement au cours du temps ( $P > 0.05$ ) et est de 63% en moyenne.



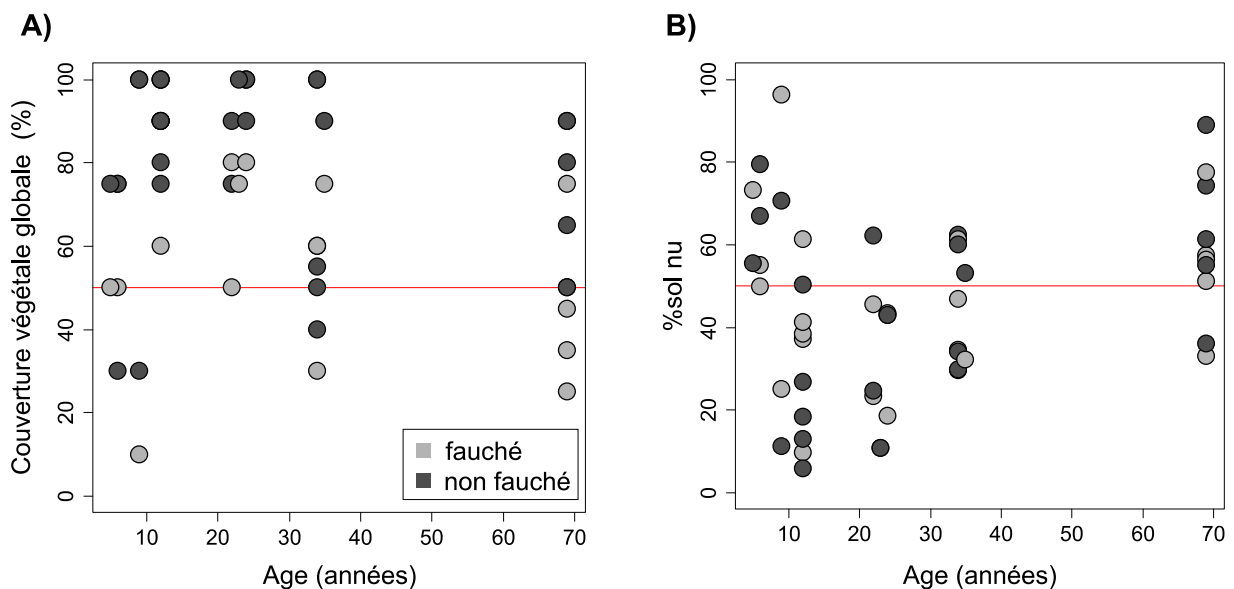
**Figure 10. Variation de la couverture de canopée cumulée au cours de la succession et en fonction de la fauche.** Pour chaque communauté (sous-placette), la couverture de canopée cumulée moyenne est calculée sur la base de l'observation à l'échelle du quadrat de la couverture de canopée pour toutes les espèces recensées. Le paramètre estimé pour la pente en fonction de l'âge (bêta), la différence de pente entre régimes de fauche ( $\Delta\beta$ ) et le seuil de significativité sont figurés en suivant le code ci-après :  $***P < 0.001$ ;  $**P < 0.01$ ,  $*P < 0.05$ ,  $\dagger P < 0.06$ , ns  $P > 0.06$ .

#### *Couverture végétale globale et sol nu*

Pour 22 talus sur 25, la couverture végétale globale (parties fauchée et non fauchée) apparente depuis une distance de quelques mètres est au-dessus du seuil de 50% imposé par les

services techniques du département deux ans après les travaux d'aménagement. Les trois talus qui ne respectent globalement (moyenne à l'échelle du talus entier < 50%) pas cette condition sont compris dans trois classes d'âge différentes (0-10, 31-40 et >40 ans). La couverture végétale apparente à plusieurs mètres varie au cours du temps et en fonction de la fauche (Kruskal-Wallis  $\chi^2 = 17.5$ ,  $df = 9$ ,  $P = 0.04$ , **FIGURE 11 A**). Ainsi, en fin de succession, la couverture végétale des parties fauchées des talus apparaît en moyenne inférieure à 50%.

L'analyse des observations plus rapprochées indique que la quantité de sol nu dans les quadrats augmente globalement au cours de la succession après dix ans (paramètre estimé du modèle mixte  $\beta_{\text{âge}} (\text{âge} > 10 \text{ ans}) = 0.52$ ,  $P = 0.03$ , **FIGURE 11 B**).



**Figure 11. Couverture végétale globale et quantité de sol nu au cours de la succession et en fonction du régime de fauche.** La couverture végétale globale est estimée au niveau de la sous-placette à une distance de 5 mètres environ du bas de la pente du talus. La quantité de sol nu est estimée par quadrat par observation de la surface du sol directement visible à une hauteur de 50 cm.

## IV.2. Variations de diversité taxonomique

*Cette section est liée à des résultats présentés en détail dans l'[ARTICLE 2](#).*

Sur l'ensemble des 25 talus de la chronoséquence, nous avons identifié 272 espèces appartenant à 54 familles (liste totale en [ANNEXE 1](#)). Ces espèces ne sont pas réparties de façon

homogène entre communautés présentes sur ces différents talus, comme l'illustrent les résultats qui suivent concernant la diversité taxonomique.

#### *Au sein des communautés*

La diversité taxonomique au sein des communautés (alpha) varie significativement entre classes d'âge et selon le régime de fauche (**TABLEAU 1**). La diversité taxonomique au sein des communautés fauchées est supérieure à la diversité observée dans les communautés non fauchées dès 0-10 ans, ainsi que dans les classes d'âge 21-30 et 31-40 ans (voir astérisques dans la **FIGURE 12 A**). Les patrons successionnels de variation de diversité au sein des communautés sont différents selon le régime de fauche. Dans les communautés non fauchées, on observe un pic à 11-20 ans de la diversité taxonomique, qui reste par ailleurs constante au cours du temps. Pour les communautés fauchées, on n'observe pas de changement significatif de diversité taxonomique avant 21-30 ans, période à partir de laquelle la diversité décroît (voir lignes grises (fauché) et noires (non fauché) sous la **FIGURE 12 A**). De plus, la diversité taxonomique au sein des communautés diminue avec l'augmentation du ratio C/N dans le sol (**TABLEAU 1**).

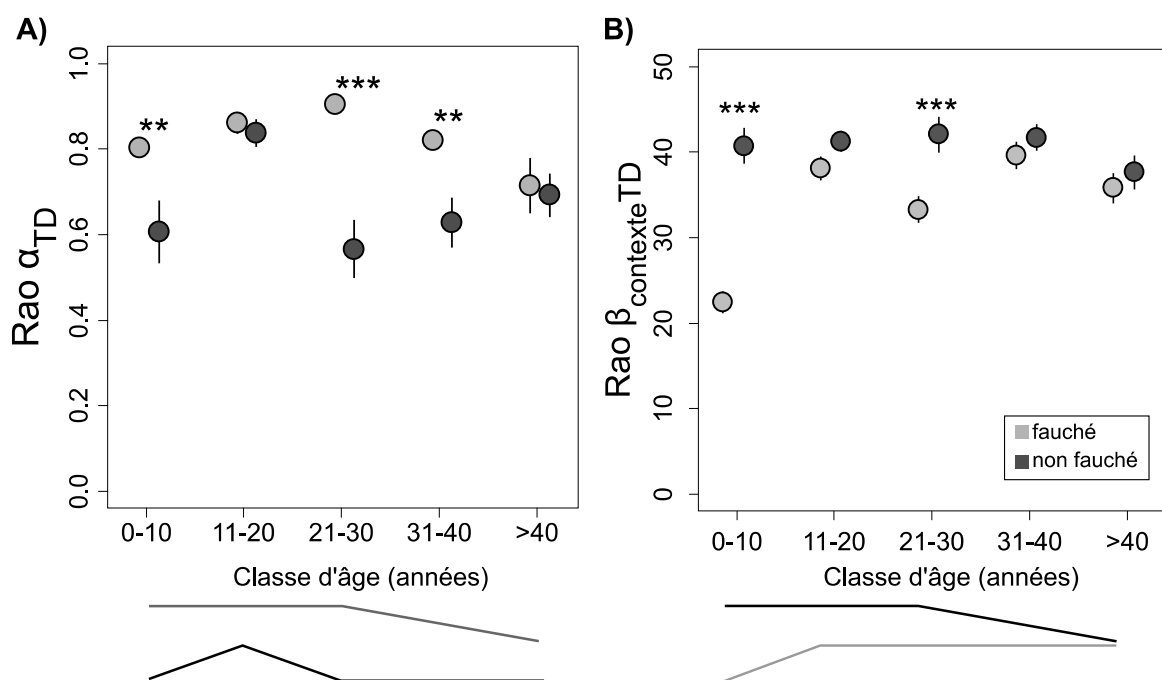
**Tableau 1. Analyse de variance du modèle à effets mixtes sélectionné explicatif des variations de diversité taxonomique au sein des communautés (Rao  $\alpha_{TD}$ ).** Chi Sq. représente la valeur observée de Chi2, Df. le nombre de degrés de libertés et P la p-value associée à chaque effet fixe. Var. Correspond à la variance et Std. Err. à l'erreur standard associée à chaque effet aléatoire ( $\sigma$ ).

	Rao $\alpha_{TD}$		
	Chi.Sq	Df	P
Ordonnée à l'origine	173	1	< 0.001
Classe d'âge:Fauche	73.6	9	< 0.001
C/N	10.4	1	0.001
	Var.	Std. Err.	
$\sigma(Talus)$	0.0019	0.04	
$\sigma(Residus)$	0.0202	0.14	

#### *Entre communautés*

La différence de composition spécifique entre deux communautés (turnover spécifique) varie en fonction de l'interaction entre la classe d'âge et le régime de fauche, ainsi qu'en fonction des différences de ratio C/N dans le sol, d'orientation, de largeur et d'inclinaison des talus au sein desquels ces communautés sont présentes (**TABLEAU 2**).

Le turnover spécifique est plus grand entre communautés non fauchées qu'entre communautés fauchées pour les classes d'âge 0-10, 11-20 et 21-30 ans (voir astérisques dans la **FIGURE 12 B**). De plus, les variations temporelles de turnover spécifique dans chaque contexte diffèrent grandement selon la fauche. Alors que le turnover spécifique intra-contexte diminue significativement à partir de 21-30 ans pour les communautés non fauchées, celui-ci augmente uniquement entre 0-10 et 11-20 ans pour les communautés fauchées et reste constant en fin de succession (voir lignes grise (fauché) et noire (non fauché) sous la **FIGURE 12 B**).



**Figure 12. Variations de diversité taxonomique au sein des communautés (Rao  $\alpha_{\text{contexteTD}}$ ) et entre communautés du même contexte (Rao  $\beta_{\text{contexteTD}}$ ) au cours de la succession et en fonction du régime de fauche. Les communautés sont définies ici à l'échelle du quadrat. Les étoiles indiquent des différences significatives entre régimes de fauche au sein d'une même classe d'âge tandis que les lignes sous les figures indiquent des variations significatives (inclinées) ou non (plates) entre les classes d'âge pour un même régime de fauche.**

**Tableau 2. Analyse de variance (MANOVA permutatoire) du turnover taxonomique (Rao  $\beta_{TD}$ ) entre toutes les paires de communautés.** Df représente le nombre de degrés de liberté, Sums of Sq. la somme des carrés des écarts, Mean Sq. les carrés moyens, F la statistique observée et R<sup>2</sup> la part de variation expliquée par chaque prédicteur

Rao $\beta_{TD}$	Nombre de permutations: 1000					
	df	Sums of Sq.	Mean Sq.	F model	R <sup>2</sup>	P (> F)
Inclinaison	1	3239	3238.7	5.42	0.025	< 0.001
Type de talus (remblai vs. Déblai)	1	9007	9007.1	15.07	0.070	< 0.001
Orientation	2	13102	6551.0	10.96	0.102	< 0.001
Largeur	1	4667	4666.5	7.81	0.036	< 0.001
C/N	1	2069	2069.1	3.46	0.016	< 0.001
Classe d'âge:fauche	9	34046	3782.8	6.33	0.265	< 0.001
Résidus	104	62141	587.5		0.484	
Total	119	128270			1.0	

## V. Variations et covariations des valeurs de traits agrégés

Cette section est liée à des résultats présentés en détail dans les [ARTICLE 1](#) et [ARTICLE 3](#).

### V.1. Traits foliaires

La surface spécifique foliaire moyenne ( $CWM_{SLA}$ ) et le contenu en matière sèche moyen au niveau de la communauté ( $CWM_{LDMC}$ ) varient tous les deux significativement en fonction de l'interaction entre âge et régime de fauche. Ainsi, la  $CWM_{SLA}$  diminue moins rapidement avec l'âge dans les communautés fauchées (voir  $Modèle_{SLA}$  **TABLEAU 3, FIGURE 13 A**). De façon similaire, le  $CWM_{LDMC}$  augmente moins rapidement au cours du temps dans les communautés fauchées (voir  $Modèle_{LDMC}$  **TABLEAU 3, FIGURE 13 B**). Les feuilles fines avec une grande surface et un contenu en matière sèche faible au début de succession sont ainsi progressivement remplacées par des feuilles plus épaisses, plus petites et coriaces au cours de la succession. L'inclinaison du talus influe aussi sur les variations de CWM pour les traits foliaires : plus le talus est pentu, plus la  $CWM_{SLA}$  est faible et le  $CWM_{LDMC}$  élevé (**TABLEAU 3**). Ainsi, plus la pente augmente, plus les feuilles présentes dans la communauté sont épaisses, petites et coriaces.

Bien que les variations de CWM en fonction de l'âge et de la fauche entre communautés soient attribuées principalement au remplacement d'espèces (turnover spécifique), la variabilité intraspécifique (VIT) contribue faiblement mais significativement aux variations selon ces facteurs pour le  $CWM_{LDMC}$  (contribution  $VIT_{LDMC}$  (âge:fauche) = 1.3%,  $P < 0.001$ ) mais pas pour le  $CWM_{SLA}$  ( $P > 0.05$ ). De plus, la VIT contribue faiblement aux variations de  $CWM_{SLA}$  en fonction de l'inclinaison du talus ( $VIT_{SLA}$  (inclinaison) = 1.4%,  $P = 0.05$ , **FIGURE 14 A, B**).



**Tableau 3. Paramètres estimés pour les effets fixes et aléatoires des modèles mixtes sélectionnés explicatifs des variations de traits foliaires à l'échelle de la communauté.** Est. sont les paramètres estimés et  $\sigma$  la écarts-types pour les effets aléatoires. Std. Err sont les écarts-types des paramètres estimés. t représente le ratio de l'erreur standard avec le paramètre estimé, et P est la p-value associée issue d'une distribution de Student.  $R^2$  est la part de variation expliquée par les variables explicatives en considérant les effets fixes seuls (marginal) ou en considérant les effets fixes et les effets aléatoires (conditionnel, Nakagawa & Schielzeth 2013).

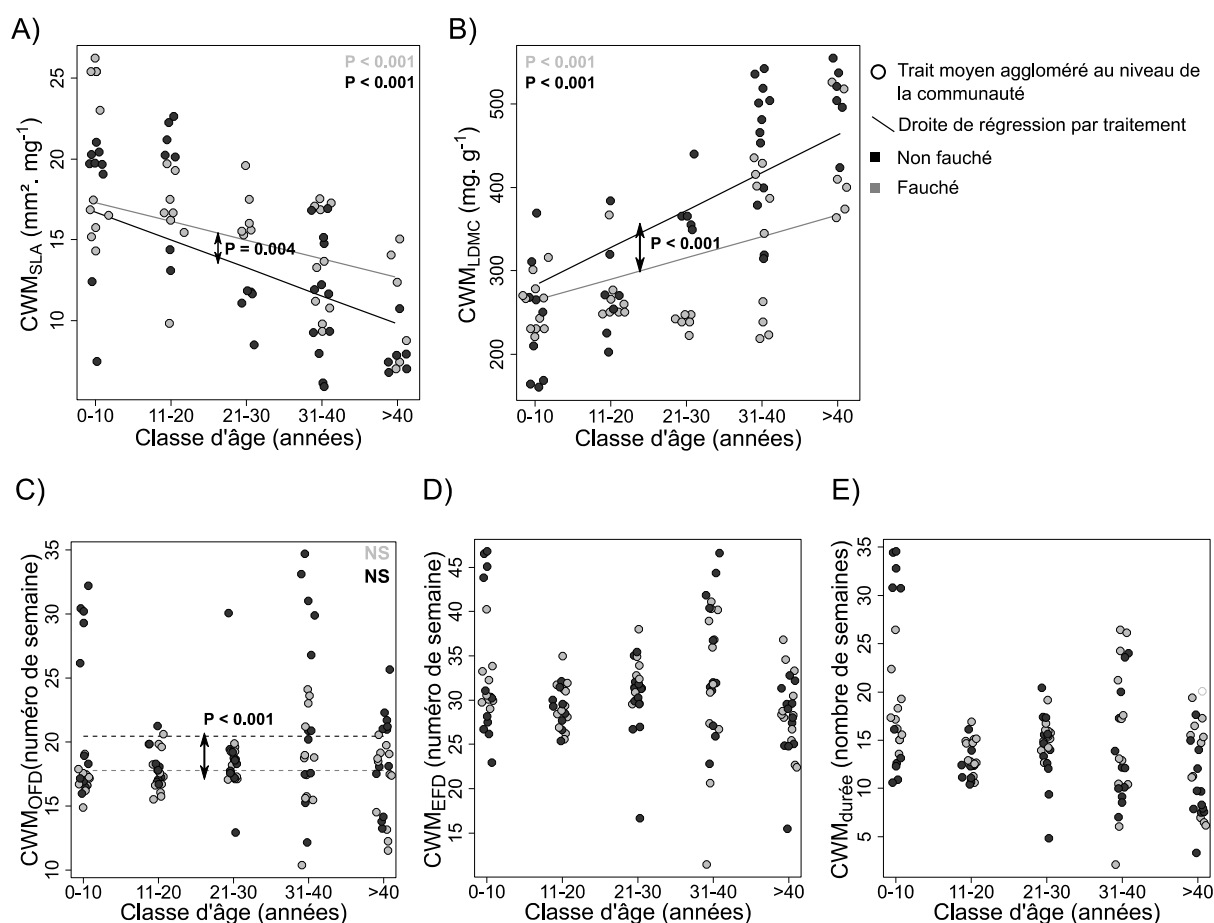
	Modèle <sub>SLA</sub>				Modèle <sub>LDMC</sub>			
	Est.	Std. err.	t	P	Est.	Std. err.	t	P
Ordonnée à l'origine	19.85	0.93	21.43	< 0.001	213.6	18.28	11.68	< 0.001
Age <sub>Fauché</sub>	-0.12	0.026	-4.72	< 0.001	2.7	0.52	5.22	< 0.001
Age <sub>Non fauché</sub>	-0.17	0.025	-6.74	< 0.001	4.5	0.51	8.74	< 0.001
Age:Fauche	-0.056	0.019	-3.0	0.004	1.9	0.37	5.35	< 0.001
Inclinaison	-0.29	0.091	-3.2	0.008	5.7	1.79	3.18	0.009
$\sigma(Talus)$	1.45	-	-	-	27.94	-	-	-
$\sigma(Résidus)$	2.49	-	-	-	51.54	-	-	-
	R <sup>2</sup> marginal		R <sup>2</sup> conditionnel		R <sup>2</sup> marginal		R <sup>2</sup> conditionnel	
	0.63		0.75		0.71		0.8	

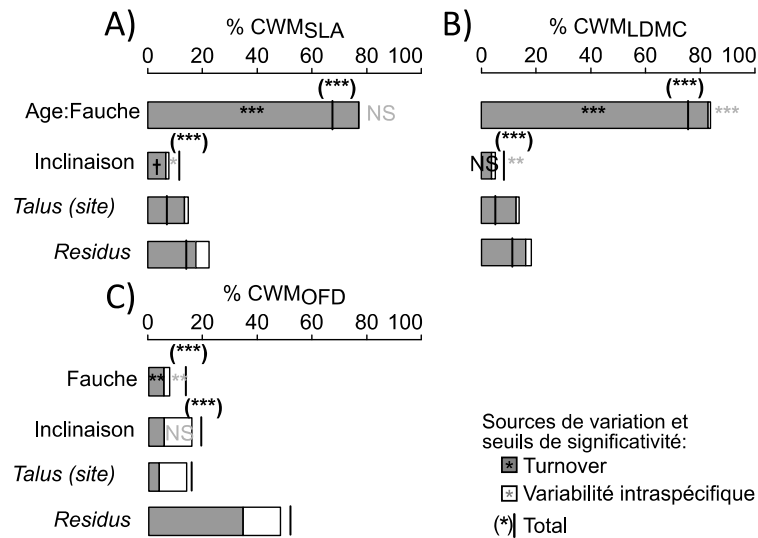
## V.2. Phénologie de floraison

La date moyenne de début de floraison au niveau de la communauté ( $CWM_{OFD}$ ) est avancée dans les communautés fauchées par rapport aux communautés non fauchées mais ne varie pas en fonction de l'âge (TABLEAU 4, FIGURE 13 D). L'inclinaison du talus influe aussi sur la  $CWM_{OFD}$ : plus le talus est pentu, plus la  $CWM_{OFD}$  est élevée (TABLEAU 4). La variabilité intraspécifique (VIT) contribue faiblement aux variations de  $CWM_{OFD}$  avec la fauche (contribution  $VIT_{OFD}$  (fauche)= 2.2%,  $P < 0.001$ , FIGURE 14 C) mais ne contribue pas significativement aux variations de  $CWM_{OFD}$  avec l'inclinaison. La date de fin de floraison et la durée de floraison par communauté ( $CWM_{EFD}$  et  $CWM_{durée}$ ) ne varient pas avec l'âge ou la fauche, ni avec aucune autre variable topographique ou pédologique testée ( $P > 0.05$  pour tous les prédicteurs testés avec et sans interaction, FIGURE 13 D, E).

**Tableau 4. Paramètres estimés pour les effets fixes et aléatoires du modèle mixte sélectionné explicatif des variations de date de début de floraison (OFD) à l'échelle de la communauté.** Voir le détail des termes dans la légende du Tableau 1.

	Modèle <sub>OFD</sub>			
	Est.	Std. err.	t	P
Fauché	8.03	3.45	2.32	0.02
Non fauché	10.72	0.66	4.01	< 0.001
Inclinaison	0.25	0.09	2.62	0.02
$\sigma(Talus)$	1.61	-	-	-
$\sigma(Residus)$	3.54	-	-	-
	R <sup>2</sup> marginal		R <sup>2</sup> conditional	
	0.21		0.39	



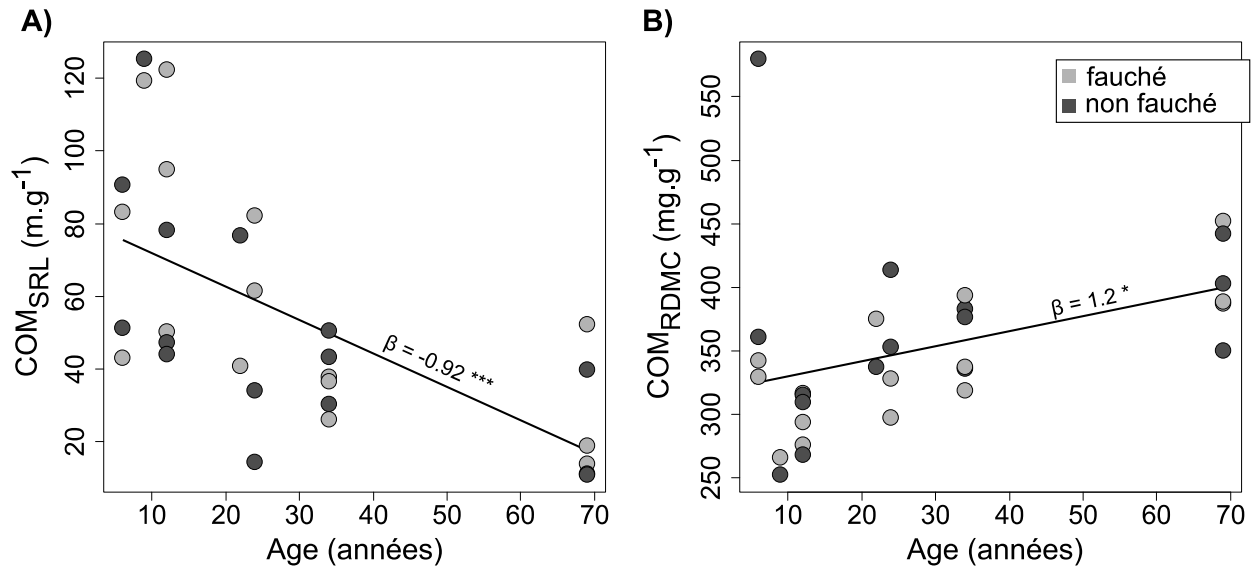


**Figure 14. Décomposition des sources de variation du trait moyen aggloméré au niveau de la communauté (CWM) pour A) la surface spécifique foliaire (SLA), B) le contenu en matière sèche foliaire (LDMC) et C) la date de début de floraison (OFD).** La décomposition des sources de variations du CWM de la date de fin de floraison et de la durée de floraison n'a pas été réalisée car ces traits ne sont liés à aucune variable explicative. Les étoiles représentent le seuil de significativité pour les F-tests sur chaque effet dans les modèles mixtes sélectionnés (voir Appendices S6 et S7 de l'[ARTICLE 1](#)) avec les codes suivants :  $P < 0.001$  \*\*\*,  $P < 0.01$  \*\*,  $P < 0.05$  \*,  $P < 0.1$  †,  $P > 0.1$  NS.

### V.3. Traits racinaires (racines fines)

La surface spécifique racinaire mesurée au niveau de la communauté ( $COM_{SRL}$ ) et le contenu en matière sèche racinaire mesuré au niveau de la communauté ( $COM_{RDMC}$ ) varient tous les deux significativement en fonction de l'âge des communautés mais pas en fonction du régime de fauche. Ainsi, la  $COM_{SRL}$  diminue significativement au cours du temps ( $F = 18.34$ ,  $P < 0.001$ , **FIGURE 15 A**) tandis que le  $COM_{RDMC}$  augmente au cours de la succession ( $F = 5.39$ ,  $P = 0.027$ , **FIGURE 15 B**). Autrement dit, les racines fines sont de plus en plus denses et de moins en moins fines au cours de la succession, mais la vitesse de ces variations n'est pas significativement différente entre communautés fauchées et non fauchées.

La décomposition des sources de variation (contributions relatives de la VIT et du turnover) des traits agglomérés au niveau de la communauté n'est pas réalisable pour les traits racinaires car ils ont été prélevés directement à l'échelle de la communauté (pas d'identification de l'appartenance des racines à des individus ni à des espèces).



**Figure 15. Variations des valeurs de traits racinaires au cours de la succession.** Le paramètre estimé pour la pente en fonction de l'âge (bêta) et le seuil de significativité sont figurés en suivant le code ci-après : \*\*\* $P < 0.001$ ; \*\* $P < 0.01$ , \* $P < 0.05$ , NS  $P > 0.05$

#### V.4. Liens entre variations fonctionnelles et floristiques

Cette section est liée à des résultats présentés en détail dans les [ARTICLE 1](#) et [ARTICLE 3](#).

##### *Lien entre stratégies d'utilisation des ressources aux niveaux aérien et racinaire*

La surface spécifique foliaire ( $CWM_{SLA}$ ) et la longueur racinaire spécifique ( $COM_{SRL}$ ) sont positivement corrélées entre communautés non fauchées (Spearman  $\rho = 0.72$ ;  $P = 0.003$ ), tout comme le contenu en matière sèche dans les feuilles et dans les racines fines (Spearman  $\rho = 0.56$ ;  $P = 0.03$ , **FIGURE 16**). Entre communautés fauchées,  $CWM_{SLA}$  et  $COM_{SRL}$  sont également corrélés positivement (Spearman  $\rho = 0.73$ ;  $P = 0.003$ ) mais il n'y a pas de corrélation entre le contenu en matière sèche des feuilles et des racines (Spearman  $\rho = 0.32$ ;  $P = 0.25$ , **FIGURE 16**). Ainsi, la stratégie d'utilisation des ressources est coordonnée à l'échelle des communautés entre les compartiments aériens (feuilles) et souterrains (racines) mais la fauche altère cette relation.

##### *Lien entre stratégie d'utilisation des ressources au niveau aérien, phénologie de floraison, facteur environnementaux et composition floristique*

La  $CWM_{SLA}$  et le  $CWM_{LDMC}$  sont fortement et négativement corrélés ( $\rho = -0.83$ ,  $P < 0.001$ ). En revanche, les traits de phénologie de floraison ne sont pas tous significativement liés entre

eux : la  $CWM_{OFD}$  est positivement corrélée à la  $CWM_{EFD}$  ( $\rho = 0.41$ ,  $P < 0.001$ ) mais n'est pas corrélée à la durée de floraison ( $P > 0.05$ ). La  $CWM_{EFD}$  et la  $CWM_{durée}$  sont fortement et positivement corrélées ( $\rho = 0.70$ ,  $P < 0.001$ , **FIGURE 16**). La significativité de ces relations est conservée quand on considère les communautés fauchées et les communautés non fauchées séparément.

Aucun des CWM foliaires n'est corrélé au CWM de la date de début de floraison ( $P > 0.05$ ). Cependant, la  $CWM_{SLA}$  est positivement corrélée à la  $CWM_{durée}$  ( $\rho = 0.34$ ,  $P = 0.003$ ) et le  $CWM_{LDMC}$  est négativement corrélé à la  $CWM_{EFD}$  ( $\rho = -0.28$ ,  $P = 0.01$ ) et à la  $CWM_{durée}$  ( $\rho = -0.47$ ,  $P < 0.001$ , **FIGURE 16**). La significativité de ces relations est conservée quand on considère les communautés fauchées et les communautés non fauchées séparément.

Les changements de composition floristique le long de l'axe 1 de la PCoA sont corrélés aux variations à l'échelle des communautés des valeurs des deux traits foliaires (pour  $CWM_{SLA}$ ,  $\rho = -0.73$ ,  $P < 10^{-6}$ ; pour  $CWM_{LDMC}$ ,  $\rho = 0.76$ ,  $P < 0.001$ ) ainsi qu'aux variations de durée de floraison ( $\rho = -0.33$ ,  $P < 10^{-3}$ ). De plus, les changements le long de l'axe 1 sont marginalement corrélés avec les dates moyennes à l'échelle des communautés de début et de fin de floraison ( $\rho = 0.17$ ,  $P = 0.06$  pour  $CWM_{OFD}$  et  $\rho = -0.17$ ,  $P = 0.06$  pour  $CWM_{EFD}$ ). Les scores des communautés le long de l'axe 2 sont corrélés uniquement à la durée de floraison à l'échelle des communautés ( $\rho = 0.27$ ,  $P = 0.003$ , **FIGURE 16**).

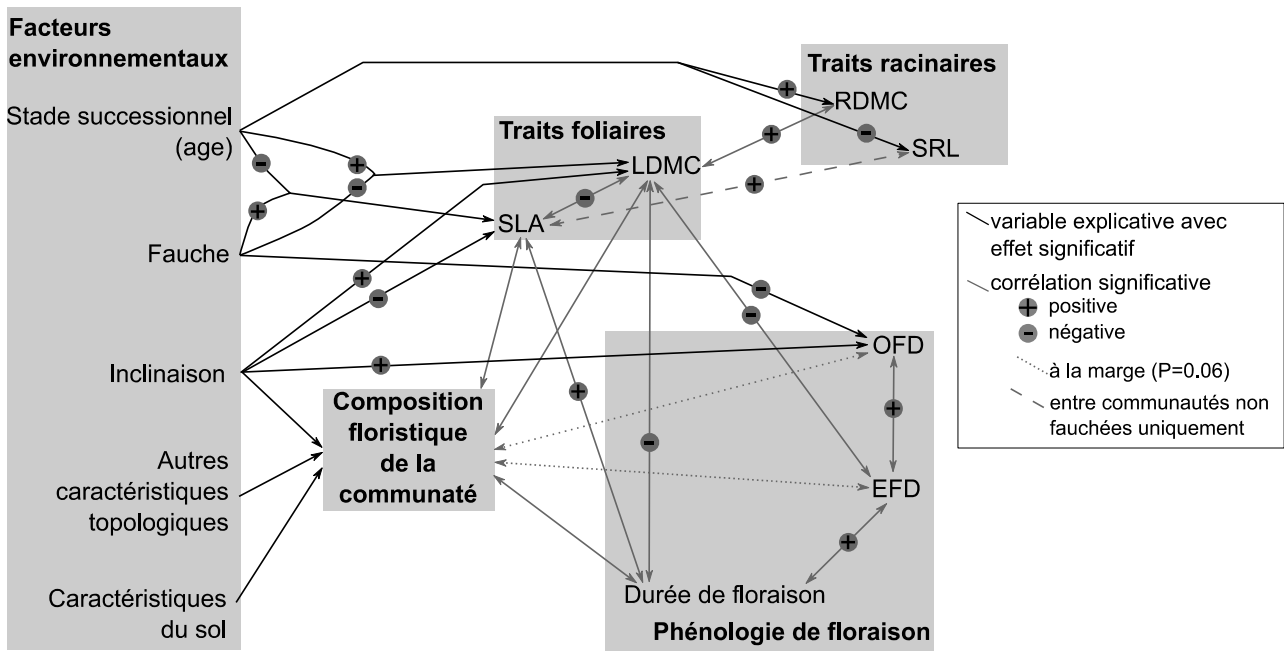


Figure 16. Relations entre facteurs environnementaux, traits foliaires et racinaires associés à la stratégie d'utilisation des ressources, et traits de phénologie de floraison à l'échelle de la communauté.

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

## VI. Structure fonctionnelle et phylogénétique intra et inter-communautés

### VI.1. Recouvrement de floraison au sein des communautés

*Cette section est liée à des résultats présentés en détail dans l'[ARTICLE 4](#).*

Le recouvrement de floraison varie en fonction de l'interaction entre âge des talus et régime de fauche. Ainsi, le recouvrement de floraison diminue plus rapidement avec l'âge dans les communautés non fauchées que dans les communautés fauchées (**TABLEAU 5, FIGURE 17 A**). Le recouvrement de floraison varie aussi en fonction de la diversité de couleur de fleurs au sein de la communauté, de l'orientation et de l'inclinaison du talus. Le recouvrement de floraison est ainsi plus important dans les communautés avec une diversité de couleurs de fleurs plus faible (couleur dominante : jaune). De plus, le recouvrement de floraison est plus faible dans les talus orientés au Nord que dans les talus orientés à l'Est, tandis que le recouvrement de floraison dans les talus orientés à l'Ouest ne diffère pas de ceux orientés au Nord et à l'Est. Enfin, le recouvrement de floraison diminue avec une inclinaison plus forte des talus (**TABLEAU 5**).

Au sein des communautés, le recouvrement de floraison des espèces strictement entomophiles est significativement plus faible que le recouvrement de floraison des espèces présentant un autre type de pollinisation ( $\text{Recouvrement}_{\text{entomophiles}} = 0.23$  vs.  $\text{Recouvrement}_{\text{autres}} = 0.24$ ,  $V = 335$ ,  $P = 0.03$ ). Le recouvrement de floraison des espèces strictement entomophiles varie en fonction de l'âge des communautés, de la diversité de couleurs de fleurs d'espèces strictement entomophiles dans la communauté, de l'orientation du talus et du ratio C/N dans le sol (**TABLEAU 6**).

Le recouvrement de floraison moyen par combinaison de classe d'âge et de régime de fauche, en considérant toutes les espèces au sein de la communauté, est supérieur à l'attendu aléatoire durant les stades successionnels les plus précoces aussi bien pour les communautés fauchées que pour les communautés qui ne subissent pas cette perturbation récurrente. A partir



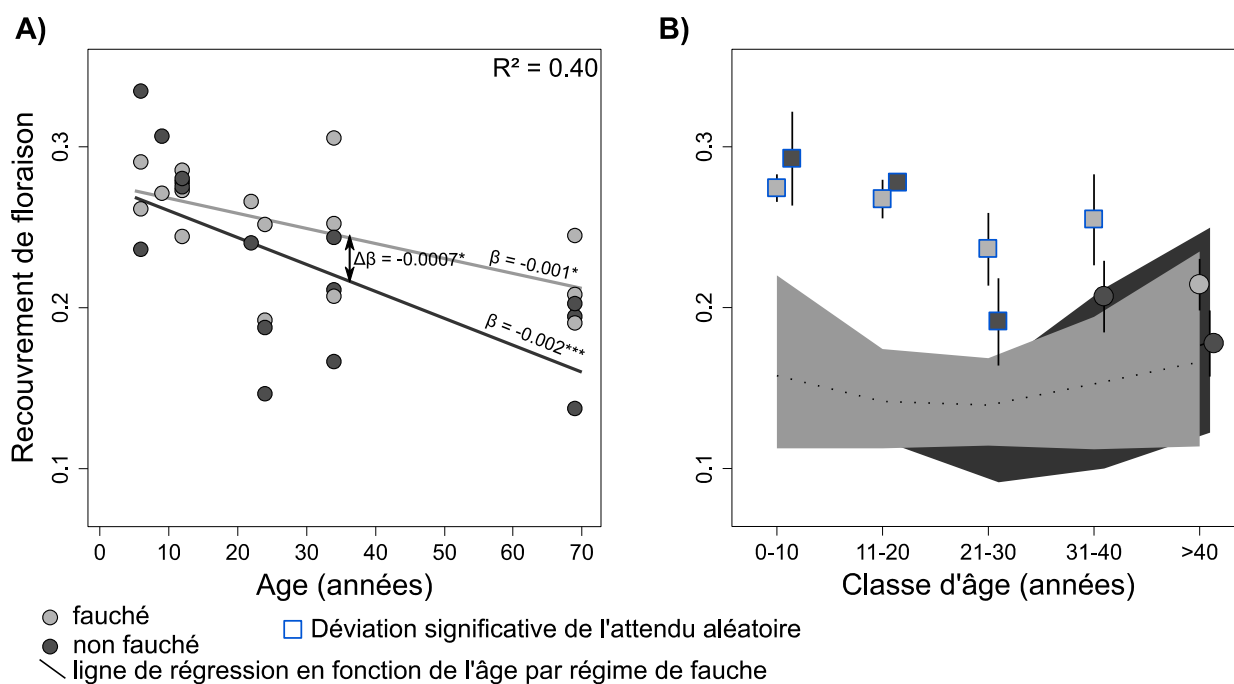
de 31-40 ans, le recouvrement moyen de floraison des communautés non fauchées ne diffère pas de l'attendu aléatoire tandis que le recouvrement de floraison des communautés fauchées ne dévie pas de l'attendu à partir de 40 ans seulement (**FIGURE 17 B**). Le recouvrement de floraison calculé en considérant uniquement les espèces strictement entomophiles dévie de l'attendu aléatoire en suivant les mêmes patrons de variation.

**Tableau 5. Paramètres estimés du modèle linéaire sélectionné explicatif des variations de recouvrement de floraison à l'échelle de la communauté en considérant l'ensemble des espèces présentes tout au long de l'année.** Le détail des termes est identique à celui dans la légende du Tableau 1 et avec R<sup>2</sup> ajusté qui donne la part de variation expliquée par le modèle en corrigeant par le nombre de prédicteurs inclus dans le modèle et P(modèle) qui correspond à la p-value du modèle.

<b>Modèle<sub>recouvrement</sub> toutes espèces</b>					
	Est.	Std. Error	t	P	
Ordonnée à l'origine	0.94	0.19	4.83	< 0.001	**
Age <sup>Fauché</sup>	-0.0013	0.0003	-3.86	< 0.001	**
Age <sup>Non fauché</sup>	-0.0020	0.0003	-6.96	< 0.001	**
Age:Fauche	-0.0007	0.0003	-3.71	0.001	*
Diversité de couleur de fleur totale	-0.7	0.27	-2.87	0.008	*
Orientation = Nord vs. Est	-0.03	0.01	-2.74	0.01	
Orientation = Sud vs. Est	-0.03	0.018	-1.78	0.08	
Orientation = Sud vs. Nord	0.006	0.019	0.34	0.73	
Inclinaison	-0.002	0.001	-2.44	0.02	
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>			0.69		
<b>P (modèle)</b>			< 10 <sup>-4</sup>		

**Tableau 6. Paramètres estimés du modèle linéaire sélectionné explicatif des variations de recouvrement de floraison à l'échelle de la communauté en considérant uniquement les espèces entomophiles strictes présentes tout au long de l'année.** Le détail des termes est identique à celui dans la légende du Tableau 3.

<b>Modèle<sub>recouvrement</sub> espèces strictement entomophiles</b>					
	Estimate	Std. Error	t	P	
Intercept	0.57	0.12	4.35	< 0.001	**
Age	-0.001	0.0003	-3.86	< 0.001	**
Diversité de couleur de fleur des entomophiles strictes	-0.39	0.17	-2.24	0.03	*
Orientation = North vs. East	-0.04	0.01	-2.53	0.02	*
Orientation = South vs. East	-0.01	0.02	-0.67	0.51	NS
Orientation = South vs. North	0.02	0.02	1.41	0.17	NS
C/N	-0.002	0.001	-2.55	0.03	*
<b>R<sup>2</sup> ajusté</b>			0.49		
<b>P (modèle)</b>			< 10 <sup>-3</sup>		



**Figure 17. Variations de l'indice de recouvrement de floraison (A) et déviation de l'attendu aléatoire (B) au sein des communautés au cours de la succession et en fonction du régime de fauche.** Les lignes de régression montrent les prédictions de modèles linéaires avec le paramètre estimé pour la pente par régime de fauche (bêta) avec le seuil de significativité associé. La différence de pente ( $\Delta\beta$ ) et le seuil de significativité associé sont figurés entre les droites de régression. Seuils de significativité :  $***P < 0.001$ ;  $**P < 0.01$ ,  $*P < 0.05$ ,  $\dagger P < 0.06$ , ns  $P > 0.06$  Les carrés bleus indiquent une déviation significative ( $P < 0.05$ ) de la valeur moyenne de recouvrement de floraison au sein des communautés d'un contexte par rapport à l'attendu aléatoire représenté par les enveloppes (les marges extérieures des enveloppes représentent les quantiles à 2.5% et 97.5% de la distribution calculée après 1000 permutations par communauté, tandis que les tirets et pointillés représentent la moyenne en non fauché et en fauché respectivement) alors que les cercles indiquent une valeur moyenne dans le contexte non différente de l'attendu aléatoire.

## VI.2. Diversité fonctionnelle multi-traits entre communautés

*Cette section est liée à des résultats présentés en détail dans l'[ARTICLE 2](#).*

L'analyse de la bêta-diversité fonctionnelle (ou turnover fonctionnel) entre toutes les paires de communautés indique une influence des différences de classe d'âge, de régime de fauche, d'orientation, de largeur, d'inclinaison et de type de talus (remblai ou déblai) sur les changements fonctionnels entre communautés (TABLEAU 7).

Le turnover fonctionnel entre communautés d'un même contexte est systématiquement plus important entre communautés non fauchées qu'entre communautés fauchées dans toutes les classes d'âge sauf après 40 ans. Les patrons de variation de turnover fonctionnel au cours de la

succession différent selon le régime de fauche. Alors que le turnover fonctionnel est au plus bas à 11-20 ans entre communautés non fauchées, le turnover fonctionnel intra-contexte est minimum à 21-30 entre communautés fauchées.

Dans sept combinaisons de classe d'âge et régime de fauche (ou contexte) sur dix (tous sauf 11-20 et plus de 40 ans non fauché et 31-40 fauché), le turnover fonctionnel moyen par contexte est significativement inférieur à l'attendu suite à une randomisation des valeurs de traits attribuées aux espèces dans l'ensemble régional (en suivant le modèle NM2 de l'[ARTICLE 2](#), **FIGURE 18 A**). Autrement dit, les communautés de ces contextes ont tendance à être fonctionnellement plus similaires entre elles que ce qu'on attendrait si les valeurs de traits fonctionnels des espèces coexistant au sein de ces communautés étaient tirées au hasard au sein d'un ensemble régional de valeurs de traits. On a donc de la convergence fonctionnelle entre communautés au sein de ces contextes (convergence fonctionnelle contextuelle).

**Tableau 7. Analyse de variance (MANOVA permutatonnelle) du turnover fonctionnel (Rao  $\beta_{FD}$ ) entre toutes les paires de communautés.** Df représente le nombre de degrés de liberté, Sums of Sq. la somme des carrés des écarts, Mean Sq. les carrés moyens, F la statistique observée et R<sup>2</sup> la part de variation expliquée par chaque prédicteur

Rao $\beta_{FD}$	Nombre de permutations: 1000					
	df	Sums of Sq.	Mean Sq.	F	R <sup>2</sup>	P (> F)
Inclinaison	1	120.5	120.46	7.25	0.027	0.008
Type de talus (remblai/déblai)	1	114.4	114.43	6.89	0.026	0.01
Orientation	2	844.7	422.36	25.42	0.19	< 0.001
Largeur	1	114.6	114.57	6.89	0.026	0.006
Classe d'âge:Fauche	9	1458.0	162	9.75	0.33	< 0.001
Residus	105	1744.5	16.61		0.39	
Total	119	4396.8			1.0	

### **VI.3. Diversité phylogénétique entre communautés et lien avec la diversité fonctionnelle**

*Cette section est liée à des résultats présentés en détail dans l'[ARTICLE 2](#).*

La bêta-diversité phylogénétique (ou turnover phylogénétique) entre toutes les paires de communautés varie aussi en fonction des différences de classe d'âge, de régime de fauche,

d'orientation, de largeur, d'inclinaison et de type de talus (remblai ou déblai) entre communautés (**TABLEAU 8**).

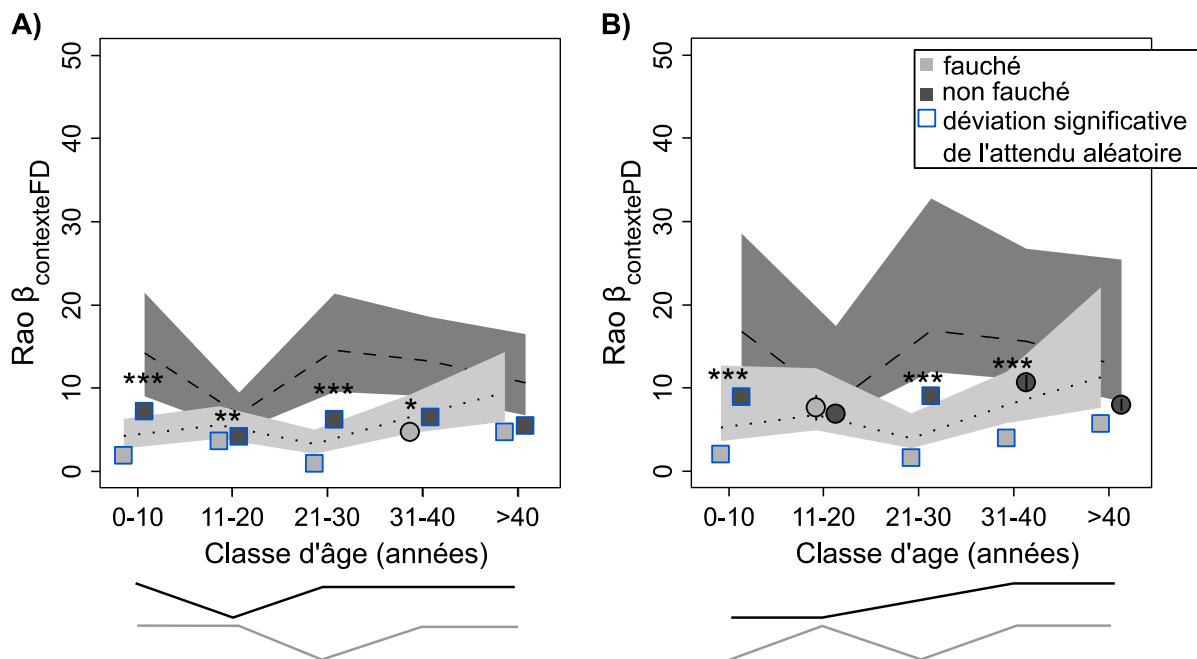
Le turnover phylogénétique intra-contexte est plus important entre communautés non fauchées qu'entre communautés fauchées dans les classes d'âge 0-10, 21-30 et 31-40 ans. Les patrons de variation de turnover phylogénétique au cours de la succession diffèrent selon le régime de fauche. Alors que le turnover phylogénétique intra-contexte augmente entre 11-20 ans et 31-40 ans pour les communautés non fauchées, les variations pour les communautés fauchées sont plus irrégulières.

Le turnover phylogénétique moyen par contexte est inférieur à l'attendu aléatoire pour tous les contextes excepté à 11-20 ans (fauché et non fauché) et après 31 ans en non fauché (**FIGURE 18 B**). On a donc convergence phylogénétique entre communautés au sein de chaque contexte (convergence phylogénétique contextuelle).

La SLA, le LDMC et la durée de floraison présentent un signal phylogénétique significatif, avec des valeurs de K de Blomberg inférieures à l'attendu sous un modèle Brownien d'évolution ( $K_{SLA} = 0.25$ ,  $K_{LDMC} = 0.59$ ,  $K_{Duration} = 0.19$  and  $P < 0.01$  for all Blomberg's K tests). Quand on considère toutes les paires d'espèces de talus routiers, il n'y a pas de corrélation entre les distances phylogénétiques et les différences de date de début et de date de fin de floraison ( $P > 0.05$ ) mais la distance phylogénétique est corrélée à la distance de formes de vies (Coefficient de corrélation du test de Mantel = 0.13,  $P < 0.001$ ). Enfin, les matrices de diversité bêta fonctionnelles et phylogénétiques entre toutes les paires de communautés sont significativement corrélées (Coefficient de corrélation du test de Mantel:  $\beta FD_{\beta PD} = 0.45$ ,  $P < 0.001$ ).

**Tableau 8. Analyse de variance (MANOVA permutatoire) du turnover phylogénétique ( $Rao \beta_{PD}$ ) entre toutes les paires de communautés.** Df représente le nombre de degrés de liberté, Sums of Sq. la somme des carrés des écarts, Mean Sq. les carrés moyens, F la statistique observée et  $R^2$  la part de variation expliquée par chaque prédicteur

$Rao \beta_{PD}$	Number of permutations: 1000					
	df	Sums of Sq.	Mean Sq.	F model	$R^2$	P (> F)
Slope angle	1	124.3	124.257	3.9202	0.024	0.009
Road slope type	1	131.5	131.464	4.1476	0.025	0.004
Orientation	2	340.0	169.979	5.3627	0.065	< 0.001
Width	1	300.8	300.774	9.4891	0.057	< 0.001
Age class:Mowing	9	1022.8	113.64	3.5852	0.195	< 0.001
Residuals	105	3328.2	31.697		0.634	
Total	119	5247.4			1.0	



**Figure 18. Variations de turnover fonctionnel ( $Rao \beta_{contexteFD}$ ) et phylogénétique ( $Rao \beta_{contextePD}$ ) entre communautés d'un même contexte au cours de la succession et en fonction du régime de fauche.** Les étoiles indiquent des différences significatives entre régimes de fauche au sein d'une même classe d'âge, tandis que les lignes sous les placettes indiquent des variations significatives (inclines) ou non (plates) entre classes d'âge pour un même régime de fauche. Les carrés bleus indiquent une déviation significative ( $P < 0.05$ ) de la valeur moyenne de diversité entre communautés d'un contexte par rapport à l'attendu aléatoire représenté par les enveloppes (les marges extérieures des enveloppes représentent les quantiles à 2.5% et 97.5% de la distribution calculée après 1000 permutations par communauté tandis que les tirets et pointillés représentent la moyenne en non fauché et en fauché respectivement) alors que les cercles indiquent une valeur moyenne dans le contexte non différente de l'attendu aléatoire.

## Discussion

---





Cette section discute tout d'abord des processus écologiques liés aux changements floristiques, fonctionnels et phylogénétiques au cours de la succession au sein et entre communautés non fauchées. L'influence de la fauche sur la végétation est ensuite abordée, avant de traiter l'influence d'autres variables environnementales sur la composition floristique, fonctionnelle et phylogénétique des communautés. Nos conclusions sur l'écologie des communautés de talus et les implications pour leur gestion à long terme sont alors exposées, ainsi que les limites et perspectives ouvertes par cette étude.

## **VII. Trajectoire successinnelle et influence de la fauche sur les communautés végétales de talus routiers**

### **VII.1. Succession végétale**

#### *Changements de composition et de structure spatiale de la végétation au cours du temps*

Les changements de composition floristique observés montrent un large remplacement des espèces au cours de la succession après ensemencement initial. Cet ensemencement initial par des espèces natives et commerciales peut altérer la composition initiale des communautés et ainsi affecter la dynamique subséquente par rapport à une succession naturelle (Lepš et al. 2007; Matesanz & Valladares 2007; Roscher et al. 2014). Cependant, la contribution des graines déjà présentes dans la banque du sol ou disséminées naturellement depuis les écosystèmes voisins (pluie de graines) à la dynamique successinnelle peut s'avérer faible pour certaines espèces en milieu méditerranéen (Buisson et al. 2006). Dans ce milieu, le semis artificiel de graines à l'état initial est donc susceptible de favoriser et accélérer le processus de végétalisation si les espèces semées sont correctement sélectionnées. Bien que certaines espèces initialement semées ne soient pas observées 13 ans après les travaux d'aménagement, toutes les espèces contenues dans les mélanges de graines dont la composition est connue sont retrouvées au



cours de la succession. Certaines graines semées pourraient donc avoir été intégrées dans la banque de graine du sol et les espèces correspondantes pourraient alors émerger à différents stades successionnels. Les changements de composition observés ici sur les talus routiers sont associés à des changements de forme de vie attendus au cours de la succession dans des systèmes non semés. Les communautés marquées par la prévalence d'herbacées à cycle de vie court sont progressivement remplacées par des communautés présentant plus de ligneux arborés dans les stades plus tardifs de la succession (Filibeck et al. 2012; Raavel et al. 2013). Les espèces ligneuses telles que le thym commun (*Thymus vulgaris*), le romarin officinal (*Rosmarinus officinalis*), le chêne kermès (*Quercus coccifera*) et le chêne vert (*Quercus ilex*), présentes dans les stades les plus tardifs de notre succession de talus routiers, sont caractéristiques du milieu méditerranéen et naturellement retrouvées dans les garrigues et forêts environnantes. De plus, les changements de proportion des différentes formes de vie au sein des communautés au cours de la succession sont associés à une stratification croissante de la végétation.

#### *Dynamique successionnelle des caractéristiques foliaires et de floraison de la végétation*

Nos résultats indiquent que les composantes principales des changements de composition floristique sont associées à des changements fonctionnels au sein des communautés. L'ensemencement réalisé après la mise en place des talus pourrait avoir des conséquences importantes sur la trajectoire fonctionnelle successionnelle à travers des effets fondateurs/de priorité (Vandewalle et al. 2013; Roscher et al. 2014). Cependant, les changements fonctionnels observés au cours de la succession végétale sur les talus routiers sont en accord avec des changements observés dans un contexte plus naturel en milieu méditerranéen après déprise pastorale (Garnier et al. 2008), ce qui suggère que l'ensemencement a une influence faible ou en harmonie avec la dynamique fonctionnelle naturelle.

On note en particulier que les variations de valeurs de traits foliaires et racinaires moyens représentent la trajectoire successionnelle attendue en contexte méditerranéen (Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010). Les plantes à cycle de vie court et croissance rapide en

début de succession (SLA et SRL élevées) sont progressivement remplacées par des plantes plus pérennes avec des feuilles et racines fines plus longévives et une allocation des ressources plus importante dans des composants structurels (LDMC et RDMC élevés). Cela reflète un changement des stratégies écologiques des plantes, lié à un compromis général entre acquisition et conservation des ressources (Wright et al. 2004; Shipley, Lechowicz, et al. 2006). Ce changement de stratégies d'utilisation des ressources au niveau des communautés, depuis des plantes avec une stratégie d'acquisition des ressources vers des plantes avec une stratégie plus conservative, est observable aussi bien au niveau des tissus foliaires que racinaires fins. Ces observations sont donc en accord avec le « *plant community economic spectrum* » décrit par Pérez-Ramos *et al.* (2012) en contexte méditerranéen et suggère donc une forte contribution de la disponibilité en nutriments et en eau dans le sol sur la structure fonctionnelle des communautés au cours du temps. Notre étude, en contexte méditerranéen et à l'échelle de la communauté, a plutôt tendance à confirmer l'idée que le compromis entre acquisition et conservation des ressources n'a pas lieu indépendamment entre les compartiments de la plante mais concerne un budget exprimé au niveau de la plante entière (Grime et al. 1997; Freschet et al. 2010; Reich 2014). La présence de compromis à l'échelle de la plante entière (plutôt que par compartiment) est en accord avec l'idée que les plantes, grâce aux surfaces d'interface que constituent les racines et les feuilles, font partie d'un continuum entre le sol et l'atmosphère, espaces qui « contiennent » les ressources essentielles à leur développement (lumière, CO<sub>2</sub>, eau et nutriments).

Le turnover spécifique est la source principale de variation des valeurs de traits foliaires entre communautés, ce qui est plutôt attendu lorsque les compositions floristiques sont très distinctes entre extrémités d'un long gradient tel que la succession (Albert et al. 2011; Siefert et al. 2015). Alors que la variabilité intraspécifique (VIT) contribue généralement significativement aux variations fonctionnelles à une échelle locale et le long de gradients présentant un turnover taxonomique faible (Albert et al. 2010; Siefert et al. 2014), on constate ici qu'elle contribue tout de même secondairement aux variations de LDMC en fonction de l'interaction entre âge et

régime de fauche. La faible contribution de la VIT aux variations de LDMC et l'absence de contribution de la VIT aux variations de SLA en fonction des effets testés peut refléter des réponses intraspécifiques contrastées entre espèces, qui induisent des variations faibles ou nulles à l'échelle des communautés (Kichenin et al. 2013; Kumordzi et al. 2014).

Les traits de phénologie de floraison (dates de début et de fin de floraison et durée de floraison) ne varient pas directement en fonction de l'âge des talus, mais on constate une influence indirecte de la succession écologique sur la phénologie de floraison à travers son influence sur les stratégies d'utilisation des ressources, en accord avec des études précédentes (Navas et al. 2010). Ainsi, la date de fin et la durée de floraison observées au niveau des communautés varient avec les changements de stratégie d'utilisation des ressources qui ont lieu au cours de la succession. Une durée de floraison plus longue est ici associée à une stratégie d'acquisition rapide des ressources (valeurs de SLA plus élevées et LDMC plus faible) et la fin de floraison est plus précoce dans les communautés plus conservatives (valeurs de LDMC plus élevées). La variabilité intraspécifique contribue davantage aux variations de date de début de floraison qu'aux variations de LDMC entre communautés. Cela pourrait refléter la sensibilité plus forte de la date de début de floraison aux variations de conditions environnementales et démontre l'intérêt d'un échantillonnage à une échelle très fine des traits phénologiques. Les conditions environnementales semblent influencer la réponse intraspécifique sur la date de début de floraison de façon cohérente sur l'ensemble des espèces tandis que la date de fin et la durée de floraison ne varient pas significativement à l'échelle des communautés, malgré le turnover spécifique important le long de la succession. Cette absence de variation peut donc refléter (i) le fait que l'ensemble des espèces présentent des variations faibles voire nulles sur ces traits ou (ii) la neutralisation de réponses intraspécifiques plus contrastées entre espèces au sein des communautés (Kichenin et al. 2013; Kumordzi et al. 2014).

*Convergence fonctionnelle et phylogénétique au cours de la succession : facilitation entre espèces et filtres environnementaux*

Dans notre étude, les valeurs de traits foliaires et la forme de vie sont plus similaires entre espèces phylogénétiquement plus proches. Ce conservatisme de niche, et plus grande similarité écologique entre apparentés associée (Wiens et al. 2010), permet de mettre en évidence des processus filtrant les espèces coexistant dans les communautés non fauchées sur la base de leurs caractéristiques fonctionnelles et de leur degré de parenté (Webb et al. 2002; Cingolani et al. 2007; Ackerly & Cornwell 2007; Kraft & Ackerly 2010; Hillerislambers et al. 2012). Pour mettre en évidence les filtres agissant à l'échelle intra-communauté au cours de la succession sans l'influence de la fauche, nous avons ici analysé la déviation du recouvrement de floraison observé au sein des communautés non fauchées par rapport à un attendu aléatoire sous hypothèse nulle. L'analyse de la déviation des indices de diversité fonctionnelle et phylogénétique observés entre communautés non fauchées d'une même classe d'âge par rapport à un attendu aléatoire sous hypothèse nulle permet de mettre en évidence les filtres qui déterminent la composition des communautés à un stade successional donné, comparée à la dynamique d'ensemble de la succession.

A l'échelle intra-communauté, on constate que les changements de phénologie de floraison au cours de la succession sont notamment associés à une transition progressive depuis des communautés associant des plantes avec une convergence forte de leurs périodes de floraison vers des communautés assemblées aléatoirement quant à leur période de floraison. Ce résultat est en accord avec la plupart des études révélant une synchronie plus élevée qu'attendue par hasard ou non différente de l'attendu aléatoire (Fleming & Partridge 1984; Post et al. 2008; Dante et al. 2013). Cette convergence dans la période de floraison peut être associée à un processus de facilitation directe pour l'attraction des pollinisateurs au sein des communautés à travers un renforcement du signal floral (Moeller 2004; Sargent & Ackerly 2008). Cette convergence peut aussi être liée à une diminution des effets délétères des prédateurs de graines à travers des effets de saturation du prédateur. Cet effet bénéfique de la synchronie de floraison/fructification peut s'apparenter à de la « facilitation apparente indirecte » qui, par opposition au processus de compétition apparente (Holt 1977), induiraient

une diminution de la pression de prédation sur les graines de certaines espèces lorsque plusieurs types de graines sont disponibles (Fenner 1998).

Pour résumer, à l'échelle intra-communauté en conditions non fauchées, le début de succession est marqué par la synchronie de floraison entre espèces, probablement en partie en lien avec des effets bénéfiques en termes d'attraction des pollinisateurs et de survie des graines grâce à des effets de satiation des prédateurs.

A l'échelle contextuelle, les résultats sur la bêta-diversité fonctionnelle et phylogénétique entre communautés non fauchées indiquent aussi la présence de processus filtrant les espèces coexistant au sein des communautés sur la base de la combinaison de leurs valeurs de traits foliaires, de phénologie de floraison et forme de vie, en accord avec d'autres études (Cornwell & Ackerly 2009; de Bello et al. 2013; Bhaskar et al. 2014; Kraft et al. 2015). Dans notre cas, la bêta-diversité fonctionnelle est inférieure à l'attendu aléatoire dans tous les contextes non fauchés. Cela signifie que dans chaque classe d'âge, des conditions environnementales particulières filtrent les espèces capables de s'installer et de persister au sein des communautés de talus routiers dans la zone. Alors que le turnover taxonomique ne varie pas entre communautés du même contexte non fauché sur la période 0 à 20 ans, les espèces présentes dans la classe d'âge 11-20 ans sont tout de même fonctionnellement plus similaires sans être phylogénétiquement plus proches que les espèces des communautés non fauchées de 0 à 10 ans. Ceci pourrait signifier la présence d'un filtre environnemental fort et d'une compétition interspécifique faible entre 11 et 20 ans. Le filtre d'habitat induit de la convergence fonctionnelle contextuelle, qui réduit les différences fonctionnelles entre communautés dans ce contexte. Après 21 ans, on observe un déclin dans la bêta-diversité taxonomique alors que la bêta-diversité fonctionnelle reste constante et que la bêta-diversité phylogénétique augmente au cours de la succession. Autrement dit, les communautés non fauchées après 21 ans présentent de plus en plus d'espèces en commun, mais avec une diversité de valeurs de traits constante et ces espèces proviennent d'un pool phylogénétique de plus en plus diversifié. Cela suggère donc que des espèces provenant de clades distants ont acquis des valeurs de traits similaires en réponse à un filtre

d'habitat à long terme. On a donc de la convergence évolutive, probablement liée à la contrainte climatique forte (Mooney & Dunn 1970), qui rassemble des espèces avec des fonctions semblables mais non proches parentes dans plusieurs contextes, notamment en fin de succession (Kraft et al. 2007). Il s'agit en fait d'espèces typiquement méditerranéennes provenant de familles différentes (cistacées, fabacées, fagacées, lamiacées, pinacées et poacées en particulier) qui ont été semées en début de végétalisation ou qui s'installent spontanément sur les talus routiers dans la région et qui dominent les communautés au-delà de 30 ans, car elles sont bien adaptées aux conditions climatiques et notamment la sécheresse d'autant plus importante que le terrain est en pente (Bochet & Garcia-Fayos 2004; Tormo et al. 2006).

Pour résumer, à l'échelle contextuelle, on a, pour chaque classe d'âge, un filtre environnemental particulier qui rend les communautés non fauchées d'une même classe d'âge plus similaires entre elles qu'attendu par hasard. La composition spécifique, fonctionnelle et phylogénétique semble indiquer que ce filtre est, dans les stades les plus tardifs de la succession, lié aux conditions climatiques méditerranéennes particulièrement influentes sur l'assemblage des communautés même dans ce milieu très anthropisé des talus routiers (Filibeck et al. 2012).

#### *Influence des changements de structure de végétation et des compromis fonctionnels sur la dynamique successionale*

Une partie des changements de filtre environnemental au cours du temps est liée à la part « autogénique » de la succession écologique (Tansley 1935). Ainsi, les changements de végétation au cours du temps sont en partie liés aux variations environnementales générées par les changements de composition floristique et aux compromis en termes de stratégie qui existent au sein de cette végétation.

La stratification de la végétation qui a lieu au cours de la succession engendre une fermeture progressive de la canopée susceptible d'influencer la composition et la structure spatiale des conditions environnementales et des ressources au sein des communautés. La présence de végétation arborée a en effet des conséquences sur la température et l'humidité au niveau du sol (Ludwig et al. 2004). On s'attend à ce que la température, la disponibilité en eau et la quantité de

lumière au niveau du sol soient répartis de façon plus homogène au sein d'un talus recouvert uniquement d'herbacées et que la présence croissante de chaméphytes et phanérophytes occasionne la création de microenvironnements plus contrastés au niveau du sol (Baldocchi & Collineau 1994; Kobe & Hogarth 2007). Cette hétérogénéité spatiale croissante des conditions environnementales locales et en termes de disponibilité des ressources au sein des talus peut alors être assimilée à une plus grande diversité de niches écologiques selon la définition d'Hutchinson (1957). Cette différenciation spatiale au sein des talus au cours de la succession peut alors jouer un rôle important dans l'assemblage des communautés végétales (Ravel et al. 2012).

De plus, la relation entre conservation des ressources dans les parties aériennes et une fin de floraison précoce avec une durée de floraison courte suggère l'existence d'un compromis entre utilisation des ressources, phénologie de feuillaison et phénologie de floraison (Bolmgren & Cowan 2008). Ainsi, la production de fleurs dépendrait des capacités de stockage et d'acquisition des ressources ainsi que de la tolérance à la sécheresse dans les communautés (Muller 1978; Routhier & Lapointe 2002; Craine et al. 2012). Ce compromis entre acquisition rapide des ressources dans le compartiment aérien et durée de floraison pourrait aussi traduire un compromis entre la taille des propagules produits et le temps nécessaire à la maturation des graines. La durée de floraison serait alors réduite pour permettre une plus longue maturation des fruits et graines plus gros produits par les plantes conservatrices (Navas et al. 2010).

La combinaison des changements de structure spatiale des conditions abiotiques due à la végétation (hétérogénéité croissante avec la fermeture de canopée) et du compromis entre stratégie reproductive et stratégie d'utilisation des ressources permettent aussi d'expliquer en partie la diminution du recouvrement de période de floraison au sein des communautés au cours du temps. La forte synchronie de floraison en début de succession reflèterait alors la forte dépendance de ces communautés aux contraintes abiotiques distribuées uniformément et déterminantes pour la floraison (photopériode, température et disponibilité en eau dans le sol) ou le succès de la pollinisation (exposition au vent et présence de pluie qui influent sur le

déplacement du pollen pour les anémophiles et sur les visites par les insectes volants pour les entomophiles, Rathcke & Lacey, 1985). Dans les stades successionnels plus tardifs, la stratification de la végétation fournirait des conditions environnementales plus hétérogènes au sein des talus, favorisant une plus grande diversité de niches de floraison (plutôt qu'une seule période favorable commune sur l'ensemble de la sous-placette) et permettant ainsi une diminution du recouvrement de floraison entre espèces. De plus, la diminution de synchronie de floraison au sein des communautés au cours de la succession pourrait être liée à la diminution de la disponibilité en lumière associée à la fermeture de canopée et aux changements associés en termes de stratégie d'utilisation des ressources et de phénologie de feuillaison (Routhier & Lapointe 2002; Kudo et al. 2008). Un recouvrement de floraison plus important au sein des communautés en début de succession est finalement cohérent avec ces contraintes plus fortes sur le moment de floraison en lien avec la période favorable en termes de ressources (lumière, eau et nutriments pour la formation des fleurs et croissance des fruits mais aussi présence d'insectes pollinisateurs pour les espèces entomophiles) pour les espèces rudérales au début de la succession (Grime 1977). Les plantes plus conservatrices peuvent quant à elles mobiliser des ressources stockées antérieurement (y compris les années précédentes) à tout moment de l'année, ce qui permettrait une plus grande hétérogénéité de périodes de floraison (absence de synchronie) dans les stades les plus tardifs de la succession.

## **VII.2. Influence de la fauche**

### *Sur les changements taxonomiques et de structure de la végétation associés.*

La trajectoire floristique successionnelle est altérée par la fauche dans les talus routiers étudiés ici en région méditerranéenne. Le turnover taxonomique entre communautés fauchées est le plus faible en début de succession, ce qui pourrait refléter la faible diversité spécifique des mélanges de graines semés en début de succession par rapport à la diversité de la végétation qui peut s'installer spontanément par la suite. De plus, alors que les communautés fauchées et non fauchées en tout début de succession ont des compositions assez similaires, la composition



floristique des communautés fauchées diffère de celle des communautés non fauchées dès 11-20 ans. Ceci montre le fort impact de la fauche sur la végétation des accotements routiers (Parr & Way 1988; Truscott et al. 2005; Simoes et al. 2013). On retrouve notamment une plus forte proportion d'hémicryptophytes dans les communautés fauchées par rapport aux communautés non fauchées, en accord avec l'attendu sur les stratégies de régénération (tolérance grâce à la présence de bourgeons très proches du sol ou dans le sol permettant la croissance végétative après le retrait de biomasse aérienne, ou évitement grâce à un cycle de vie décalé et survie sous forme de graines ou bulbes lors de la perturbation) dans les communautés sujettes à des perturbations comme la fauche ou le pâturage (Díaz et al. 2007; Klimešová et al. 2008). De plus, contrairement aux résultats de Debussche et al. (1996) en réponse à des perturbations par le feu, ici, la proportion de phanérophytes dans les communautés perturbées n'augmente pas significativement au cours de la succession alors qu'elle augmente dans les communautés qui ne subissent pas la fauche. Par conséquent, l'augmentation de la stratification observée dans les communautés non fauchées au cours de la succession n'est pas détectée dans les communautés qui subissent la perturbation récurrente, conséquence inéluctable de la réduction de la hauteur de la végétation réalisée à 10 cm chaque automne-hiver.

Au sein des communautés, on observe une augmentation de la diversité taxonomique par la fauche tardive, en accord avec d'autres études sur les communautés végétales de bord de route (Tikka et al. 2000; Chaudron et al. 2016) et dans d'autres contextes (Gaujour et al. 2012). Cette augmentation de la diversité au sein des communautés suggère que le retrait de biomasse aérienne par la fauche permet une diminution de la compétition pour la lumière et l'espace. On a donc moins d'exclusion compétitive entre espèces déjà présentes et pour les propagules qui arriveraient dans ces communautés fauchées plus ouvertes que les communautés non fauchées. Cet effet est déjà présent dans les communautés du début de succession (0-10 ans). Cela peut refléter le fait que la végétation est déjà dense très peu de temps après l'aménagement du talus (du fait de la forte couverture végétale imposée deux ans après aménagement), ce qui engendrerait de la compétition pour la lumière très tôt au cours de la succession en l'absence de

fauche. Dans les stades plus tardifs, la fauche peut limiter la compétition par les buissons et arbres et ainsi augmenter la diversité des herbacées (Simoes et al. 2013).

La fauche présente cependant un effet inverse sur la diversité taxonomique à une échelle plus large: le turnover spécifique est plus faible entre communautés fauchées qu'entre communautés non fauchées d'une même classe d'âge. Une réduction de turnover peut être due à deux causes principales. Cette réduction pourrait traduire le fait que moins d'espèces peuvent supporter la coupe tardive réalisée chaque année sur les talus routiers du département (pool d'espèces réduit dans les contextes fauchés par rapport aux contextes non fauchés du même âge). Cette diminution de la bêta-diversité taxonomique pourrait aussi refléter une homogénéisation de la végétation liée directement à la perturbation par la fauche (nombreuses espèces généralistes partagées entre communautés des contextes fauchés par rapport aux contextes non fauchés Naaf & Wulf 2010; Clavel et al. 2011) ou due à une dissémination de graines entre les talus par les engins de fauche (Strykstra et al. 1997; Bullock et al. 2003).

#### *Sur les caractéristiques foliaires et de phénologie de floraison*

La fauche tardive annuelle modifie aussi la trajectoire fonctionnelle au cours de la succession écologique. Ainsi, on note un ralentissement du changement dans la stratégie d'utilisation des ressources au cours de la succession dans les communautés fauchées par rapport à la trajectoire naturelle observée dans les communautés non fauchées. Les valeurs de traits foliaires de la végétation fauchée annuellement sont associées à un taux de croissance plus fort (SLA plus élevé, LDMC plus faible) que ce qui est trouvé dans les communautés non fauchées d'âge similaire. Des résultats concordants ont été trouvés en réponse à la fauche sur des espèces de buissons dans un contexte de végétation de bords de route en milieu méditerranéen (Simoes et al. 2013), ou à l'échelle des communautés en prairie semi-naturelle (Römermann et al. 2009). Ces résultats confirment le fait que la fauche favorise les plantes avec des stratégies plus acquisitives (Gross et al. 2007). Les différences croissantes de valeurs de traits foliaires suggèrent un effet cumulatif de la fauche sur la stratégie d'utilisation des ressources au cours de la succession. Ainsi, la végétation fauchée varie significativement mais moins que la végétation

non fauchée en termes fonctionnels, ce qui est plutôt en accord avec les résultats de Kahmen et al. (2002) lors d'une expérience de 25 ans sur la végétation de prairie calcaire subissant la fauche.

La fauche tardive induit aussi des changements sur la date de début de floraison observée à l'échelle des communautés. La variabilité intraspécifique explique une partie des variations de date de début de floraison. Le début plus précoce dans les communautés fauchées par rapport aux communautés non fauchées est donc en partie lié aux réponses intraspécifiques des espèces face au stress induit par la fauche. Ce stress engendre un investissement avancé dans la reproduction qui pourrait correspondre à de la plasticité phénotypique non héritable ou bien se transmettre de génération en génération (Lacey et al. 2003; Wada & Takeno 2010). La réponse à la fauche est aussi en partie liée au remplacement des espèces par rapport aux communautés non fauchées. Ainsi, la fauche semble favoriser les espèces présentant un début de floraison plus précoce. Le début de floraison avancé peut aussi s'expliquer par réduction de la hauteur de la canopée engendrée par la fauche: cela peut augmenter la disponibilité en ressource lumineuse et la température pour la végétation persistant après la fauche et ainsi avancer la période dans l'année présentant les conditions favorables à la floraison dans les communautés fauchées (Rathcke & Lacey 1985). L'augmentation de température sur les parties fauchées des talus pourrait aussi être liée à leur proximité avec la route elle-même (Forman & Alexander 1998). Cependant, dans notre système, les communautés fauchées et non fauchées sont très proches spatialement, ce qui rend peu probable une différence significative de température liée à la distance à la route (Delgado et al. 2007).

#### *Et sur les processus écologiques et évolutifs sous-jacents*

A l'échelle intra-communauté, les changements observés en termes de phénologie de floraison en réponse à la fauche sont associés avec un déclin plus lent du recouvrement de floraison dans les communautés fauchées par rapport aux communautés non fauchées le long de la succession. Les communautés fauchées présentent de ce fait une synchronie plus élevée qu'attendu par hasard jusqu'à 40 ans. Le recouvrement de floraison plus élevé avec la fauche

suggère que la coupe tardive de la végétation augmente la synchronie de floraison en homogénéisant les conditions environnementales à l'échelle de la sous-placette, et donc la période lors de laquelle les plantes peuvent croître, fleurir et faire arriver leurs graines à maturité. De plus, la fauche promeut la présence d'espèces caractérisées par une croissance après fauche (tolérantes ou avec une stratégie d'évitement, Gomez Sal et al. 1986), qui pourrait induire une synchronie de croissance végétative qui pourrait elle-même favoriser la synchronie de floraison entre ces espèces. Ces résultats permettent de comprendre comment la fauche peut avancer ou retarder la période de floraison au sein des communautés, comme cela a été mis en évidence dans d'autres contextes (Jantunen et al. 2007). Un effet en cascade de la fauche sur la synchronie de floraison peut ainsi en partie expliquer l'avancement du début de floraison liée à la fauche : la fauche hivernale engendrerait alors une croissance végétative plus précoce qui favoriserait un début de floraison plus précoce. De plus, cet effet en cascade de la fauche sur la synchronie de floraison est étroitement lié à la relation forte entre stratégies d'acquisition de ressources et de croissance avec les stratégies de reproduction évoquée précédemment. Le déclin plus lent du recouvrement de floraison au sein des communautés fauchées peut ainsi être lié aux changements plus lents de stratégie d'utilisation des ressources observés dans ces communautés fauchées par rapport aux communautés non fauchées. Cela est cohérent avec les résultats d'autres études (Bolmgren & Cowan 2008; Navas et al. 2010), mais nuance les conclusions de Craine *et al.* (2012b) sur l'indépendance entre stratégie d'utilisation des ressources et phénologie de floraison à l'échelle spécifique dans un contexte de prairies humides. Le lien entre stratégie d'utilisation des ressources et phénologie de floraison est certainement lié à un compromis dans le temps alloué à l'acquisition des ressources et au temps alloué à la reproduction (floraison et maturation des propagules jusqu'à leur dispersion), temps encore plus contraint en conditions fauchées. La fauche n'a cependant pas d'influence sur la synchronie de floraison des espèces strictement entomophiles, peut être car la présence de pollinisateurs représente une contrainte plus forte sur la période de floraison que la fauche.

La bêta-diversité fonctionnelle et la bêta-diversité phylogénétique entre communautés

d'un même contexte varient différemment au cours du temps selon le régime de fauche. Cela reflète le fait que la fauche agit comme un filtre environnemental supplémentaire sur l'assemblage des communautés au cours de la succession. Le turnover taxonomique, fonctionnel et phylogénétique plus faible entre communautés fauchées qu'entre communautés non fauchées dans plusieurs classes d'âge indique qu'un filtre lié à la perturbation récurrente réduit les différences entre communautés fauchées dans chaque classe d'âge. Cette homogénéisation des trois facettes de la diversité pourrait refléter la perte d'espèces spécialistes (et des valeurs de traits et origines phylogénétiques associées) due à la perturbation récurrente (Olden & Rooney 2006; Clavel et al. 2011) et le maintien d'espèces généralistes de début de succession dans les communautés qui subissent la fauche (McKinney 2006; Naaf & Wulf 2010). Ce turnover fonctionnel et phylogénétique réduit par la fauche dans plusieurs contextes, pourrait aussi refléter une homogénéisation de la végétation lié à la dispersion des graines par les engins de fauche évoqué précédemment (Strykstra et al. 1997; Bullock et al. 2003).

### **VII.3. Influence des variables topographiques et pédologiques**

Comme dans d'autres études (Mason et al. 2012; Bernard-Verdier et al. 2012; Bernard-Verdier et al. 2013), les variations de filtres environnementaux mis en évidence entre classes d'âges pourraient être liés à un gradient de sol le long de la succession. Les changements pédologiques corrélés avec l'âge des talus peuvent refléter la modification du milieu par les espèces qui coexistent au cours du temps (pédogénèse en lien avec un processus de construction de niche par certaines espèces, Miles, 1985). Les différences de ratio C/N dans le sol, paramètre pédologique non corrélé à l'âge des talus, ont aussi un effet sur le turnover fonctionnel et phylogénétique entre communautés. Cela reflète l'importance de la disponibilité en azote dans le sol sur le filtre environnemental façonnant l'assemblage des communautés (Mason et al. 2012).

L'inclinaison des talus a aussi une influence importante sur la stratégie d'utilisation des ressources au sein des communautés et la bêta-diversité entre communautés. Ceci peut s'expliquer par le fait qu'une plus forte sécheresse du sol est constatée sur les pentes plus

inclinées et que seules les plantes capables de tolérer ce stress peuvent s'installer et persister dans ces conditions (Bochet & Garcia-Fayos 2004; Tormo et al. 2006). La disponibilité en eau dans le sol étant un facteur déterminant dans l'assemblage des communautés (Carmona, Mason, et al. 2015), l'inclinaison de la pente a donc des conséquences importantes sur le filtre environnemental. L'inclinaison peut alors affecter la stratégie d'utilisation des ressources en favorisant la conservation de la ressource en eau dans les parties aériennes, en particulier en région méditerranéenne (Bochet & Garcia-Fayos 2004). La sécheresse augmentée sur les fortes pentes est en effet susceptible de sélectionner des plantes présentant une stratégie plus tolérante au stress (Grime 1977), ce qui est en accord avec les variations de traits foliaires observées avec l'augmentation de l'inclinaison des talus. De façon similaire, la floraison avancée avec l'augmentation de l'inclinaison du talus peut refléter une floraison induite par le stress hydrique augmenté en conditions plus pentues (Wada & Takeno, 2010).

#### **VII.4. Implications pour la gestion des talus routiers**

La succession écologique a souvent été étudiée car elle joue un rôle central pour améliorer le succès des mesures de restauration et l'efficacité de la gestion du paysage (Khater et al. 2003; Young et al. 2005; Walker et al. 2007; Prach et al. 2014). On note que les limites minimales de couverture globale observable à plusieurs mètres imposées aux aménageurs sont bien respectées jusqu'à 13 ans après ensemencement et que plusieurs espèces initialement semées font bien partie du cortège floristique retrouvé jusqu'à plus de 40 ans. Bien que notre étude ne permette pas de détecter l'influence de l'ensemencement sur la vitesse et la qualité de végétalisation, ceci indique tout de même un choix pertinent des espèces intégrées dans les mélanges de graines. Même si ces espèces arrivent spontanément depuis les environs (plutôt que de persister depuis l'hydro-ensemencement initial), le mélange de graines commerciales et de graines d'espèces natives de la région semé ici semble adapté en termes de composition floristique et pourrait donc jouer un rôle dans la dynamique rapide de végétalisation des talus, étant donnée la contribution lente de la banque du sol et de pluie de graines naturelles pour

l'établissement de certaines espèces spécialistes en milieu méditerranéen (Buisson et al. 2006). Notre étude a permis de montrer que les changements de composition floristique et fonctionnelle observés au cours de la succession en conditions non fauchées sont le résultat de filtres environnementaux variables aux différents stades de la succession. Les filtres qui façonnent cette dynamique successioneuse sont très probablement en lien avec la pédogénèse naturelle qui a lieu sous l'action des plantes qui coexistent successivement (Zarin & Johnson 1995; Huggett 1998) et en lien avec les conditions climatiques particulièrement contraignantes dans la région et plus particulièrement sur terrain pentu (Bochet & Garcia-Fayos 2004). Ainsi, les plantes adaptées aux conditions climatiques méditerranéennes, semées initialement ou qui s'implantent naturellement par la suite, persistent durablement aux changements de conditions biotiques et abiotiques qui ont lieu au cours de la succession ou sont avantagées, en fin de succession, suite à l'ensemble de ces changements (Egler 1954; Connell & Slatyer 1977). Ces changements écologiques pourraient même être des étapes nécessaires (construction de niche) avant l'installation définitive de cette végétation (Miles 1985). Sur les talus routiers en région méditerranéenne, il faut donc laisser varier naturellement les conditions biotiques et abiotiques pendant une trentaine d'années après l'ensemencement initial avant que la végétation naturelle méditerranéenne domine la partie non perturbée du système.

Notre étude montre que la fauche a des conséquences importantes sur la trajectoire floristique successioneuse, notamment à travers son impact négatif sur la conservation des ressources dans le compartiment aérien et les contraintes que ce retrait récurrent de biomasse aérienne impose sur la phénologie de floraison. Ainsi, la dynamique successioneuse est contrainte par la fauche tardive mais elle n'est pas complètement inhibée comme dans d'autres études, à moins long terme, avec des régimes de fauche plus fréquents, sur des périodes de l'année plus contraignantes (Moog et al. 2002; Kahmen et al. 2002). Dans le contexte des talus routiers méditerranéens, faucher la végétation une fois par an à l'automne/hiver mène à des compositions partiellement distinctes entre communautés fauchées et non fauchées de plus de 40 ans. Cependant, l'arrivée spontanée de graines depuis les parties non fauchées des talus et

depuis la végétation naturelle adjacente pourrait contribuer à nuancer ces différences (Tormo et al. 2006; de la Riva et al. 2011; c). En contexte méditerranéen, la fauche annuelle tardive semble donc suffisante pour satisfaire les exigences concernant la sécurité routière tout en permettant une dynamique successionnelle cohérente avec la trajectoire naturelle. Les conséquences importantes de la fauche sur la stratégie d'utilisation des ressources et sur la phénologie de floraison au sein des communautés pourraient servir à améliorer le service d'agrément paysager rendu par la végétation des talus routiers en zone méditerranéenne. En effet, la présence de fleurs et de végétation variée sont fortement appréciés par les utilisateurs de la route (Akbar et al. 2003). En sachant que les communautés fauchées commencent à fleurir plus tôt que les communautés qui ne subissent pas la fauche et que la floraison est plus synchrone qu'attendu par hasard jusqu'à 40 ans au sein de ces communautés, associer végétation fauchée (végétation herbacée fleurissant plus précocement et de façon plus synchrone donc plus massive) et végétation non fauchée (végétation buissonnante et arborée) pourrait améliorer la beauté scénique à l'échelle du talus entier.

De plus, la combinaison de végétation fauchée et non perturbée devrait procurer une plus large gamme d'habitats, en lien avec les différences de composition floristique, de structure spatiale verticale et horizontale, de traits fonctionnels foliaires et floraux ainsi qu'une plus grande diversité de conditions environnementales associées (Auestad et al. 2011). Cette hétérogénéité pourrait alors promouvoir la diversité de la faune associée à la végétation de ces talus routiers, et plus particulièrement la diversité des insectes (Gathmann et al. 1994; Poulin & Lefebvre 2002; Tews et al. 2004; Moretti et al. 2013).

Finalement, l'ensemble des bénéfices potentiels liés à une gestion en mosaïque à fine échelle montre l'intérêt de faucher la végétation uniquement sur des portions d'accotement et de laisser le reste de la végétation non perturbée lorsque cela est possible. Ainsi, la végétation des talus pourrait à la fois être agréable aux usagers de la route, servir d'habitat pour une plus grande diversité de faune associée et réaliser une trajectoire floristique successionnelle presque naturelle tout en n'altérant pas la sécurité routière.



## **VIII. Limites et perspectives**

Cette étude de la succession écologique est basée sur l'analyse de la composition floristique et fonctionnelle de la végétation de talus formant une chronoséquence sur près de 70 ans. Cette profondeur temporelle peut paraître assez faible par rapport à l'échelle temporelle à laquelle les processus écologiques agissent sur les communautés d'après des études précédentes dans des contextes plus ou moins similaires (Mason et al. 2012; Raavel et al. 2012; Purschke et al. 2013). L'étude de communautés végétales de talus plus anciens permettrait d'estimer les processus écologiques qui façonnent cette végétation à plus long terme. Cet échantillonnage de sites plus anciens reste toutefois difficile car les talus routiers sont des constructions nécessairement réalisées par l'homme et qui font l'objet de travaux de rénovation réguliers pour des raisons de sécurité ou en lien avec des développements du réseau de transport. L'intérêt d'étudier la végétation de talus très vieux reste donc limité, étant donné le renouvellement fréquent des structures auxquelles cette végétation est associée.

Il serait toutefois intéressant de réaliser un suivi à long terme de la végétation des talus les plus jeunes étudiés ici (approche diachronique) pour pleinement valider les conclusions obtenues grâce à l'approche synchronique (chronoséquence) utilisée ici (Walker et al. 2010). Le suivi à long terme de la végétation permettrait aussi d'apprécier les bénéfices à long terme de la fauche raisonnée, qui est appliquée depuis 2012 seulement dans l'Hérault. Avant cette date, le régime de fauche (hauteur de coupe, fréquence et dates de fauche) a toujours été appliqué de façon homogène sur le département — et toujours en fauchant uniquement la partie au plus proche de la route — mais les services techniques fauchaient alors plus fréquemment (3 à 4 fois par an). Cette fréquence de fauche plus élevée peut d'ailleurs avoir un impact sur les différences entre végétation fauchée et non fauchée sur les communautés les plus anciennes. De plus, la mesure de conditions abiotiques complémentaires à celles mesurés ici, telles que la température et la quantité de lumière au sol et au niveau de la canopée des différentes strates ou encore la disponibilité en eau dans le sol, permettrait de décrire avec précisions les filtres environnementaux qui façonnent les communautés à chaque stade successionnels. Il serait alors

aussi pertinent de tester l'influence de la distribution spatiale des talus dans le paysage, en prenant en compte la proximité entre eux des talus de différentes classes d'âge (modèles spatialisés), mais aussi en intégrant des informations plus détaillées sur la matrice paysagère dans laquelle ces talus sont insérés (Di Pietro et al. 2016). Ceci devrait permettre de consolider les connaissances actuelles sur les facteurs influençant les trajectoires floristiques et fonctionnelles de la végétation de ces systèmes et permettrait donc d'optimiser la réussite des mesures de végétalisation de ceux-ci (Walker et al. 2007).

Un échantillonnage plus exhaustif de la végétation (végétation aux alentours, graines dans le sol, échantillonnage des traits sur l'ensemble des sites et pour toutes les espèces, y compris les espèces rares) permettrait aussi d'améliorer la compréhension des mécanismes écologiques qui sous-tendent les changements observés (Gimaret-Carpentier et al. 1998; Kercher et al. 2003; Pakeman & Quested 2007; Wilson 2011; Carmona, Rota, et al. 2015; Májeková et al. 2016) au cours de la succession et en réponse à la fauche. La connaissance plus précise de la composition de la végétation aux alentours de chaque talus permettrait en effet d'évaluer l'influence de l'immigration potentielle depuis ces zones sur les changements de compositions au cours du temps (Bochet et al. 2007). En combinant cet échantillonnage de la végétation aux alentours à la détermination des espèces présentes dans la banque de graines du sol (souvent importé lors les travaux d'aménagement) avant ensemencement, on pourrait alors mieux discerner l'influence des différentes sources de graines sur la dynamique de végétalisation (Buisson et al. 2006). De plus, l'intégration parcimonieuse de traits représentant des axes écologiques complémentaires à ceux étudiés ici pourrait permettre de mettre en évidence des processus structurant les communautés mais indétectables en se basant uniquement sur les quatre dimensions fonctionnelles étudiées ici (traits foliaires, traits racinaires fins, phénologie de floraison et forme de vie, Laughlin, 2014; Kraft et al., 2015; Maire et al., 2015). En particulier, l'étude de traits liés aux interactions entre organismes (plante-plante, plante-champignon ou plante-animal), de traits physiologiques renseignant sur des processus influant sur la survie et la reproduction à une échelle plus fine (taux photosynthétique

et de croissance, quantité de métabolites disponibles dans les tissus et disponibles pour la croissance ou la production de fleurs et la maturation des fruits) ou encore de caractéristiques sur l'occupation de l'espace par la plante (traits de développement et traits architecturaux) devraient permettre de mieux discerner l'influence des filtres biotiques externes, des contraintes développementales endogènes aux organismes et des contraintes abiotiques sur l'assemblage des communautés. L'étude des variations de traits architecturaux au sein des communautés au cours de la succession et sous l'influence de la fauche constitue d'ailleurs un autre volet du projet TAFER (travaux de thèse de Mathieu Millan, voir Millan & Edelin 2015). En outre, l'échantillonnage des traits fonctionnels au niveau intra-spécifique pour l'ensemble des espèces présentes au sein des communautés, y compris les plus rares, devrait permettre d'augmenter la précision des indices de diversité fonctionnelle et pourrait ainsi améliorer la détection des filtres biotiques et abiotiques qui façonnent cette végétation au cours du temps et en réponse à la fauche (Carmona, Rota, et al. 2015; Májeková et al. 2016). Ici, nous nous sommes intéressés à l'écologie des espèces les plus abondantes car les valeurs de traits de celles-ci sont supposés mieux refléter les processus écologiques façonnant les communautés, notamment au cours de la succession (Huston & Smith 1987). Cependant, les espèces rares et d'abondance intermédiaire sont aussi importantes à considérer lorsqu'on s'intéresse à l'assemblage des communautés car elles peuvent présenter des stratégies distinctes de la masse leur permettant de coexister (Grime 1998; Kumordzi et al. 2014). Un échantillonnage des traits à l'échelle intraspécifique pour l'ensemble des espèces permettrait aussi de tester finement les relations entre traits au niveau spécifique afin d'évaluer si les compromis observés à l'échelle de la communauté sont bien la conséquence de compromis d'allocation de temps ou de ressources au niveau des individus (Du & Qi 2010; Navas et al. 2010; Pérez-Ramos et al. 2012; Lavorel & Grigulis 2012) et non pas principalement liés au remplacement des espèces au cours du temps et en réponse à la fauche. Cela inclut les traits racinaires qui devraient alors être mesurés au niveau individuel et non prélevés directement à l'échelle de la communauté (Freschet et al. 2013). Cela permettrait d'évaluer les parts respectives des variations intra et interspécifiques aux

changements fonctionnels observés à l'échelle des communautés. Cela permettrait aussi de vérifier la coordination au niveau individuel ou spécifique entre stratégies d'utilisation des ressources au niveau aérien et au niveau souterrain. Les mesures de traits racinaires à l'échelle de l'individu peuvent cependant être assez destructives et il conviendrait de travailler en conditions expérimentales pour que l'extraction des végétaux dans le but de mesurer les racines n'altère pas la végétation et les services associés *in situ*.

Une étude en conditions expérimentales strictes permettrait aussi de mieux contrôler l'ensemble des paramètres biotiques et abiotiques au sein des communautés. La mise en place de gradients artificiels permettrait alors de bien discerner l'influence de chaque paramètre environnemental, ce qui inclut les variables influentes non contrôlées ici (largeur, orientation, angle de la pente, effet remblai/déblai). Des talus témoins non semés artificiellement permettraient notamment d'évaluer le rapport coût/bénéfices de l'ensemencement initial par des mélanges de graines natives et commerciales. On pourrait aussi plus précisément évaluer la réponse de la végétation à l'exposition longue durée à des métaux lourds et autres particules polluantes issues du trafic routier. Une analyse préliminaire des variations de quantité d'éléments de trace au cours de la succession dans les différents compartiments (sol, racines, feuilles) a d'ailleurs été intégrée au sein du projet TAFER (travaux de postdoc d'Aliaksandr Kolbas, voir Kolbas et al. 2016). Travailler en conditions expérimentales strictes permettrait aussi de réaliser des mesures de biomasse lors de la fauche et de biomasse totale dans les communautés non perturbées à la fin de l'expérimentation. Cela permettrait d'évaluer deux autres services qui peuvent être associés à la végétation des accotements routiers et leur lien avec la structure fonctionnelle au sein des communautés (Lavorel & Grigulis 2012; Lavorel et al. 2013; Everwand et al. 2014): la production de biomasse par la fauche et le stockage de carbone dans les parties non fauchées.

L'étude du lien entre services écosystémiques et traits fonctionnels est en plein essor (Lavorel et al. 2011; Isbell et al. 2011; Erktan & Rey 2013; Moretti et al. 2013; Binkenstein et al. 2013; Erktan, Cécillon, et al. 2016). Les services écosystémiques rendus par la végétation des

talus routiers (rétention d'eau, protection des sols contre l'érosion, réservoir de biodiversité, agrément paysager...) jouent un rôle important dans la sécurité routière et la qualité environnementale. La végétation des talus routiers étant étroitement liée à l'Homme de par sa proximité dans le paysage des usagers de la route et de par la gestion que l'Homme opère sur cette végétation, il serait particulièrement intéressant de réaliser une estimation de leur valeur économique et des bienfaits immatériels que ces services écosystémiques procurent (Bolund & Hunhammer 1999; Loomis et al. 2000; Farber et al. 2002; de Groot et al. 2002). Ainsi, on pourrait évaluer les bénéfices produits par cette végétation par rapport aux coûts d'aménagement et de gestion nécessaires. Il serait donc pertinent de voir comment les caractéristiques mesurables de la végétation peuvent servir à quantifier les services rendus par la végétation de talus routiers au cours de la succession. Une étude du lien entre traits racinaires fins, stabilité des agrégats racinaires et stabilité des sols de talus routiers (paramètre essentiel pour la sécurité routière) au cours de la succession fait d'ailleurs partie d'un autre volet du projet TAFER (travaux de postdoc d'Amandine Erktan, voir Erktan, Roumet, et al. 2016). De plus, une étude préliminaire dans le cadre de cette étude suggère que l'agrément paysager fourni par la végétation des talus de notre zone d'étude pourrait être quantifié par l'analyse des traits de floraison (durée de floraison et diversité de couleur des fleurs) et les formes de vies (présence de couvert buissonnant ou arboré) présentes au sein des communautés ([ANNEXE 2](#)). De par leur rôle important dans la perception du paysage par les usagers de la route et riverains, ces caractéristiques de la végétation sont primordiales dans la représentation visuelle que présentent les entreprises d'aménagement des infrastructures de transport lors des phases de négociation d'un projet auprès des bailleurs et du public. L'identification et la description de ces caractéristiques de la végétation au sein de talus routiers méditerranéens réalisées au sein de cette étude permettent donc à nos collègues modélisateurs de plantes et de paysages de générer des scènes de visualisation écologiquement et visuellement réalistes rendant compte des aspects esthétiquement importants de la dynamique temporelle de la végétation le long des infrastructures de transports terrestres en région méditerranéenne (partie appliquée du projet

TAFER en cours de finalisation, travaux de recherche entre autres de Marc Jaeger et Maryline Laurans).

Finalemment, les conclusions de cette étude peuvent aider à la planification de la gestion dans d'autres systèmes en zone méditerranéenne, comme dans le domaine de l'agriculture (prairies fauchées ou pâturées) ou dans des dépendances vertes plus étendues en contexte urbain (zones aéroportuaires, accotements ferroviaires). Ces conclusions peuvent aussi servir à comprendre les trajectoires successionnelles d'écosystèmes méditerranéens naturels sujets à des perturbations fréquentes mais peu intenses (brouillage par des animaux sauvages).

## Références bibliographiques

---

- Abrams, P. 1983. The theory of limiting similarity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 359–376.
- Ackerly, D.D., & Cornwell, W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology letters* 10: 135–45.
- Akbar, K.F., Hale, W.H.G., & Headley, A.D. 2003. Assessment of scenic beauty of the roadside vegetation in northern England. *Landscape and Urban Planning* 63: 139–144.
- Albert, C.H., Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G., & Violle, C. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 217–225.
- Albert, C.H., Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., & Lavorel, S. 2010. Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98: 604–613.
- Andrés, P., & Jorba, M. 2000. Mitigation Strategies in Some Motorway Embankments (Catalonia, Spain). *Restoration Ecology* 8: 268–275.
- 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.
- Baldocchi, D., & Collineau, S. 1994. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants. Ecophysiological Processes Above-and Belowground*
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.
- Bazzaz, F. A. 1975. Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecological Society of America* 56: 485–488.
- de Bello, F. 2012. The quest for trait convergence and divergence in community assembly : are null-models the magic wand ? *Global Ecology and Biogeography* 21: 312–317.
- de Bello, F., Lavergne, S., Meynard, C.N., Lepš, J., & Thuiller, W. 2010. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21: 992–1000.
- de Bello, F., Price, J.N., Münkemüller, T., Liira, J., Zobel, M., Thuiller, W., Gerhold, P., Götzenberger, L., Lavergne, S., Lepš, J., Zobel, K., & Pärtel, M. 2012. Functional species pool framework to test for biotic effects on community assembly. *Ecology* 93: 2263–73.
- de Bello, F., Vandewalle, M., Reitalu, T., Lepš, J., Prentice, H.C., Lavorel, S., & Sykes, M.T. 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology* 101: 1237–1244.
- Belsky, A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3: 187–200.
- Bernard-Verdier, M., Flores, O., Navas, M.-L., & Garnier, E. 2013. Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland (F. de Bello, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 877–889.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M.-L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland (H. Cornelissen, Ed.). *Journal of Ecology* 100: 1422–1433.
- Bhaskar, R., Dawson, T.E., & Balvanera, P. 2014. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*. doi: 10.1111/1365-2435.12257
- Binckenstein, J., Renoult, J.P., & Schaefer, H.M. 2013. Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands. *Oecologia* 173: 461–71.
- Bochet, E., & Garcia-Fayos, P. 2004. Factors Controlling Vegetation Establishment and Water Erosion on Motorway Slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12: 166–174.
- Bochet, E., Garcia-Fayos, P., & Tormo, J. 2010. How can we control erosion of roadslopes in semiarid mediterranean areas? Soil improvement and native plant establishment. *Land Degradation & Development* 21: 110–121.
- Bochet, E., Garcia-Fayos, P., & Tormo, J. 2007. Road Slope Revegetation in Semiarid Mediterranean Environments . Part I : Seed Dispersal and Spontaneous Colonization. *Restoration Ecology* 15: 88–96.

- Bolmgren, K., & Cowan, P.D. 2008. Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos* 117: 424–429.
- Bolnick, D.I., Amarasekare, P., Araújo, M.S., Bürger, R., Levine, J.M., Novak, M., Rudolf, V.H.W., Schreiber, S.J., Urban, M.C., & Vasseur, D. a. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 26: 183–92.
- Bolund, P., & Hunhammer, S. 1999. Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics* 29: 293–301.
- Botes, C., Johnson, S.D., & Cowling, R.M. 2008. Coexistence of succulent tree aloes : partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology. 875–882.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540.
- 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 and Environment* 115: 6–14.
- 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* 5: 692–704.
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. 1998. *Model Selection and Multimodel Inference*.
- Caccianiga, M., Luzzaro, A., Pierce, S., Ceriani, R.M., & Cerabolini, B. 2006. The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos* 112: 10–20.
- Carlucci, M.B., Debastiani, V.J., Pillar, V.D., & Duarte, L.D.S. 2015. Between- and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. *Journal of Vegetation Science* 26: 21–31.
- Carmona, C.P., Mason, N.W.H., Azcárate, F.M., & Peco, B. 2015. Inter-annual fluctuations in rainfall shift the functional structure of Mediterranean grasslands across gradients of productivity and disturbance (S. Bartha, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 26: 538–551.
- Carmona, C.P., Rota, C., Azcárate, F.M., & Peco, B. 2015. More for less : sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients. *Functional Ecology* 29: 579–588.
- Catorci, A., Carotenuto, L., & Gatti, R. 2012. Flowering patterns in sub-Mediterranean grasslands : a functional approach. *Plant Ecology and Evolution* 145: 165–175.
- Catorci, A., Ottaviani, G., & Cesaretti, S. 2011. Functional and coenological changes under different long-term management conditions in Apennine meadows (central Italy). *Phytocoenologia* 41: 45–58.
- Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Gallien, L., De Bello, F., Mazel, F., Lavergne, S., & Thuiller, W. 2013. A family of null models to distinguish between environmental filtering and biotic interactions in functional diversity patterns. *Journal of Vegetation Science* 24: 853–864.
- Chaudron, C., Perronne, R., Bonthoux, S., & Di Pietro, F. 2016. Influence of management practices on plant assemblages of road-field boundaries in two agricultural landscapes. *Applied Vegetation Science*. doi: 10.1111/avsc.12244
- Chen, W., Zeng, H., Eissenstat, D.M., & Guo, D. 2013. Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology and Biogeography* 22: 846–856.
- Chesson, P. 2000. Mechanisms of Maintenance of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343–366.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D., & Diaz, S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities : Are species presence and abundance driven by the same traits ? *Journal of Vegetation Science* 18: 911–920.
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. 2011. Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 222–228.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Connell, J.H., & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American naturalist* 111: 1119–1144.
- Cook, W.M., Yao, J., Foster, B.L., Holt, R.D., & Patrick, B.L. 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape : community patterns across space and time. *Ecology* 86: 1267–1279.
- Cordonnier, T. 2004. Disturbance , diversity and permanence of structures in forest ecosystems.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised



*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

- and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Towne, E.G., & Kembel, S.W. 2012. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *The New phytologist* 193: 673–82.
- Daget, P. 1977. Le bioclimat méditerranéen: analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio* 34: 87–103.
- Dante, S.K., Schamp, B.S., & Aarssen, L.W. 2013. Evidence of deterministic assembly according to flowering time in an old-field plant community (A. Knapp, Ed.). *Functional Ecology* 27: 555–564.
- Dawson, L. a, Grayston, S.J., & Paterson, E. 2000. Effects of Grazing on the Roots and Rhizosphere of Grasses. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology*. doi: 10.1046/j.1442-9993.2002.12114.x
- Debussche, M., Escarré, J., Lepart, J., Houssard, C., & Lavorel, S. 1996. Changes in Mediterranean plant succession: Old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science* 7: 519–526.
- Delgado, J.D., Arroyo, N.L., Arévalo, J.R., & Fernandez-Palacios, J.M. 2007. Edge effects of roads on temperature, light, canopy cover, and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and Urban Planning* 81: 328–340.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18–21.
- 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*, (Hors-série 24).
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 113–122.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntYRE, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B.D. 2007. Plant trait responses to grazing? a global synthesis. *Global Change Biology* 13: 313–341.
- Dinnage, R. 2009. Disturbance Alters the Phylogenetic Composition and Structure of Plant Communities in an Old Field System. *PLoS ONE* 4: e7071.
- Dray, S., & Dufour, A.B. 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1 – 20.
- Du, G., & Qi, W. 2010. Trade-offs between flowering time, plant height, and seed size within and across 11 communities of a Qinghai-Tibetan flora. *Plant Ecology* 209: 321–333.
- Dufrene, M., & Legendre, P. 1997. Species Assemblages and Indicator Species: The Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs* 67: 345.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation Science Concepts I. Initial Floristic Composition, a Factor in Old-Field Vegetation Development. *Vegetatio* 4: 412–417.
- Ehrlich, P.R., & Mooney, H.A. 1983. Extinction, Substitution, and Ecosystem Services. *BioScience* 33: 248–254.
- Eissenstat, D.M., & Duncan, L.W. 1992. Root growth and carbohydrate responses in bearing citrus trees following partial canopy removal. *Tree physiology* 10: 245–57.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E., & Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in ecology & evolution* 22: 432–439.
- Emerson, B.C., & Gillespie, R.G. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 619–630.
- Erktan, A., Cécillon, L., Graf, F., Roumet, C., Legout, C., & Rey, F. 2016. Increase in soil aggregate stability along a Mediterranean successional gradient in severely eroded gully bed ecosystems: combined effects of soil, root traits and plant community characteristics. *Plant and Soil* 398: 121–137.
- Erktan, A., & Rey, F. 2013. Linking sediment trapping efficiency with morphological traits of Salix tiller barriers on marly gully floors under ecological rehabilitation. *Ecological Engineering* 51: 212–220.
- Erktan, A., Roumet, C., Pailler, F., Fourcaud, T., Le Bissonnais, Y., & Stokes, A. 2016. Stabilization of soil aggregates on roadside embankments along a 70 years-old vegetation successional gradient. In *4th International Conference on Soil Bio- and Eco-engineering. Sydney, Australie, Sydney, Australia*.
- European Environment Agency. 2007. *CLC2006 technical guidelines*. EEA.
- Everwand, G., Fry, E.L., Eggers, T., & Manning, P. 2014. Seasonal Variation in the Capacity for Plant Trait

- Measures to Predict Grassland Carbon and Water Fluxes. *Ecosystems* 17: 1095–1108.
- Farber, S.C., Costanza, R., & Wilson, M.A. 2002. Economic and ecological concepts for valuing ecosystem services. *Ecological Economics* 41: 375–392.
- Fenner, M. 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 78–91.
- Fierer, N., & Jackson, R.B. 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 626–631.
- Filibeck, G., Cornelini, P., & Petrella, P. 2012. Floristic analysis of a high-speed railway embankment in a Mediterranean landscape. *Acta Botanica Croatica* 71: 1–20.
- Fleming, T.H., & Partridge, B.L. 1984. On the analysis of phenological overlap. *Oecologia* 62: 344–350.
- Forman, R.T.T., & Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207–231.
- Fornara, D.A., Tilman, D., & Hobbie, S.E. 2009. Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates. *Journal of Ecology* 97: 48–56.
- Fox, J., & Weisberg, S. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks {CA}.
- Freschet, G.T., Bellingham, P.J., Lyver, P.O., Bonner, K.I., & Wardle, D.A. 2013. Plasticity in above- and belowground resource acquisition traits in response to single and multiple environmental factors in three tree species. *Ecology and Evolution* 3: 1065–1078.
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P., & Aerts, R. 2010. Evidence of the “plant economics spectrum” in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98: 362–373.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Garnier, E., Navas, M.L., & Quéfier, F. 2008. Conséquences de la déprise agricole sur la végétation : vers une approche fonctionnelle. *Les cahiers d'Orphée*
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. 2001. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15: 688–695.
- Gaston, K.J. 1996. *Biodiversity: a biology of numbers and difference* (K. J. Gaston, Ed.). Blackwell Science Ltd.
- Gathmann, A., Greiler, J., & Tschardt, T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* 98: 8–14.
- Gaujour, E., Amiaud, B., Mignolet, C., & Plantureux, S. 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32: 133–160.
- Gerhold, P., Cahill, J.F., Winter, M., Bartish, I. V., & Prinzing, A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology* 600–614.
- Gimaret-Carpentier, C., Pélissier, R., Pascal, J.-P., & Houllier, F. 1998. Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *Journal of Vegetation Science* 9: 161–172.
- Gleason, H. A. 1927. Further Views on the Succession-Concept. *Ecology* 8: 299–326.
- Godoy, O., Richardson, D.M., Valladares, F., & Castro-Díez, P. 2009. Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of botany* 103: 485–494.
- Gomez Sal, A., De Miguel, J.M., Casado, M.A., & Pineda, F.D. 1986. Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. *Vegetatio* 67: 33–44.
- Gotelli, N.J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606–2621.
- Greene, H.W. 2005. Historical influences on community ecology. *PNAS* 102: 8395–8396.
- Grime, J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902–910.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American naturalist* 111: 1169–1194.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodgkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., & Whitehouse, J. 1997. Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

Plants. *Oikos* 79: 259.

- de Groot, R.S., Wilson, M. a, & Boumans, R.M.. 2002. A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* 41: 393–408.
- Gross, N., Suding, K., & Lavorel, S. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18: 289–300.
- Hardy, O.J. 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology* 96: 914–926.
- Hardy, O.J., & Jost, L. 2008. Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *Journal of Ecology* 96: 849–852.
- Hartnett, D., & Wilson, G.W.T. 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology* 80: 1187–1195.
- Hensel, L.E., & Sargent, R.D. 2012. A phylogenetic analysis of trait convergence in the spring flora. *Botany* 90: 557–564.
- Hillerislambers, J., Adler, P.B., Harpole, W.S., Levine, J.M., & Mayfield, M.M. 2012. Rethinking Community Assembly through the Lens of Coexistence Theory. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst* 43: 227–48.
- Hobbs, R.J., Jentsch, A., & Temperton, V.M. 2007. Restoration as a Process of Assembly and Succession Mediated by Disturbance. In Walker, L.R., Walker, J., & Hobbs, R.J. (eds.), *Linking Restoration and Ecological Succession*, pp. 150–167. Springer New York.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* 162: 9–24.
- Holdaway, R.J., Richardson, S.J., Dickie, I.A., Peltzer, D.A., & Coomes, D.A. 2011. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology* 99: 954–963.
- Holm, S. 1979. A Simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Scandinavian Journal of Statistics* 6: 65–70.
- Holt, R.D. 1977. Predation, Apparent Competition and the Structure of Prey Communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197–229.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25–37.
- Hothorn, T., Bretz, F., & Westfall, P. 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50: 346–363.
- Houssard, C., Escarré, J., & Romane, F. 1980. Development of species diversity in some Mediterranean plant communities. *Advances in vegetation science* 3: 59–72.
- Huggett, R.J. 1998. Soil chronosequences , soil development , and soil evolution : a critical review. *Catena* 32: 155–172.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81–101.
- Huston, M., & Smith, T. 1987. Plant Succession : Life History and Competition. *The American naturalist* 130: 168–198.
- Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. (L. A. Real & J. H. Brown, Eds.). *Amino Acids* 42: 1077–82.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W.S., Reich, P.B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B.J., Zavaleta, E.S., & Loreau, M. 2011. High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199–202.
- 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.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427–2439.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L., & Muller, S. 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98: 1134–1140.
- 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.
- Kawecki, T.J. 2008. Adaptation to marginal habitats. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 321–342.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P., & Webb, C.O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463–1464.

- Kercher, S.M., Frieswyk, C.B., & Zedler, J.B. 2003. Effects of sampling teams and estimation methods on the assessment of plant cover. *Journal of Vegetation Science* 14: 899–906.
- Khater, C., Martin, A., & Maillet, J. 2003. Spontaneous vegetation dynamics and restoration prospects for limestone quarries in Lebanon. *Applied Vegetation Science* 6: 199–204.
- Kichenin, E., Wardle, D. a., Peltzer, D. a., Morse, C.W., & Freschet, G.T. 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient (K. Kitajima, Ed.). *Functional Ecology* 27: 1254–1261.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., van Groenendael, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., & Peco, B. 2008. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology* 96: 1266–1274.
- Klimešová, J., Latzel, V., de Bello, F., & van Groenendael, J.M. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing : towards a use of more specific traits. *Preslia* 80: 245–253.
- Kobe, R.K., & Hogarth, L.J. 2007. Evaluation of irradiance metrics with respect to predicting sapling growth. *Canadian Journal of Forest Research* 37: 1203–1213.
- Kolbas, A., Erktan, A., Stokes, A., Bouchet, D.C., Monnier, Y., Paillet, F., Munoz, F., & Fourcaud, T. 2016. Dynamics of trace element accumulation at the plant community level along mediterranean roadside secondary succession. In *10th ISEB conference, Barcelone, Spain.*, Barcelone, Spain.
- Kraft, N.J.B., & Ackerly, D.D. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs* 80: 401–422.
- Kraft, N.J.B., Cornwell, W.K., Webb, C.O., & Ackerly, D.D. 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American naturalist* 170: 271–83.
- Kraft, N.J.B., Godoy, O., & Levine, J.M. 2015. Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 797–802.
- Kramer-Walter, K.R., Bellingham, P.J., Millar, T.R., Smissen, R.D., Richardson, S.J., & Laughlin, D.C. 2016. Root traits are multidimensional: Specific root length is independent from root tissue density and the plant economic spectrum. *Journal of Ecology*. doi: 10.1111/1365-2745.12562
- Kudo, G., Ida, T.Y., & Tani, T. 2008. Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology* 89: 321–331.
- Kumordzi, B.B., Wardle, D. a., & Freschet, G.T. 2014. Plant assemblages do not respond homogenously to local variation in environmental conditions: Functional responses differ with species identity and abundance. *Journal of Vegetation Science* 26: 32–45.
- 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.
- Lacey, E.P., Roach, D.A., Herr, D., Kincaid, S., & Perrott, R. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology* 84: 2462–2475.
- Laska, G. 2001. The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology* 157: 77–99.
- Laughlin, D.C. 2014. The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology* 102: 186–193.
- Lavorel, S., & Grigulis, K. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100: 128–140.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G., & Douzet, R. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99: 135–147.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., de Bello, F., Berg, M.P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R.J., Díaz, S., & Harrington, R. 2013. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services (N. Mason, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 942–948.
- Lepš, J., Doležal, J., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Hedlund, K., Igual Arroyo, M., Jörgensen, Helene Bracht, Lawson, C.S., Mortimer, S.R., Peix Geldart, A., Rodriguez Barrueco, C., Sanata Regina, I., Šmilauer, P., & van der Putten, W.H. 2007. Long-term effectiveness of sowing high and low diversity seed mixtures to enhance

- plant community development on ex-arable fields. *Applied Vegetation Science* 10: 97–110.
- Lessard, J.-P., Belmaker, J., Myers, J. a, Chase, J.M., & Rahbek, C. 2012. Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in ecology & evolution* 27: 600–7.
- Letcher, S.G. 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 277: 97–104.
- LeViol, 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.
- Lipowsky, A., Roscher, C., Schumacher, J., Michalski, S.G., Gubsch, M., Buchmann, N., Schulze, E.D., & Schmid, B. 2015. Plasticity of functional traits of forb species in response to biodiversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 17: 66–77.
- Looijen, R.C., & van Andel, J. 1999. Ecological communities: conceptual problems and definitions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 210–222.
- Loomis, J., Kent, P., Strange, L., Fausch, K., & Covich, A. 2000. Measuring the total economic value of restoring ecosystem services in an impaired river basin: Results from a contingent valuation survey. *Ecological Economics* 33: 103–117.
- 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.
- Louault, F., Pillar, V., Aufrère, J., Garnier, E., & Soussana, J.-F. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151–160.
- Ludwig, F., de Kroon, H., Berendse, F., & Prins, H.H.T. 2004. The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology* 170: 93–105.
- Lund, A.U., Agostinelli, C., & Agostinelli, M.C. 2013. Package “circular.”
- MacArthur, R., Levins, R., Naturalist, T.A., Oct, N.S., MacArthur, R., & Levins, R. 2008. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American naturalist* 101: 377–385.
- MacArthur, R.H., & MacArthur, J.W. 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- MacArthur, R.H., & Wilson, E.O. 1967. *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.
- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. 2015. How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/geb.12299
- Maj, A. 2011. lmmfit: Goodness-of-fit-measures for linear mixed models with one-level-grouping.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., Weiss, M., Bishop, T.R., Luke, S.H., Sam, K., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš, J., Götzenberger, L., & De Bello, F. 2016. Evaluating Functional diversity: Missing trait data and the importance of species abundance structure and data transformation. *PLoS ONE* 11: 1–17.
- Mason, N.W.H., De Bello, F., Doležal, J., & Lepš, J. 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology* 99: 788–796.
- Mason, N.W.H., Lanoiselée, C., Mouillot, D., Irz, P., & Argillier, C. 2007. Functional characters combined with null models reveal inconsistency in mechanisms of species turnover in lacustrine fish communities. *Oecologia* 153: 441–52.
- Mason, N.W.H., Richardson, S.J., Peltzer, D. a., de Bello, F., Wardle, D. a., & Allen, R.B. 2012. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology* 100: 678–689.
- Matesanz, S., & Valladares, F. 2007. Improving revegetation of gypsum slopes is not a simple matter of adding native species: Insights from a multispecies experiment. *Ecological Engineering* 30: 67–77.
- Mazzoleni, S., Rego, F., Giannino, F., Vincenot, C.E., Pezzatti, G.B., & Legg, C. 2013. Vegetation and Disturbance. In Wainwright, J. & Mulligan, M. (eds.), *Environmental Modelling: Finding Simplicity in Complexity: Second Edition*, pp. 235–251.
- McCormack, M.L., Dickie, I.A., Eissenstat, D.M., Fahey, T.J., Fernandez, C.W., Guo, D., Helmisaari, H.-S., Hobbie, E.A., Iversen, C.M., Jackson, R.B., Leppälampi-Kujansuu, J., Norby, R.J., Phillips, R.P., Pregitzer, K.S., Pritchard, S.G., Rewald, B., & Zadworny, M. 2015. Redefining fine roots improves understanding of below-

- ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist* 207: 505–518.
- McEwen, J.R., & Vamosi, J.C. 2010. Floral colour versus phylogeny in structuring subalpine flowering communities. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 277: 2957–65.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution* 21: 178–85.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.. 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10: 621–630.
- McKinney, M.L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation* 127: 247–260.
- Meunier, F.D., Verheyden, C., & Jouventin, P. 1999. Bird communities of highway verges : Influence of adjacent habitat and roadside management. *Acta Oecologica* 20: 1–13.
- Miles, J. 1985. The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. *Journal of Soil Science* 36: 571–584.
- Millan, M., & Edelin, C. 2015. Is architectural analysis efficient for the analysis of all growth forms? In *Botany Conference 2015, Alberta - Canada*, Alberta - Canada.
- Ministère de l'Écologie de l'Énergie du Développement Durable et de la Mer. 2009. Fauchez mieux, le fauchage raisonné. *Service d'études sur les transports, les routes et leurs aménagements - Série Chaussées Dépendances* 122: 1–22.
- Ministère de l'Écologie du Développement Durable des Transports et du Logement. 2012. *Chiffres clés du transport*.
- Mittelbach, G.G., & Schemske, D.W. 2015a. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 241–247.
- Mittelbach, G.G., & Schemske, D.W. 2015b. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology and Evolution* 30: 241–247.
- Moeller, D.A. 2004. Facilitative Interactions Among Plants Via Shared Pollinators. *Ecology* 85: 3289–3301.
- Moog, D., Poschold, P., Kahmen, S., & Schreiber, K.-F. 2002. Comparison of species composition between different grassland management treatments after 25 years. *Applied Vegetation Science* 5: 99–106.
- Mooney, H. a, & Dunn, E.L. 1970. Convergent Evolution of Mediterranean-Climat Evergreen Sclerophyll Shrubs. *Evolution* 24: 292–303.
- Moretti, M., de Bello, F., Ibanez, S., Fontana, S., Pezzatti, G.B., Dziock, F., Rixen, C., & Lavorel, S. 2013. Linking traits between plants and invertebrate herbivores to track functional effects of land-use changes (R. Pakeman, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 24: 949–962.
- Mouquet, N., Devictor, V., Meynard, C.N., Munoz, F., Bersier, L.-F., Chave, J., Couteron, P., Dalecky, A., Fontaine, C., Gravel, D., Hardy, O.J., Jabot, F., Lavergne, S., Leibold, M., Mouillot, D., Münkemüller, T., Pavoine, S., Prinzing, A., Rodrigues, A.S.L., Rohr, R.P., Thébault, E., & Thuiller, W. 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87: 769–85.
- Muller, R. 1978. The Phenology , Growth and Ecosystem Dynamics of *Erythronium americanum* in the Northern Hardwood Forest. *Ecological Monographs* 48: 1–20.
- Myers, J.A., Chase, J.M., Crandall, R.M., & Jiménez, I. 2015. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *Journal of Ecology* 103: 1291–1299.
- Naaf, T., & Wulf, M. 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation* 143: 848–855.
- Naaf, T., & Wulf, M. 2012. Plant community assembly in temperate forests along gradients of soil fertility and disturbance. *Acta Oecologica* 39: 101–108.
- Nakagawa, S., & Schielzeth, H. 2013. A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 133–142.
- Navas, M.L., Roumet, C., Bellmann, a., Laurent, G., & Garnier, E. 2010. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology* 12: 183–196.
- Navas, M.-L., & Violle, C. 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology* 10: 131–137.
- Nowak, D.J. 2006. Institutionalizing urban forestry as a “biotechnology” to improve environmental quality. *Urban Forestry & Urban Greening* 5: 93–100.
- Nylén, T., & Luoto, M. 2015. Primary succession, disturbance and productivity drive complex species richness

- patterns on land uplift beaches. *Journal of Vegetation Science* 26: 267–277.
- 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.
- Olden, J.D., & Rooney, T.P. 2006. On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography* 15: 113–120.
- Olson, E.N., Cascalho, M., Platt, J.L., Podbilewicz, B., Podbilewicz, B., Yu, S., Roy, S., Baylies, M.K., Pavlath, G.K., Lee, J.S., Ishimoto, A., Coutts, N., Price, A., Taylor, M. V, Bate, M., Chakravarti, M., West, J.M., Abmayr, S.M., Carmon, S., Shilo, B.Z., Schejter, E.D., Beckett, K., Nowak, S.J., Baylies, M.K., Charles, M.A., Pellerano, L.B., Sink, H., Chakravarti, M., Banerjee, R., Abmayr, S.M., Pryce, B.A., Tzeng, J.A., Gonzalez, G.A., Olson, E.N., Wei, S.Y., Chiu, W.H., Hortsch, M., Hsu, J.C., Hirono, K., Prehoda, K.E., Doe, C.Q., Stark, K.A., Hynes, R.O., Anderson, J.M., Demsky, M., Montague, R.A., Kiehart, D.P., Bates, M., Zhuang, X., Delannoy, M., Reidler, J., Hill, J., Dewitt, J., Craig, S., Nathans, J., Olson, E., Pan, D., Robinson, D., Seydoux, G., & Yang, J. 2013. Roots and Associated Fungi Drive Long-Term Carbon Sequestration in Boreal Forest. *Science* 2: 363–368.
- Padisák, J. 1993. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia* 249: 135–156.
- Pakeman, R.J., & Queded, H.M. 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10: 91.
- Paradis, E., Claude, J., & Strimmer, K. 2004. A{PE}: analyses of phylogenetics and evolution in {R} language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
- Park, I.W. 2014. Impacts of differing community composition on flowering phenology throughout warm temperate, cool temperate and xeric environments. *Global Ecology and Biogeography*. doi: 10.1111/geb.12163
- Parr, T.W., & Way, J.M. 1988. Management of Roadside Vegetation : The Long-Term Effects of Cutting. *Journal of Applied Ecology* 25: 1073–1087.
- Pavoine, S., & Bonsall, M.B. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 86: 792–812.
- Pérez-Ramos, I.M., Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P., & Garnier, E. 2012. Evidence for a “plant community economics spectrum” driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology* 100: 1315–1327.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. 2014. {nlme}: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Pleasants, J.M. 1980. Competition for Bumblebee Pollinators in Rocky Mountain Plant Communities. *Ecology* 61: 1446–1459.
- Pollock, L.J., Bayly, M.J., & Vesk, P.A. 2015. The Roles of Ecological and Evolutionary Processes in Plant Community Assembly: The Environment, Hybridization, and Introgression Influence Co-occurrence of Eucalyptus. *American Naturalist* 185: 784–796.
- Post, E.S., Pedersen, C., Wilmers, C.C., & Forchhammer, M.C. 2008. Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming. *Ecology* 89: 363–370.
- Poulin, B., & Lefebvre, G. 2002. Effect of winter cutting on the passerine breeding assemblage in French Mediterranean reedbeds. *Biodiversity and Conservation* 11: 1567–1581.
- Prach, K., Řehouňková, K., Lencová, K., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., Študent, V., Vaněček, Z., Tichý, L., Petřík, P., Šmilauer, P., & Pyšek, P. 2014. Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres (L. Walker, Ed.). *Applied Vegetation Science* 17: 193–200.
- Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J.H., Maeght, J.L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., Rounsard, O., Thammahacksa, C., & Stokes, A. 2015. Root functional parameters along a land-use gradient: Evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* 103: 361–373.
- Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.
- Purschke, O., Schmid, B.C., Sykes, M.T., Poschlod, P., Michalski, S.G., Durka, W., Kühn, I., Winter, M., & Prentice, H.C. 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes (J. Fridley, Ed.). *Journal of Ecology* 101: 857–866.
- R Core Team. 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Raevel, V., Munoz, F., Pons, V., Renaux, A., Martin, A., & Thompson, J.D. 2013. Changing assembly processes during a primary succession of plant communities on Mediterranean roadcuts. *Journal of Plant Ecology* 6: 19–28.



- Raevel, V., Violle, C., & Munoz, F. 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos* 121: 1761–1770.
- Rao, R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 43: 24–43.
- Rathcke, B., & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 16: 179–214.
- Řehouňková, K., & Prach, K. 2008. Spontaneous Vegetation Succession in Gravel–Sand Pits: A Potential for Restoration. *Restoration Ecology* 16: 305–312.
- Reich, P.B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology* 102: 275–301.
- Revell, L.J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217–223.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community Diversity : relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167–171.
- Ricklefs, R.E. 2008. Disintegration of the ecological community. *The American naturalist* 172: 741–750.
- Roberts, D.W. 2016. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology.
- Römermann, C., Bernhardt-Römermann, M., Kleyer, M., & Poschold, 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.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gerighausen, U., & Schmid, B. 2014. Different assembly processes drive shifts in species and functional composition in experimental grasslands varying in sown diversity and community history. *PLoS one* 9: e101928.
- Routhier, M.C., & Lapointe, L. 2002. Impact of tree leaf phenology on growth rates and reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 89: 500–505.
- Sabo, J.L., & Post, D.M. 2008. QUANTIFYING PERIODIC, STOCHASTIC, AND CATASTROPHIC ENVIRONMENTAL VARIATION. *Ecological Monographs* 78: 19–40.
- Sargent, R.D., & Ackerly, D.D. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in ecology & evolution* 23: 123–30.
- Shea, K., Roxburgh, S.H., & Rauschert, E.S.J. 2004. Moving from pattern to process: Coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters* 7: 491–508.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J., Wright, I., & Reich, P.B. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535–41.
- Shipley, B., Vile, D., & Garnier, E. 2006. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science* 314: 812–814.
- Siefert, A., Fridley, J.D., & Ritchie, M.E. 2014. Community Functional Responses to Soil and Climate at Multiple Spatial Scales: When Does Intraspecific Variation Matter? *PLoS ONE* 9: e111189.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M. V., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., Fonseca, C.R., Freschet, G.T., Gaucherand, S., Gross, N., Hikosaka, K., Jackson, B., Jung, V., Kamiyama, C., Katabuchi, M., Kembel, S.W., Kichenin, E., Kraft, N.J.B., Lagerström, A., Bagousse-Pinguet, Y.L., Li, Y., Mason, N., Messier, J., Nakashizuka, T., Overton, J.M., Peltzer, D.A., Pérez-Ramos, I.M., Pillar, V.D., Prentice, H.C., Richardson, S., Sasaki, T., Schamp, B.S., Schöb, C., Shipley, B., Sundqvist, M., Sykes, M.T., Vandewalle, M., & Wardle, D.A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters* 18: 1406–1419.
- Simoes, M.P., Belo, A.F., & Souza, C. 2013. Effects of mowing regime on diversity of Mediterranean roadside vegetation – implications for management. *Polish Journal of Ecology* 61: 241–255.
- Sonnier, G., Shipley, B., & Navas, M.L. 2010. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21: 1014–1024.
- Sousa, W.P. 1984. The Role of Disturbance in Natural Communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391.
- Spellerberg, I.F. 1998. Ecological effects of roads and traffic : a literature review. *Global Ecology and Biogeography Letters* 7: 317–333.
- Steffens, J.T., Wang, Y.J., & Zhang, K.M. 2012. Exploration of effects of a vegetation barrier on particle size distributions in a near-road environment. *Atmospheric Environment* 50: 120–128.



*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

- Strykstra, R., Bakker, J., & Verweij, G.. 1997. Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica* 46: 387–401.
- Suter, M., & Edwards, P.J. 2013. Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 217–225.
- Swenson, N.G. 2014. *lapse: Phylogenetic and Functional Analyses for Ecology*.
- Tansley, A.G. 1935. The Use and Abuse of Vegetational Concepts and Terms. *Ecology* 16: 284–307.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Tikka, P.M., Koski, P.S., Kivelä, R.A., & Kuitinen, M.T. 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science* 3: 25–32.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 10854–61.
- Tjoelker, M.G., Craine, J.M., Wedin, D., Reich, P.B., & Tilman, D. 2005. Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist* 167: 493–508.
- Tofts, R., & Silvertown, J. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267: 363–369.
- Tormo, J., Bochet, E., & García-Fayos, P. 2006. Is seed availability enough to ensure colonization success? *Ecological Engineering* 26: 224–230.
- 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: 109–18.
- Valladares, F., Tena, D., Matesanz, S., Bochet, E., Balaguer, L., Costa-Tenorio, M., Tormo, J., & García-Fayos, P. 2008. Functional traits and phylogeny: What is the main ecological process determining species assemblage in roadside plant communities? *Journal of Vegetation Science* 19: 381–392.
- Vandewalle, M., Purschke, O., de Bello, F., Reitalu, T., Prentice, H.C., Lavorel, S., Johansson, L.J., & Sykes, M.T. 2013. Functional responses of plant communities to management, landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 25: 750–759.
- Vellend, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology* 85: 183–206.
- Viles, R.L., & Rosier, D.J. 2001. How to use roads in the creation of greenways : case studies in three New Zealand landscapes. *Landscape and Urban Planning* 55: 15–27.
- Violle, C., Bonis, A., Plantegenest, M., Cudennec, C., Damgaard, C., Marion, B., Le Cœur, D., & Bouzillé, J.-B. 2011. Plant functional traits capture species richness variations along a flooding gradient. *Oikos* 120: 389–398.
- Violle, C., Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., Jung, V., & Messier, J. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution* 27: 244–52.
- 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.
- Vittoz, P., & Guisan, A. 2007. How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science* 18: 413.
- Wada, K.C., & Takeno, K. 2010. Stress-induced flowering. *Plant Signaling & Behavior* 5: 944–7.
- Walker, L.R., & del Moral, R. 2003. *Primary succession and Ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press.
- Walker, L.R., Walker, J., & Hobbs, R.J. 2007. *Linking restoration and ecological succession* (L. R. Walker, J. Walker, & R. J. Hobbs, Eds.). Springer Science+Business Media, LLC.
- Walker, L.R., Wardle, D. a., Bardgett, R.D., & Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725–736.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M. a., & Donoghue, M.J. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 475–505.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P. a., & Wright, I.J. 2002. Plant Ecological Strategies: Some Leading Dimensions Of Variation Between Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125–159.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H. V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M., & Stephens, P.R. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters* 13: 1310–

1324.

- Wilson, J.B. 2011. Cover plus: ways of measuring plant canopies and the terms used for them. *Journal of Vegetation Science* 22: 197–206.
- Wolf, K.L. 2003. Freeway roadside management: the urban forest beyond the white line. *Journal of Arboriculture* 29: 127–136.
- Wolkovich, E.M., & Cleland, E.E. 2011. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 287–294.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–7.
- Wright, I.J., & Westoby, M. 1999. Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and. *Journal of Ecology* 87: 85.
- Young, T.P., Petersen, D. a., & Clary, J.J. 2005. The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8: 662–673.
- Zarin, D.J., & Johnson, A.H. 1995. Base saturation , nutrient cation , and organic matter increases during early pedogenesis on landslide scars in the Luquillo Experimental Forest , Puerto Rico. *Geoder* 65: 317–330.





## **Liste des articles et annexes**

**ARTICLE 1.** Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes..... - **114** -

**ARTICLE 2.** Disturbance and multi-faceted plant diversity along a Mediterranean successional gradient: contrasted responses between alpha and beta scales. .... - **136** -

**ARTICLE 3.** Coordination of leaf and fine root functional traits along an ecological succession subjected to frequent disturbance..... - **162** -

**ARTICLE 4.** Flowering time overlap as a driver of plant community assembly? Compared responses using field data vs. flora data along a Mediterranean ecological succession with mowing..... - **178** -

**Annexe 1.** Liste totale des espèces recensées sur l'ensemble des talus..... - **196** -

**Annexe 2.** Service d'agrément paysager rendu par la végétation des talus routiers en région méditerranéenne : analyse exploratoire..... - **202** -

## Liste des communications associées

### Conférences orales (orateur)

Fourcaud, T., Erktan, A., Millan, M., **Bouchet, D. C.**, Laurans, M., Dinouard, P., Jaeger, M., 2016. Characterisation and visualisation of plant community structure and temporal dynamics along Mediterranean terrestrial transport infrastructures: the project TAFER. *FSPMA 2016 - Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications*, 07-11/11/2016, Qingdao, Chine.

**Bouchet, D. C.**, Munoz, F., 2015. Plant flowering phenology relates to resource acquisition strategy during a succession of Mediterranean road-slope vegetation with recurrent mowing. *58ème symposium de l'International Association for Vegetation Science*, 19-24/07/2015, Brno, République Tchèque.

**Bouchet, D. C.**, Munoz, F., 2015. Végétalisation des talus routiers en milieu méditerranéen: influence de la fauche sur la dynamique floristique et fonctionnelle au cours de la succession. *EcoVeg11*, 25-27/03/2015, Grenoble, France.

Erktan, A., **Bouchet, D. C.**, Roumet, C., Stokes, A., Pailler, F., Munoz, F., 2015. Do leaf and root strategies for resource use are coordinated along ecological succession undergoing recurrent mowing? *Rhizosphere 4*, 21-25/06/2015, Maastricht, Hollande.

### Posters

**Bouchet, D. C.**, Cheptou, P. O., Munoz, F., 2016. Flowering overlap in Mediterranean plant communities along an ecological succession with recurrent mowing: synchrony predominates at earlier stages and under mowing. *SFécologie 2016*, 24-27-10/2016, Marseille, France.

Kolbas, A., Erktan, A., Stokes, A., **Bouchet, D. C.**, Monnier, Y., Pailler, F., Munoz, F., Fourcaud, T., 2016. Dynamics of trace element accumulation at the plant community level along mediterranean roadside secondary succession. *10th ISEB conference*, 01-03/06/2016, Barcelone, Espagne.

**Bouchet, D. C.**, Cheptou, P. O., Violle, C., Munoz, F., 2015. Disturbance and multi-faceted plant diversity along a Mediterranean successional gradient: contrasted responses between alpha and beta scales. *BES Annual Meeting 2015*, 13-16-12/2015, Edinburgh, UK.

Erktan, A., Stokes, A., Roulet, C., Caraglio, Y., Jourdan, C., **Bouchet, D. C.**, Monnier, Y., Pailler, F., Ramel, M., Le Bissonnais, Y., Munoz, F., 2014. Modification des traits racinaires le long d'une succession secondaire sur des talus routiers : implications dans la dynamique des communautés et la protection des sols contre l'érosion. *EcoVeg10*, 09-11/04/2014, Lyon, France.

Erktan, A., Stokes, A., Roumet, C., **Bouchet, D. C.**, Monnier, Y., Pailler, F., Munoz, F., 2014. How root traits are modified in secondary succession gradient along roadsides ? *BES and SFE Joint Annual Meeting*, 09-12/12/2014, Lille, France.



**ARTICLE 1.**

**Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes.**

Auteurs : Diane C. Bouchet, Pierre-Olivier Cheptou & François Munoz

Article accepté dans *Applied Vegetation Science* le 24/02/2017





**Title: Mowing influences community-level variation in resource-use strategies and flowering phenology along an ecological succession on Mediterranean road slopes**

**Running head:** Influence of yearly mowing on successional changes.

**Abstract:**

**Questions:** How do species composition, resource-use strategy and flowering phenology change and relate to each other in road slope plant communities along an ecological succession after construction work? How does recurrent mowing influence resource-use successional trajectory and flowering phenology in communities? Does intraspecific variation contribute to these community-level functional responses?

**Location:** Road slopes in Mediterranean southern France.

**Methods:** We designed a chronosequence of 25 road slopes, each including both unmown and yearly mown parts. We analysed the influence of age and mowing on community-level trait values (CWM) of Leaf Dry Matter Content (LDMC), Specific Leaf Area (SLA), Onset of Flowering Date (OFD), End of Flowering Date (EFD) and Flowering Duration (FDur). We tested for contribution of intraspecific variation of traits to these functional variations. We also tested for relationship between changes in taxonomic composition, environmental parameters and functional responses.

**Results:** We found a slower successional variation of resource-use strategies in communities undergoing recurrent mowing, compared to unmown vegetation. Onset of flowering was earlier in mown communities. End of flowering and flowering duration did not directly depend on successional stage or mowing but related to resource-use strategies. Species turnover was an important driver of functional variation and the major components of plant taxonomic variation were primarily related to environmental and functional changes.

**Conclusions:** On road slopes, successional changes in functional and taxonomic composition were influenced by mowing, which did not totally prevent vegetation changes. Disturbance by mowing impacted resource-use strategy and indirectly influenced flowering phenology by limiting plant investment into resource conservation in aerial parts. Community-level relationship between resource-use strategy and flowering phenology suggests a consistent trade-off between vegetative growth and flowering phenology among plant species within communities. Our findings help to understand how recurrent disturbances can influence successional trajectories in Mediterranean ecosystems.

**Key-words:** chronosequence, Community Weighted Mean (CWM), End of Flowering Date, Flowering Duration, Intraspecific Trait Variation (ITV), Leaf Dry Matter Content (LDMC), Onset of Flowering Date, Specific Leaf Area (SLA), species turnover.

**Nomenclature:** TaxRef 8 (Gargominy et al. 2014).

**Abbreviations:**

CWM: Community Weighted Mean

EFD: End of Flowering Date

FDur: Flowering Duration

ITV: Intraspecific Trait Variation

LDMC: Leaf Dry Matter Content

OFD: Onset of Flowering Date

SLA: Specific Leaf Area

## **Introduction**

Successional dynamics of vegetation after an initial disturbance have long been addressed by analysing changes in species composition and vertical structure with time (Clements 1916; Gleason 1927; Horn 1974). Vegetation dynamics have mostly been studied after a single major disturbance (i.e. major change in land use, fire...), which defines the onset of ecological succession (Kahmen et al. 2002; Garnier et al. 2004; Suter & Edwards 2013). However, vegetation often undergo additional disturbances of varying frequency and intensity over time, and the influence of these additional disturbances on vegetation succession is poorly known.

Road works are a case of major initial disturbance triggering secondary succession on roadsides. These anthropogenic disturbances create new spaces where plants establish spontaneously (Zwaenepoel et al. 2006; Garnier et al. 2006; Bochet et al. 2007) or after seed introduction (Tinsley et al. 2006; Tormo et al. 2007). For the purpose of road safety, vegetation on roadsides is regularly reduced, mostly by mowing. Recurrent biomass removal by mowing is known to impact significantly vegetation composition and structure (Parr & Way 1988; Truscott et al. 2005; Simoes et al. 2013). Mowing regime history and road work history on road slopes can generally be precisely documented. However, most studies addressed successional dynamics and the effect of mowing on roadsides plant communities separately (i.e. did not address combined effects).

Numerous studies have highlighted the relevance of using plant functional traits aggregated at the community-level to investigate vegetation changes along environmental gradients (Cornwell & Ackerly 2009; Lebrija-Trejos et al. 2010; Douma et al. 2012). such as the ecological succession (Lavorel & Garnier 2002; Garnier et al. 2004; Helsen et al. 2012). Disturbance by mowing is expected to influence successional trajectory by limiting

species turnover and functional changes, compared to undisturbed communities (Moog et al. 2002; Kahmen et al. 2002).

Resource-use strategies and flowering timing are two important aspects of plant fitness that can be partly informed through the measurement of leaf and flowering phenology traits. Based on leaf functional traits, previous studies showed a displacement from plants with acquisitive strategies (high SLA and low LDMC) towards more conservative strategies along ecological succession (Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010), and revealed that disturbance favours more acquisitive strategies (lower LDMC values, Louault et al. 2005). Flowering phenology is critical to plant reproduction, depends both on abiotic and biotic constraints (Rathcke & Lacey 1985) and can deeply affect community assembly (Sargent & Ackerly 2008; Dante et al. 2013). However, its variation with environmental gradients and with other traits (particularly with traits related to complementary plant functions) remains little addressed (Vile et al. 2006; Navas et al. 2010). Particularly, changes in flowering phenology along succession and in response to disturbances need further investigation.

Ecological succession and recurrent mowing should not only entail species turnover but should also influence intraspecific trait variation (ITV). In fact, ITV reflects species-specific responses along long environmental gradients and responses to environmental factors at local scale (Kumordzi et al. 2014). When considering succession as a first large environmental gradient and yearly mowing as a second superimposed smaller gradient, we expect that species turnover will largely influence community-level functional changes along the succession and that species which are encountered in mown and unmown vegetation or in different successional stages will contribute to functional changes to a lesser extent through ITV (Lepš et al. 2011) .

Here, we addressed the combined influence of recurrent mowing and successional

stage in a more than 40-year long chronosequence of Mediterranean road slopes near Montpellier (France). We aimed at understanding how plant species composition, resource-use strategy and flowering phenology change and relate to each other. Therefore, we analysed community-level changes in species composition and in SLA, LMDC, Onset of Flowering Date (OFD), End of Flowering Date (EFD) and Flowering Duration (FDur) values, according to succession and recurrent mowing. We further assessed the contribution of both within and between species trait variation to these functional changes, and tested for relationship between reproduction phenology and resource-use strategy (Navas et al. 2010). We expected flowering to start later and end earlier in late succession, due to canopy closure decreasing light availability and affecting local temperature (Schemske et al. 1978). In addition, we hypothesized that the end of flowering should happen earlier under mowing (long enough before aerial biomass removal), to allow seed maturation and ensure reproductive success. Flowering phenology variation with mowing could also reflect a decrease of competition for light or changes in resource-use strategy due to recurrent aerial biomass removal in communities. Finally, we addressed the consequences and benefits that can emerge from mowing management practice on road slope revegetation.

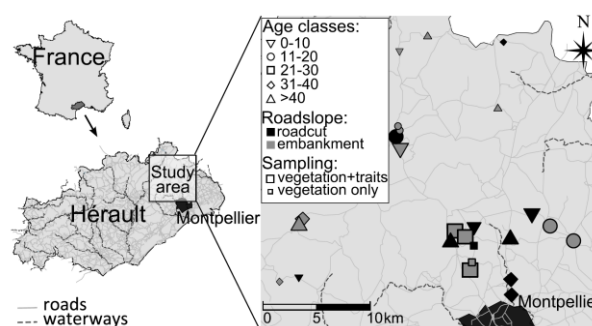
## Methods

### Study sites

We selected 25 road slopes (embankments and roadcuts, **Appendix S1**) in the French Mediterranean region, in a radius of 35km North-West from Montpellier, in Hérault department (**Figure 1**). Climate is subhumid Mediterranean, with hot and dry summers and relatively cold winters. Rainfall is 600mm/year in average over the last century and mostly occurs

in autumn (Daget 1977), with high interannual variability in the timing and amount of rainfall. Site selection was based on criteria concerning topographical and soil characteristics (**Appendix S2** and **Appendix S3**). Selected road slopes were at least 16-meter long and 4 meter wide and their slope angle ranged between 30 and 45°. Slope angle and orientation were measured on the field using a Suunto Tandem high precision clinometer-compass. Rotation angle from North was converted into 4 categories ( $45^{\circ} \leq \text{East} < 135^{\circ}$ ;  $135^{\circ} \leq \text{South} < 225^{\circ}$ ;  $225^{\circ} \leq \text{West} < 315^{\circ}$  and  $315^{\circ} \geq \text{North} < 45^{\circ}$ ). In a radius of 1km, selected road slopes were all surrounded by both natural vegetation (i.e. scrublands, *Quercus ilex* and *Pinus halepensis* forests) and cultivated lands. Within each selected road slope, a 1.5 to 3m-wide band was mown (8 to 10 cm height) once a year in late autumn/early winter with a flail-mower. The position of the boundary between mown and unmown parts was identified and marked at the end of the mowing period prior to the study (**Appendix S1**).

Time since road work was estimated ( $\pm 2$  years for all road slopes aged of 40 years or less) based on chronological series of aerial photographs and satellite images (from [geoportail.gouv.fr](http://geoportail.gouv.fr) and GoogleEarth) and on data from public road safety and management



**Figure 1. Location of road slopes in the study area (Hérault, France).** Symbols filled with grey represent embankments and black symbols represent roadcuts. Grey lines represent roads while dashed lines represent waterways. We sampled vegetation in all sites while flowering phenology and leaf trait measurements were restricted to the sites represented by larger symbols.

services (Services Techniques du Département de l'Hérault). Road slopes had been seeded just after road construction to initiate revegetation. However, precise information on the composition of seed mixtures was not available for most road slopes. The chronosequence was divisible into 5 age classes (0-10, 11-20, 21-30, 31-40, >40 years), each including 5 replicate road slopes. For convenience, these age classes were used in community-level trait calculations and were exploited for illustration and tables instead of the estimated age (used in analyses). Each age class included both embankments and roadcuts. The spatial distribution of road slopes amongst age classes was as homogenous as possible over the study area to limit spatial correlation within and amongst age classes (**Figure 1**).

Four soil samples (15cm deep) were collected from each of the mown and unmown parts of road slopes. Soil texture (percent sand, silt, and clay content) and chemical characteristics (organic matter, C/N and pH) were measured on a mix of the four samples per road slope part and tested as covariables in subsequent analyses of taxonomic and functional composition (**Appendix S3**).

### ***Vegetation sampling***

We assessed plant species composition on all 25 road slopes from April to May 2014, i.e. during the peak of biomass production (Navas et al. 2010). At each road slope, a 16m × 4m plot was delimited. Each plot included a mown and an unmown sub-plot. Within each mown and unmown sub-plot, 4 quadrats (1m×2m) were regularly placed (**Appendix S1**). We identified species and visually estimated their canopy cover (vertical projection of above-ground parts relative to the ground surface) in the 200 quadrats. We rounded up values to the nearest percentage for species with cover above 1% and attributed 0.1% to the smallest rarest species. Canopy cover per species was finally scaled to obtain a total species cover of 100% in each

quadrat. On all 25 road slopes, we identified 272 species belonging to 54 families.

### ***Trait sampling and measurement***

Leaves were sampled within a short period to limit the influence of phenological variation on leaf characteristics. Consequently, we selected 15 road slopes (3 per age class) for trait measurement and analyses (larger symbols in **Figure 1**). On these 15 road slopes, we identified 241 species, 81 of which were selected for trait measurement because they represented more than 2% of sub-plot species cover (average of species cover in quadrats included in the sub-plot) in one or several sub-plots (**Appendix S4**). These 81 species together represented on average 80% of species cover in the quadrats where traits were measured. Within each sub-plot of the 15 road slopes, we sampled two leaves per individual on 5 to 10 individuals of species representing more than 2% of sub-plot species cover. We measured two basic leaf traits representing plant resource use strategy: (i) SLA ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ), one-sided area of a fresh leaf divided by its oven-dry mass and (ii) LDMC ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ), oven-dry mass of a leaf divided by its water-saturated fresh mass. Trait measurement in the lab was performed following the standardized protocol proposed by Cornelissen et al. (2003). We averaged species leaf trait values per sub-plot ( $\text{Trait}_{\text{spec}}$ ). We also averaged values across sub-plots of the same combination of age class and mowing regime ( $\text{average}_{\text{combination}}$ ).

We measured three traits of flowering phenology in the same 15 road slopes: onset of flowering date (OFD, week number), end of flowering date (EFD, week number) and flowering duration (number of weeks). The flowering status of each species was determined at population level within each mown and unmown sub-plots of each road slope, for a period of one year. A species was considered as flowering when at least one individual in the sub-plot displayed at least one opened corolla with at least one remaining anther (Pleasant

1980). Breaks in flowering period shorter than four weeks were considered as observational bias and filled (i.e. we considered continuous flowering of the species in sub-plot), while breaks of one month and more were preserved in data. For species showing several flowering periods during the year in the same sub-plot, field observation revealed that the longest continuous flowering period showed the highest number of flowering units (individuals or number of flower on individual) while shorter flowering periods showed subsidiary number of flowering units. Thus, the longest continuous flowering period was considered as the principal period of flowering and used to define the onset and end of flowering. Flowering duration was however calculated as the total number of weeks where a species was observed flowering, including all eventual shorter flowering events. Thus, this trait represented the overall capacity of a species to invest into flowering during the year, in response to temporary favourable environmental conditions, and thus was complementary to onset and end of flowering dates. Species found in quadrats but never observed with any flower at population level, were excluded from subsequent analyses of flowering phenology.

We sampled leaves and measured SLA and LDMC on 1745 individual belonging to 81 species. This yielded 186 distinct values of SLA and LDMC in the different sub-plots where the species occurred (**Appendix S4**). Flowering phenology was observed at sub-plot level for all angiosperm species among these same 81 species (i.e. two gymnosperms species excluded), giving a total of 550 distinct values for each flowering trait. This sampling design allowed characterizing the intraspecific variation of resource-use and flowering strategies across sub-plots, depending on successional dynamics, mowing and any other environmental variation among slopes.

### **Community-level trait calculation**

Community weighted mean ( $CWM(Trait_{spec})$ ) values were calculated for all traits at quadrat-level, in the 15 road slopes selected for trait measurement (120 quadrats) using specific trait values of species weighted by their cover relative to species with informed trait values in the quadrat. Specific trait values were basically measured in sub-plots (i.e.  $Trait_{spec}$ ). However, when a species among the 81 was present but had no informed trait in a given sub-plot because of low cover (< 2%), available leaf trait values from other(s) sub-plot(s) in the same combination of age class and mowing regime (averaged<sub>combination</sub>) were used to increase the accuracy of CWM calculation (Garnier et al. 2004; Pakeman & Quested 2007; Májejková et al. 2016). Completing  $Trait_{spec}$  with averaged<sub>combination</sub> trait values allowed reaching up to 99% of species cover with informed traits in quadrats (83% in average, **Appendix S4**).

### **Statistical analyses**

We performed a Principal Coordinates Analysis (PCoA) of the Bray-Curtis dissimilarities in taxonomic composition (species cover) among the 200 quadrats. Plus, we analysed how the principal components of taxonomic turnover related to changes in environmental variables (age, mowing, topological and pedological variables). We finally performed a Dufrene-Legendre Indicator Species Analysis to describe changes in taxonomic composition across groups of quadrats by age class and mowing regime.

We used linear mixed effects models (LMEs) to characterize the variations of  $CWM(Trait_{spec})$  across quadrats. We tested the influence of age, mowing and all topographical and soil characteristics as fixed effects. Road slope (site) identity was included as a random effect. We tested for all possible combination of fixed effects with two-way interactions, and performed variable selection based on AIC values (Burnham & Anderson 2002).

In addition, we tested the relative influence of inter- and intraspecific trait

variation on CWM variation using the method of Lepš et al. (2011). This method is based on the principle that  $CWM(Trait_{spec})$  can vary across communities according to both species turnover and intraspecific trait variation, while CWM derived from trait values averaged at species level vary only according to species turnover. We extended the original approach of Lepš et al. (2011) to include a random effect of variation between-sites (road slopes). We thereby took into account any pseudo-replication due to the spatial nesting of quadrats within road slopes.

We performed Spearman's correlation tests ( $\rho$  coefficient) of the relationships between leaf and flowering CWM values. In addition, we performed Spearman's correlation test of CWM values and quadrats' scores on the two first axes of PCoA, for the 120 quadrats for which CWM values were calculated.

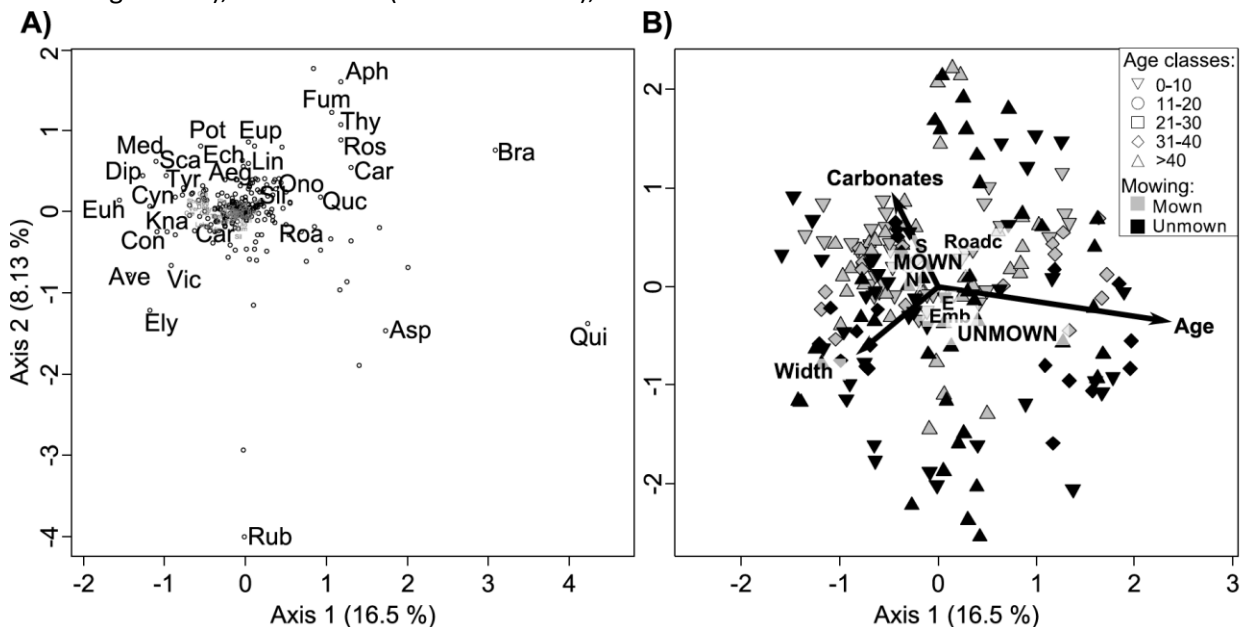
All statistical analyses were performed using the statistical software R 3.1.0 (R Core Team 2014) and in particular the packages "car" (Fox & Weisberg 2011), "labdsv" (Roberts 2016),

"Immfit" (Maj 2011), "nlme" (Pinheiro et al. 2014) and "vegan" (Oksanen et al. 2013).

## Results

### Species turnover

The first two PCoA axes represented respectively 16.5 % ( $F = 15.24, P < 0.001$ ) and 8.13% ( $F = 2.74, P < 0.001$ ) of the variation in species composition amongst quadrats (together 24.63%, far above the 8.6% expected under a null broken stick model, **Appendix S5**). We found a significant effect of age and mowing on quadrat ordination along the two first axes. Quadrat scores increased with age along axis 1 ( $\beta(\text{age})_{\text{axis 1}} = 0.99, \beta(\text{age})_{\text{axis 2}} = -0.15, R^2 = 0.59, P = 0.001$ ), and unmown quadrats' scores were on average lower than mown quadrats' score along axis 2 ( $\beta(\text{mown})_{\text{axis 2}} = 0.27, \beta(\text{unmown})_{\text{axis 2}} = -0.3, R^2 = 0.06, P = 0.001$ ; **Figure 2 B**). Slope type, width, orientation, soil carbonates and C/N ratio also had a significant effect on quadrats' ordination along these two axes (**Figure 2 B**).



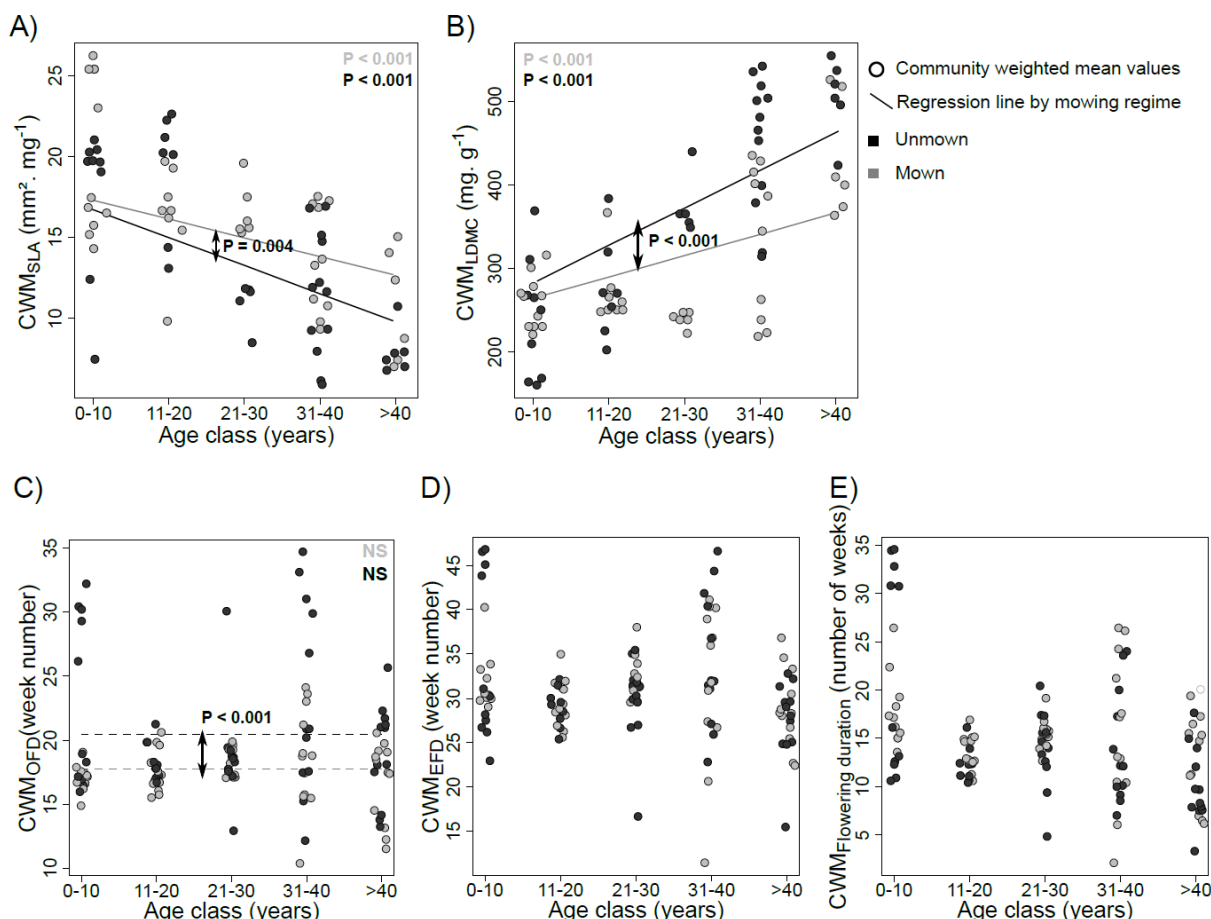
**Figure 2. Principal Coordinates Analysis based on Bray-Curtis dissimilarities among quadrats showing A) species and B) quadrats positions on the two first axes. In A), we labelled species with abbreviated names (list in Appendix S2) when their maximum indicator value in a combination of age class and mowing was in the first quartile of all species' maximum indicator values. In B), arrows from origin show the quantitative environmental parameters significantly correlated with the two first axes. For categorical environmental parameters significantly correlated with ordination, average position per factor levels are displayed (with following abbreviations when necessary: N=North, S=South, E=East, Roadc =Roadcut, Emb=Embankment).**

Most distinctive species in mown quadrats from 0 to 20 years old were basically herbs like *Medicago sativa*, *Poterium verrucosum*, *Avena barbata* and *Convolvulus arvensis*, while *Elytrigia campestris*, *Aphyllanthes monspeliensis*, *Diplotaxis eruroides*, *Euphorbia nicaeensis* and *Tordylium maximum* were indicators of unmown quadrats of the same age. Between 21 and 30 years, mown quadrats were associated with presence of *Scabiosa atropurpurea* and *Dactylis glomerata* while *Torilis arvensis* and *Rubus fruticosus* (shrub) were mostly found in unmown quadrats. Mown and unmown quadrats from 31 years and above shared grass species such as *Brachypodium retusum*, and small shrubby species such as *Thymus vulgaris* and *Rosmarinus officinalis* but shrub species like *Asparagus*

*acutifolius*, *Rosa sempervirens*, *Quercus coccifera* and trees like *Quercus ilex* were more present in unmown quadrats. *Fumana ericifolia*, *Ononis minutissima* and *Plantago lanceolata* were more related to old mown quadrats (Figure 2 A and see indicator values of species in **Appendix S5**).

### Variation of CWM values across communities

For both leaf traits, the best LMEs (Model<sub>SLA</sub> and Model<sub>LDMC</sub>) included the interaction between age and mowing and the slope angle as fixed effects. The fraction of CWM variation explained by fixed effects in each model was high ( $R^2_{\text{marginal}}(\text{Model}_{\text{SLA}}) = 0.63$ ;  $R^2_{\text{marginal}}(\text{Model}_{\text{LDMC}}) = 0.71$ , **Appendix S6**).



**Figure 3.** Variations in community weighted mean (CWM) trait values according to age and mowing for A) SLA, B) LDMC, C) onset of flowering date, D) end of flowering date and E) flowering duration. P-values in the top corners test for each mowing regime whether the slope of the relationship with age is different from 0. P-values between the lines represent the significance of the differences of slope (for A and B) or intercept (for C) between regression lines (plain when slope significantly differs from zero and dashed otherwise). To avoid superimposition, points are centred around the tick corresponding to age class where quadrat belongs and regression lines correspond to predictions across a sequence from 5 to 45 years.



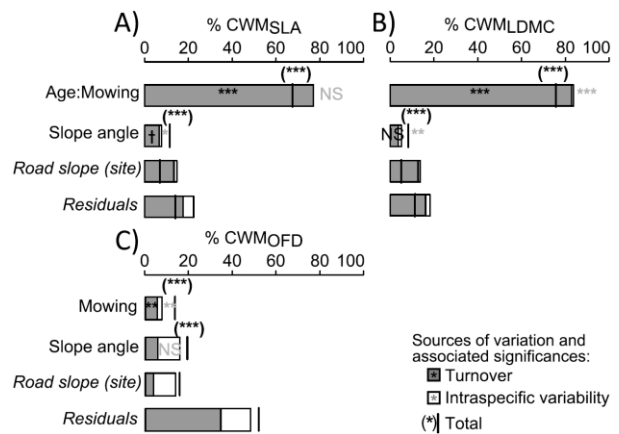
CWM values of both traits varied differently over time between mowing regimes.  $CWM_{SLA}$  decreased less rapidly with age under mowing (**Figure 3 A**). Similarly,  $CWM_{LDMC}$  increased less rapidly with mowing (**Figure 3 B**). Slope angle also contributed to the variation of CWM for both traits. Slope angle related negatively to  $CWM_{SLA}$  and positively to  $CWM_{LDMC}$  (**Appendix S6**).

Regarding flowering traits, onset of flowering (OFD) was earlier with mowing (**Figure 3 C**).  $CWM_{OFD}$  did not vary with age but was influenced by road slope angle (Model<sub>OFD</sub>, **Appendix S7**). These environmental factors explained a smaller amount of CWM variation for OFD ( $R^2_{\text{marginal}}(\text{Model}_{\text{OFD}}) = 0.21$ ) than for leaf traits. End of flowering date and flowering duration did not vary with mowing, age or with any of all the topological and pedological variables tested in LMEs (**Figure 3 D, E**).

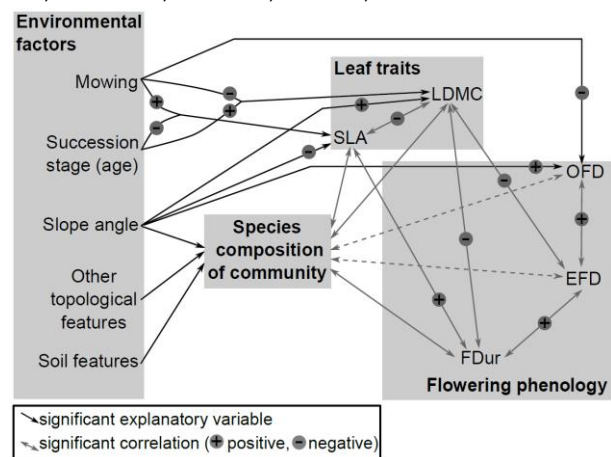
CWM variation was attributed mostly to species turnover, while intraspecific trait variation significantly contributed to variation of  $CWM_{LDMC}$  and  $CWM_{OFD}$ , but in a small extent (Contribution according to effects:  $ITV_{LDMC}(\text{age:mowing}) = 1.3\%$ ,  $P < 0.001$ ,  $ITV_{LDMC}(\text{slope}) = 1.2\%$ ,  $P = 0.002$  and  $ITV_{OFD}(\text{mowing}) = 2.2\%$ ,  $P = 0.001$ , **Figure 4**). ITV did not contribute to the influence of age and mowing interaction on  $CWM_{SLA}$  ( $P > 0.05$ ) but contributed slightly to variation of  $CWM_{SLA}$  with slope angle ( $ITV_{SLA}(\text{slope}) = 1.4\%$ ,  $P = 0.05$ ). We did not decompose sources of variation for end of flowering and flowering duration because CWM of these traits did not significantly relate to any explanatory variable.

#### Relationship between CWM variation and plant species turnover

$CWM_{SLA}$  and  $CWM_{LDMC}$  were strongly negatively correlated ( $\rho = -0.83$ ,  $P < 0.001$ ).  $CWM_{OFD}$  correlated positively with  $CWM_{EFD}$  ( $\rho = 0.41$ ,  $P < 0.001$ ) but did not correlate with  $CWM_{FDur}$  ( $P > 0.05$ ).  $CWM_{EFD}$  and  $CWM_{FDur}$  were strongly positively correlated ( $\rho = 0.70$ ,  $P < 0.001$ ).



**Figure 4. Decomposition of the total variability in CWM trait values explained by fixed and random effects in selected LMEs for A) SLA, B) LDMC and C) Onset of Flowering Date.** Stars represent the significance of the F-test of each testable effect in selected LMEs (Model<sub>SLA</sub>, Model<sub>LDMC</sub> and Model<sub>OFD</sub>) with following codes:  $P < 0.001$  \*\*\*,  $P < 0.01$  \*\*,  $P < 0.05$  \*,  $P < 0.1$  †,  $P > 0.1$  NS.



**Figure 5. Relationships between environmental factors, resource-use related leaf traits and flowering phenology traits at the community-level.** Marginally significant connections ( $P \leq 0.07$ ) are represented with dashed lines while plain lines show links with  $P < 0.05$ .

None of the CWM values of leaf traits correlated with CWM of flowering onset date. However,  $CWM_{SLA}$  was positively correlated with  $CWM_{FDur}$  ( $\rho = 0.34$ ,  $P = 0.003$ ) and  $CWM_{LDMC}$  was negatively correlated with  $CWM_{EFD}$  ( $\rho = -0.28$ ,  $P = 0.01$ ) and  $CWM_{FDur}$  ( $\rho = -0.47$ ,  $P < 0.001$ , **Figure 5**).

Changes in species composition along axis 1 of the PCoA correlated well with community-level variation of both leaf traits values (for  $CWM_{SLA}$ ,  $\rho = -0.73$ ,  $P < 10^{-6}$ ; for  $CWM_{LDMC}$ ,  $\rho = 0.76$ ,  $P < 0.001$ ) and with flowering duration ( $\rho = -0.33$ ,  $P < 10^{-3}$ ). In addition, quadrats' scores

along axis 1 were marginally correlated with onset and end of flowering dates ( $\rho = 0.17$ ,  $P = 0.06$  for  $CWM_{OFD}$  and  $\rho = -0.17$ ,  $P = 0.06$  for  $CWM_{EFD}$ ). Community's scores along PCoA axis 2 were only correlated with  $CWM_{FDur}$  ( $\rho = 0.27$ ,  $P = 0.003$ , **Figure 5**).

## Discussion

### ***Mowing influences resource-use strategy along the succession***

Community weighted mean values of SLA and LDMC were strongly negatively correlated, in line with previous findings (Garnier et al. 2001). Changes of these traits with age represented the expected successional trajectory in a Mediterranean context: earlier short-lived plants growing fast (high SLA) are progressively replaced by perennial plants displaying long-lived leaves and allocating resources into structural compounds (high LDMC, Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010). This reflects a shift of plant ecological strategies along the leaf economics spectrum, representing a resource acquisition-conservation trade-off (Wright et al. 2004; Shipley et al. 2006).

Recurrent mowing altered these trajectories. Mowing caused a slowing down of changes in resource-use strategies along the succession, compared to the baseline successional trajectory of unmown vegetation. Mown communities were associated with faster growth (higher SLA, lower LDMC), indicating more acquisitive strategies (Gross et al. 2007), than unmown communities of the same age. Similar results were observed for shrubs species in a Mediterranean context of roadside vegetation (Simoes et al. 2013), or at community-level in semi-natural grasslands (Römermann et al. 2009). Increasing functional difference in leaf traits between mown and unmown communities along the succession suggests a cumulative impact of recurrent mowing on resource-use strategies along the succession. Mown vegetation thereby varied

significantly but in a lesser extent than unmown vegetation along the succession. In comparison, Kahmen et al. (2002) found unchanged trait composition during a 25 years long experiment in calcareous grasslands undergoing mowing. Our chronosequence is longer than the duration of this experiment, which could explain the contrasted results. The contrast can also reflect differences in mowing regime or different responses to mowing in distinct bioclimatic contexts.

### ***Flowering phenology relates to mowing and leaf economics***

We found earlier onset of flowering in mown communities. The stress induced by mowing can induce intergenerational effects (Lacey et al. 2003) entailing earlier investment into reproduction (Wada & Takeno 2010). Earlier flowering onset can also be explained by smaller canopy height in mown communities, which increases light availability for remaining vegetation and therefore contribute to phenological variation between populations (Rathcke & Lacey 1985). Temperature increase can be observed close to roadways (Forman & Alexander 1998), and could also influence flowering onset. However, in our study mown and unmown communities are spatially very close and unlikely to show a significant temperature gradient (Delgado et al. 2007).

Conversely, end of flowering and flowering duration did not directly depend on successional stage or mowing regime. However, as already found in previous studies, these reproductive traits were related to leaf traits (Navas et al 2010), which varied according to succession and mowing (**Figure 5**). In particular, shorter flowering duration related with lower SLA values and higher LDMC values and flowering ended earlier in communities with higher LDMC values. The relationship between conservative strategies, early end of flowering and short flowering duration supports a trade-off between vegetative growth and

reproduction. As found in other studies, flower production depends on resources storage and acquisition, as well as the capacity to tolerate drought (Muller 1978; Routhier & Lapointe 2002; Craine et al. 2012). These results support the idea that leaf traits influence flowering strategies, and that environment indirectly influences flowering strategies through its influence on leaf resource strategies (**Figure 5**).

Our trait sampling design allowed assessing the influence of Intraspecific Trait Variation (ITV) on CWM variation among age classes and mowing regime and across road slopes. Even though species turnover was the main source of observed community-level changes, ITV contributed to a small extent but significantly to community-level variation of LDMC with age and mowing. It also contributed to community-level variation of flowering onset with mowing. The weak contribution of ITV and the absence of CWM variation according to tested effects for other traits can reflect contrasted intraspecific responses among species resulting in weak or null change at community-level (Kichenin et al. 2013; Kumordzi et al. 2014). In addition, the sampling of non-randomly selected individuals for leaf traits measurement (as suggested by Cornelissen et al. 2003) can result in an underestimation of ITV (Siefert et al. 2015). We further note that other functional traits related to survival and reproduction can influence vegetation dynamics over time and in response to mowing (Klimešová et al. 2008). In particular, aerial acquisition-conservation strategies need to be further addressed and discussed in the light of below-ground traits concerning acquisition-conservation strategies in the rhizosphere.

#### ***Community-level variation of traits with topological and pedological variables***

We found an additional influence of slope angle. It related positively to LDMC and onset of flowering date, and negatively to SLA. It underlines that road slope angle influences the

local environmental context and the community functional response. Higher dryness on steeper slopes under Mediterranean climate can affect resource-use strategy and favour resource conservation (Bochet & Garcia-Fayos 2004). Thus, variations of LDMC and SLA with slope angle were consistent with possible selection of more stress-tolerant strategies. Similarly, earlier flowering date in mown communities can reflect stress-induced flowering (Wada & Takeno, 2010) in response to dryness due to slope angle.

The random effect in LME-based analyses acknowledged any possible influence of other site-specific environmental variables, such as any similarity between mown and unmown parts of the same site due to some local specific context. For instance, species composition on road slopes can be more similar to adjacent zones' vegetation than expected by chance (Bochet et al. 2007). Nevertheless, the variation associated with successional stage and mowing was predominant over the effect of environmental variations between sites (included in the slope angle and random site effects). This result supports the reliability of this chronosequence. It confirmed that the chosen sites were appropriate to address the influence of recurrent mowing on successional functional trajectories over several decades. Knowledge on the long-term management practices in the area allowed us disentangling the long-term effect of mowing on functional trajectories (Walker et al. 2010; Vandewalle et al. 2013).

#### ***Successional changes in resource use and reproductive strategies reflect the major components of taxonomic variation***

Our results underlined that CWM variations with succession and mowing were related to primary components of taxonomic variation. Previous studies of vegetation succession on Mediterranean roadsides indeed showed large species turnover over time, related to functional changes from short-lived species to perennial herbaceous and woody species

(Filibeck et al. 2012; Raevel et al. 2013). Here, we further show that successional species turnover is altered by mowing. Taxonomic composition in mown communities globally differed from unmown vegetation composition over time, in line with previous works on roadsides (Parr & Way 1988; Truscott et al. 2005; Simoes et al. 2013). Seeding native or commercial species can alter initial community composition and affect subsequent dynamics compared to natural succession (Lepš et al. 2007; Matesanz & Valladares 2007; Roscher et al. 2014). However, we found consistent functional variation of resource use strategies over time and in response to mowing, independent of possible priority effects of seeded species. In addition, observed taxonomic and functional changes in this road slope vegetation, under high human influence, finally appeared similar to observed changes in a more natural context after pastoral abandonment in the Mediterranean area (Garnier et al. 2008). We further argue that results provided here can be useful to design management approaches in other systems in the Mediterranean area, such as mown or pastured grasslands or vegetation in urban context (airport areas, railway verges). It could also help to understand, within the Mediterranean region, the successional trajectories of natural ecosystems subject to frequent but rather weak disturbances such as grazing by wild animals.

### ***Implications for road side management***

Vegetation succession has often been studied because it is a central issue to improve the success of restoration and land management (Khater et al. 2003; Walker et al. 2007; Prach et al. 2014). We found that mowing constrains successional dynamics by limiting plant investment into resource conservation in aerial parts. However, succession is not totally inhibited like in other studies with different mowing regimes and over shorter periods (Moog et al. 2002; Kahmen et al. 2002). In

Mediterranean road slopes, yearly late mowing led to partly distinct species composition between mowing regimes after 40 years. However, native plants seed rain from unmown parts and surrounding area might contribute to mitigate these differences (Tinsley et al. 2006; Tormo et al. 2006; de la Riva et al. 2011). On the other hand, differences in plant composition, plant functions and associated environmental conditions between mown and unmown vegetation can provide higher habitat heterogeneity (Auestad et al. 2011). This heterogeneity should enhance the diversity of associated fauna, particularly insects (Gathmann et al. 1994; Poulin & Lefebvre 2002; Tews et al. 2004). In addition, the association of vegetation flowering earlier in mown parts with vegetation showing more persistent foliage in unmown parts could increase the scenic beauty at the whole road slope level and should be appreciated by road users (Akbar et al. 2003). Finally, these effects of fine-scale mosaic management suggest that preserving both mown and undisturbed areas within road slopes could benefit vegetation, fauna and landscape aesthetic value all together.

### **Acknowledgments**

We thank Damien Palet, Eve Lacassagne, Basile Maillard and Corentin Leurent for their contribution to field work and traits measurement. This work has been carried out within the framework of the TAFER project. This project is supported by Agropolis Fondation and SYSTRA through the « Investissements d'avenir » programme (ANR-10-LABX-0001-01) under the reference ID 1200-013. DB received a PhD grant funded by LabEx CeMEB (Mediterranean Centre for Environment and Biodiversity, [www.labex-cemeb.org](http://www.labex-cemeb.org)), Agropolis Fondation and SYSTRA. We thank Gerhard Overbeck, Jiří Doležal and two anonymous reviewers for their helpful comments on previous version of this manuscript.

### **Electronic appendices**

**Appendix S1.** Vegetation sampling scheme.

**Appendix S2.** Site characteristics of the 25 sampled road slopes.

**Appendix S3.** Soil characteristics of mown and unmown parts of sampled road slopes.

**Appendix S4.** Table of contexts in which Traitspec were measured by species.

**Appendix S5.** Information related to axis and species shown in Figure 2.

**Appendix S6.** Details related to LMEs explaining CWM variation for leaf traits.

**Appendix S7.** Details related to LME explaining CWM variation of onset of flowering date.

## References

- Akbar, K.F., Hale, W.H.G., & Headley, A.D. 2003. Assessment of scenic beauty of the roadside vegetation in northern England. *Landscape and Urban Planning* 63: 139–144.
- 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.
- Bochet, E., & Garcia-Fayos, P. 2004. Factors Controlling Vegetation Establishment and Water Erosion on Motorway Slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology* 12: 166–174.
- Bochet, E., Garcia-Fayos, P., & Tormo, J. 2007. Road Slope Revegetation in Semiarid Mediterranean Environments . Part I : Seed Dispersal and Spontaneous Colonization. *Restoration Ecology* 15: 88–96.
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Cornwell, W.K., & Ackerly, D.D. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Towne, E.G., & Kembel, S.W. 2012. Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *The New phytologist* 193: 673–82.
- Dante, S.K., Schamp, B.S., & Aarssen, L.W. 2013. Evidence of deterministic assembly according to flowering time in an old-field plant community (A. Knapp, Ed.). *Functional Ecology* 27: 555–564.
- Delgado, J.D., Arroyo, N.L., Arévalo, J.R., & Fernandez-Palacios, J.M. 2007. Edge effects of roads on temperature , light , canopy cover , and canopy height in laurel and pine forests (Tenerife, Canary Islands). *Landscape and Urban Planning* 81: 328–340.
- Douma, J.C., de Haan, M.W. a., Aerts, R., Witte, J.-P.M., & van Bodegom, P.M. 2012. Succession-induced trait shifts across a wide range of NW European ecosystems are driven by light and modulated by initial abiotic conditions. *Journal of Ecology* 100: 366–380.
- Filibeck, G., Cornellini, P., & Petrella, P. 2012. Floristic analysis of a high-speed railway embankment in a Mediterranean landscape. *Acta Botanica Croatica* 71: 1–20.
- Forman, R.T.T., & Alexander, L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207–231.
- Fox, J., & Weisberg, S. 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*. Sage, Thousand Oaks {CA}.
- Gargominy, O., Terceire, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelincq, C., Dupont, P., Vandel, E., Daszkiewicz, P., & Poncet, L. 2014. *TAXREF v8.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion*. Paris.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A., Debain, S., Berthelie, P., Ducout, B., Roumet, C., Navas, M.-L. (2001) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152:69–83.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630–2637.
- Garnier, A., Deville, A., & Lecomte, J. 2006. Stochastic modelling of feral plant populations with seed immigration and road verge management. *Ecological Modelling* 197: 373–382.
- Garnier, E., Navas, M.-L., & Quétiér, F. 2008. Conséquences de la déprise agricole sur la végétation : vers une approche fonctionnelle. *Les cahiers d'Orphée*
- Gathmann, A., Greiler, J., & Tschardt, T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia* 98: 8–14.
- Gleason, H. A.. 1927. Further Views on the Succession-Concept. *Ecology* 8: 299–326.
- Gross, N., Suding, K., & Lavorel, S. 2007. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18: 289–300.
- Helsen, K., Hermy, M., & Honnay, O. 2012. Trait but not species convergence during plant community assembly in restored semi-natural grasslands. *Oikos* 121: 2121–2130.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25–37.
- 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.
- Khater, C., Martin, A., & Maillet, J. 2003. Spontaneous vegetation dynamics and restoration prospects for limestone quarries in Lebanon. *Applied Vegetation Science* 6: 199–204.
- Kichenin, E., Wardle, D. a., Peltzer, D. a., Morse, C.W., & Freschet, G.T. 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient (K. Kitajima, Ed.). *Functional Ecology* 27: 1254–1261.
- Klimešová, J., Latzel, V., de Bello, F., & van Groenendael, J.M. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing : towards a use of more specific traits. *Preslia* 80: 245–253.
- Kumordzi, B.B., Wardle, D. A., & Freschet, G.T. 2014. Plant assemblages do not respond homogeneously to local variation in environmental conditions: Functional responses differ with species identity and abundance. *Journal of Vegetation Science* 26: 32–45.
- 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.
- Lacey, E.P., Roach, D.A., Herr, D., Kincaid, S., & Perrott, R. 2003. Multigenerational effects of flowering and fruiting phenology in *Plantago lanceolata*. *Ecology* 84: 2462–2475.
- Lavorel, S., & Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545–556.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. a, Meave, J. a, Bongers, F., & Poorter, L. 2010. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–98.
- Lepš, J., de Bello, F., Šmilauer, P., & Doležal, J. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34: 856–863.
- Lepš, J., Doležal, J., Bezemer, T.M., Brown, V.K., Hedlund, K., Igual Arroyo, M., Jörgensen, Helene Bracht, Lawson, C.S., Mortimer, S.R., Peix Geldart, A., Rodríguez Barrueco, C., Sanata Regina, I., Šmilauer, P., & van der Putten, W.H. 2007. Long-term effectiveness of sowing

- high and low diversity seed mixtures to enhance plant community development on ex-arable fields. *Applied Vegetation Science* 10: 97–110.
- Louault, F., Pillar, V., Aufrère, J., Garnier, E., & Soussana, J.-F. 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* 16: 151–160.
- Maj, A. 2011. Immfit: Goodness-of-fit-measures for linear mixed models with one-level-grouping.
- Májeková, M., Paal, T., Plowman, N.S., Bryndová, M., Kasari, L., Norberg, A., Weiss, M., Bishop, T.R., Luke, S.H., Sam, K., Le Bagousse-Pinguet, Y., Lepš, J., Götzenberger, L., & De Bello, F. 2016. Evaluating Functional diversity: Missing trait data and the importance of species abundance structure and data transformation. *PLoS ONE* 11: 1–17.
- Matesanz, S., & Valladares, F. 2007. Improving revegetation of gypsum slopes is not a simple matter of adding native species: Insights from a multispecies experiment. *Ecological Engineering* 30: 67–77.
- Moog, D., Poschold, P., Kahmen, S., & Schreiber, K.-F. 2002. Comparison of species composition between different grassland management treatments after 25 years. *Applied Vegetation Science* 5: 99–106.
- Muller, R. 1978. The Phenology, Growth and Ecosystem Dynamics of *Erythronium americanum* in the Northern Hardwood Forest. *Ecological Monographs* 48: 1–20.
- Navas, M.-L., Roumet, C., Bellmann, a., Laurent, G., & Garnier, E. 2010. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology* 12: 183–196.
- 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.
- Pakeman, R.J., & Quested, H.M. 2007. Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science* 10: 91.
- Parr, T.W., & Way, J.M. 1988. Management of Roadside Vegetation: The Long-Term Effects of Cutting. *Journal of Applied Ecology* 25: 1073–1087.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team. 2014. {nlme}: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models.
- Pleasants, J.M. 1980. Competition for Bumblebee Pollinators in Rocky Mountain Plant Communities. *Ecology* 61: 1446–1459.
- Poulin, B., & Lefebvre, G. 2002. Effect of winter cutting on the passerine breeding assemblage in French Mediterranean reedbeds. *Biodiversity and Conservation* 11: 1567–1581.
- Prach, K., Řehouňková, K., Lencová, K., Jírová, A., Konvalinková, P., Mudrák, O., Študent, V., Vaněček, Z., Tichý, L., Petřík, P., Šmilauer, P., & Pyšek, P. 2014. Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres (L. Walker, Ed.). *Applied Vegetation Science* 17: 193–200.
- R Core Team. 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Ravel, V., Munoz, F., Pons, V., Renaux, A., Martin, A., & Thompson, J.D. 2013. Changing assembly processes during a primary succession of plant communities on Mediterranean roadcuts. *Journal of Plant Ecology* 6: 19–28.
- Rathcke, B., & Lacey, E.P. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology & Systematics* 16: 179–214.
- Roberts, D.W. 2016. labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology.
- 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.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gerighausen, U., & Schmid, B. 2014. Different assembly processes drive shifts in species and functional composition in experimental grasslands varying in sown diversity and community history. *PLoS one* 9: e101928.
- Routhier, M.C., & Lapointe, L. 2002. Impact of tree leaf phenology on growth rates and reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae). *American Journal of Botany* 89: 500–505.
- Sargent, R.D., & Ackerly, D.D. 2008. Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in ecology & evolution* 23: 123–30.
- Schemske, D.W., Willson, M.F., Melampy, M.N., Miller, L.J., Verner, L., Schemske, K.M., & Best, L.B. 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59: 351–366.
- Shipley, B., Lechowicz, M.J., Wright, I., & Reich, P.B. 2006. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology* 87: 535–41.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A. le., Aarssen, L.W., Baraloto, C., Carlucci, M.B., Cianciaruso, M. sV., de L. Dantas, V., de Bello, F., Duarte, L.D.S., [...] & Wardle, D.A. 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18: 1406–1419.
- Simoes, M.P., Belo, A.F., & Souza, C. 2013. Effects of mowing regime on diversity of Mediterranean roadside vegetation – implications for management. *Polish Journal of Ecology* 61: 241–255.
- Suter, M., & Edwards, P.J. 2013. Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 15: 217–225.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92.
- Tinsley, M.J., Simmons, M.T., & Windhager, S. 2006. The establishment success of native versus non-native herbaceous seed mixes on a revegetated roadside in Central Texas. *Ecological Engineering* 26: 231–240.
- Tormo, J., Bochet, E., & García-Fayos, P. 2006. Is seed availability enough to ensure colonization success? *Ecological Engineering* 26: 224–230.
- Tormo, J., Bochet, E., & Garcia-Fayos, P. 2007. Road Slope Revegetation in Semiarid Mediterranean Environments . Part I: Seed Dispersal and Spontaneous Colonization. 15: 88–96.
- 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: 109–18.
- Vandewalle, M., Purschke, O., de Bello, F., Reitalu, T., Prentice, H.C., Lavorel, S., Johansson, L.J., & Sykes, M.T. 2013. Functional responses of plant communities to management, landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science* 25: 750–759.
- Vile, D., Shipley, B., & Garnier, E. 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87: 504–17.
- Wada, K.C., & Takeno, K. 2010. Stress-induced flowering. *Plant Signaling & Behavior* 5: 944–7.
- Walker, L.R., Walker, J., & Hobbs, R.J. 2007. *Linking restoration and ecological succession* (L. R. Walker, J. Walker, & R. J. Hobbs, Eds.). Springer Science+Business Media, LLC.
- Walker, L.R., Wardle, D. a., Bardgett, R.D., & Clarkson, B.D. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98: 725–736.

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

Weihner, E., Clarke, G.D.P., & Keddy, P.A. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81: 309–322.

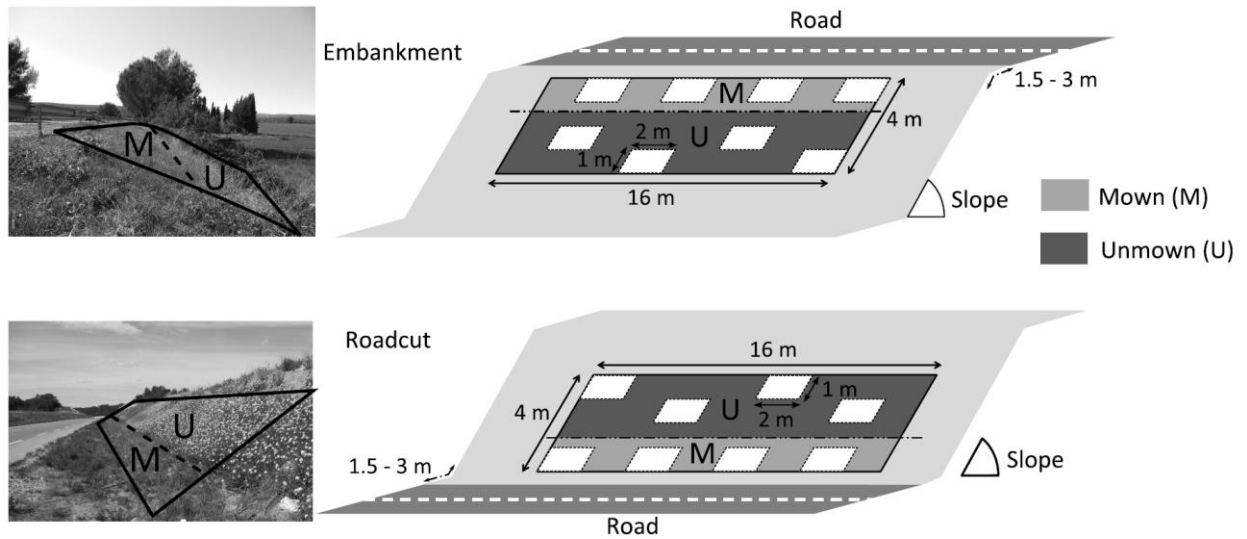
Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213–227.

Wilson, P.J., Thompson, K., & Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155–162.

Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., [...] & Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428: 821–7.

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.

**ELECTRONIC APPENDICES**



**Appendix S1. Vegetation sampling scheme.** Each plot (4m×16m) presents a mown (M) and an unmown (U) subplot where species presence was recorded. Species canopy cover was estimated in 4 quadrats (1m×2m).



**Appendix S2. Site characteristics of the 25 sampled road slopes (mean values  $\pm$  sd).** For orientation the mean represents the mean direction of orientations from North and the standard deviation is defined as the square root of minus two times the log of the mean resultant length divided by the number of observations (package “circular”, Agostinelli& Lund (2013)). Emb. = embankment, Roadc. = roadcut.

Age class	0-10		11-20		21-30		31-40		>40		total	
Road slope type	Emb.	Roadc.	Emb.	Roadc.	Emb.	Roadc.	Emb.	Roadc.	Emb.	Roadc.	Emb.	Roadc.
Nb. sampled	2	3	4	1	4	1	2	3	3	2	15	10
Slope angle (°)	33.5 $\pm$ 4	31.7 $\pm$ 2.6	32 $\pm$ 3.7	30 $\pm$ 0	38.75 $\pm$ 2.3	30 $\pm$ 0	30 $\pm$ 0	43.1 $\pm$ 2.4	30 $\pm$ 0	30 $\pm$ 0	33 $\pm$ 4.3	34.5 $\pm$ 6.2
Height (m)	7 $\pm$ 1.1	7.5 $\pm$ 0.8	11.3 $\pm$ 4	20 $\pm$ 0	9.5 $\pm$ 1.2	13 $\pm$ 0	9.3 $\pm$ 7.5	5.3 $\pm$ 0.5	10.6 $\pm$ 8.2	6.5 $\pm$ 1.7	9.9 $\pm$ 4.9	8.4 $\pm$ 4.6
Length (m)	>30	>30	>30	>30	>30	>30	>30	>30	>30	>30	>30	>30
Orientation (°N)	-30 $\pm$ 2	157 $\pm$ 1.3	68 $\pm$ 1.5	-175 $\pm$ 0	54 $\pm$ 0.8	50 $\pm$ 0	-119 $\pm$ 1.4	-84 $\pm$ 1.1	-152 $\pm$ 1.5	-85 $\pm$ 0.4	58 $\pm$ 1.9	-135 $\pm$ 1.5

**Appendix S3. Soil characteristics of mown and unmown parts of sampled road slopes (mean values  $\pm$  sd).** O.M stands for organic matter content in soil, Carb. stands for soil carbonates and CEC stands for Cation-exchange capacity. Soil Phosphorous was estimated with Olsen P method.

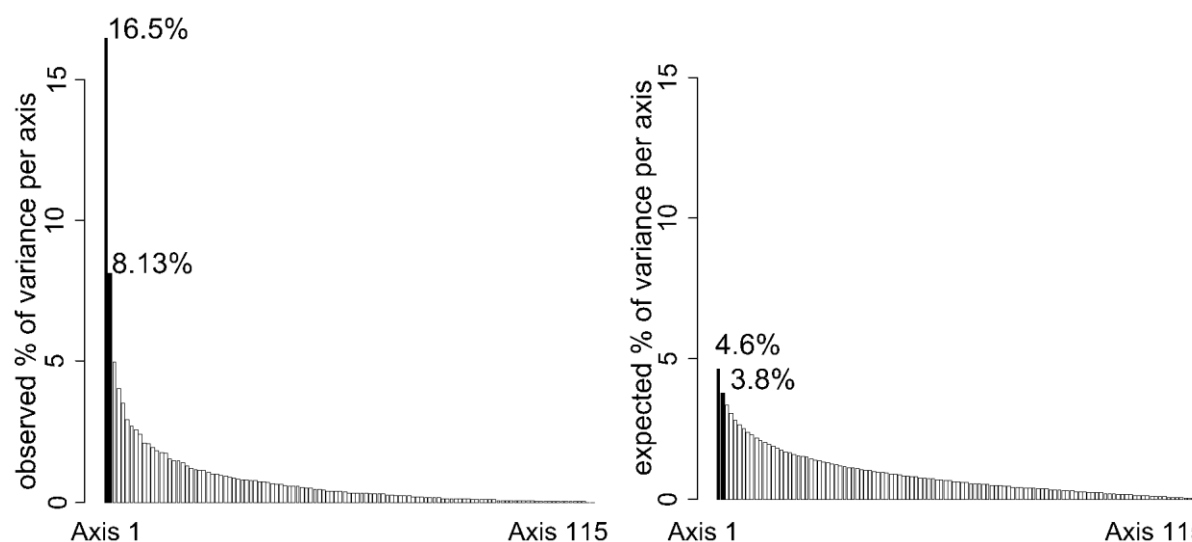
Age class	0-10		11-20		21-30		31-40		>40	
Mowing	Mown	Unmown	Mown	Unmown	Mown	Unmown	Mown	Unmown	Mown	Unmown
Sand (g/kg)	288 $\pm$ 78	332 $\pm$ 115	317 $\pm$ 68	239 $\pm$ 37	392 $\pm$ 91	341 $\pm$ 115	423 $\pm$ 52	422 $\pm$ 125	412 $\pm$ 109	409 $\pm$ 128
Lime (g/kg)	462 $\pm$ 93	420 $\pm$ 108	440 $\pm$ 74	515 $\pm$ 30	368 $\pm$ 67	413 $\pm$ 117	316 $\pm$ 59	318 $\pm$ 61	352 $\pm$ 76	347 $\pm$ 122
Clay (g/kg)	249 $\pm$ 39	249 $\pm$ 17	244 $\pm$ 82	246 $\pm$ 35	240 $\pm$ 36	246 $\pm$ 15	260 $\pm$ 107	260 $\pm$ 88	235 $\pm$ 83	244 $\pm$ 124
O.M (g/kg)	15 $\pm$ 6	16 $\pm$ 7	26 $\pm$ 6	27 $\pm$ 11	36 $\pm$ 11	30 $\pm$ 12	50 $\pm$ 22	59 $\pm$ 40	57 $\pm$ 34	71 $\pm$ 39
C/N	16 $\pm$ 7	15 $\pm$ 7	16 $\pm$ 2	14 $\pm$ 2	16 $\pm$ 2	16 $\pm$ 3	19 $\pm$ 8	18 $\pm$ 3	16 $\pm$ 4	17 $\pm$ 4
P (g/kg)	0.008 $\pm$ 0.004	0.014 $\pm$ 0.01	0.011 $\pm$ 0.008	0.016 $\pm$ 0.016	0.013 $\pm$ 0.006	0.01 $\pm$ 0.003	0.01 $\pm$ 0.003	0.007 $\pm$ 0.002	0.007 $\pm$ 0.003	0.013 $\pm$ 0.009
Carb.(g/kg)	8.5 $\pm$ 3	9 $\pm$ 4	15.4 $\pm$ 3	16 $\pm$ 6	20.7 $\pm$ 6	17.5 $\pm$ 6	29.2 $\pm$ 11	28.4 $\pm$ 19	33.1 $\pm$ 18	44.3 $\pm$ 20
CEC (meq/kg)	112 $\pm$ 20	126 $\pm$ 22	125 $\pm$ 32	127 $\pm$ 27	125 $\pm$ 7	123 $\pm$ 11	118 $\pm$ 36	119 $\pm$ 54	127 $\pm$ 54	159 $\pm$ 47
pH <sub>H2O</sub>	8.5 $\pm$ 0.1	8.4 $\pm$ 0.1	8.3 $\pm$ 0.1	8.3 $\pm$ 0.1	8.2 $\pm$ 0.1	8.3 $\pm$ 0.1	8.1 $\pm$ 0.1	8.2 $\pm$ 0.2	8.1 $\pm$ 0.2	8.0 $\pm$ 0.1

**Appendix S4. Table of contexts in which Trait<sub>spec</sub> were measured by species.** Numbers represent, for each combination of age class and mowing regime (=for each context), the number of sub-plots in which 10 to 20 individuals were measured for each species (5-10 individuals per species sampled per sub-plot because species cover > 2%). Species in bold were measured in the same mowing mode for at least 2 different age classes or in both mowing modes for the same age class. The parenthesis gives the abbreviation for species appearing in Figure 2. M = mown, U = unmown.

	0-10		11-20		21-30		31-40		>40	
	M	U	M	U	M	U	M	U	M	U
<i>Acer monspessulanum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Achillea millefolium</i> (Ach)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aegilops geniculata</i> (Aeo)	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>Althaea cannabina</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<b><i>Anisantha diandra</i></b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Anisantha rubens</i> (Bru)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Anisantha sterilis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Avena barbata</i></b> (Ave)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Bituminaria bituminosa</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<b><i>Brachypodium retusum</i></b> (Bre)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
<b><i>Bromopsis erecta</i></b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Clinopodium nepeta</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Calendula arvensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Carduus tenuiflorus</i></b> (Car)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Cistus monspeliensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Clematis vitalba</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<b><i>Convolvulus cantabrica</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<b><i>Coriaria myrtifolia</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Cornus sanguinea</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Coronilla glauca</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Crepis foetida</i> (Cre)	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Crepis sancta</i></b> (Crs)	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Crepis vesicaria subsp taraxacifolia</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Crupina vulgaris</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<b><i>Dactylis glomerata</i></b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Diplotaxis eruroides</i></b> (Dip)	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Diplotaxis tenuifolia</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Dorycnium pentaphyllum</i></b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>
<b><i>Elytrigia campestris</i></b> (Ely)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Festuca rubra</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Foeniculum vulgare</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Fumana ericoides</i> (Fum)	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<b><i>Fumana thymifolia</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Galium album</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0
<i>Geranium molle</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
<b><i>Helianthemum apeninum</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<i>Hypericum perforatum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Juniperus oxycedrus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Knautia integrifolia</i> (Kna)	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Linum strictum</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Linum perenne</i> (Lin)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lolium perenne</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

<i>Lotus corniculatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Medicago sativa</i></b> (Mes)	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Onobrychis viciifolia</i> (Olo)	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pallenis spinosa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Phillyrea angustifolia</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
<i>Phillyrea latifolia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<b><i>Picris hieracioides</i></b> (Pic)	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Pinus halepensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0
<b><i>Plantago lanceolata</i></b> (Pla)	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Poa pratensis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Poterium verrucosum</i></b> (Pot)	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Prunus spinosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Pyrus spinosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Quercus coccifera</i> (Quc)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<b><i>Quercus ilex</i></b> (Qui)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>
<b><i>Quercus pubescens</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Reichardia picroides</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Rhamnus alaternus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Rosa canina</i> (Ros)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<b><i>Rosmarinus officinalis</i></b> (Rom)	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Rubia peregrina</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Rubus fruticosus</i></b> (Rub)	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Scabiosa atropurpurea</i></b> (Sca)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Scandix pecten-veneris</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Sedum sediforme</i> (Sed)	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Senecio vulgaris</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b><i>Sherardia arvensis</i></b> (She)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Smilax aspera</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b><i>Spartium junceum</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Thymus vulgaris</i></b> (Thy)	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>
<b><i>Tordylium apulum</i></b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Tordylium maximum</i> (Tor)	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trifolium campestre</i> (Tri)	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Trifolium stellatum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<b><i>Tyrimnus leucographus</i></b> (Tyr)	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Ulmus minor</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<b><i>Urospermum picroides</i></b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
<i>Vitis vinifera</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Total number of species with trait values	16	13	23	23	22	16	20	14	9	9
% of species cover with traits measured in respective sub-plot (average over quadrats)	76.9	80.5	75.3	78.2	75.9	85.3	83.7	78.0	86.0	83.0
% of species cover with traits measured in respective sub-plot and in other sub-plots of the same context (average over quadrats)	79.8	82.2	76.7	78.6	79.7	89.4	83.7	85.1	86.4	84.4



**Appendix S5. Percentage of variation associated to all 115 axes of the principal coordinates analysis based on Bray-Curtis dissimilarities among communities A) observed B) expected under null broken stick model.**

List of species represented in Figure 2 because their maximum indicator value in a combination of age class and mowing was in the first quartile of all species' maximum indicator values (species in grey are packed in the middle of the figure with labels readable at 400% zoom factor):

Species	Ind.V	Species	Ind.V	Species	Ind.V
<i>Achillea millefolium</i> (Ach)	0.2	<i>Ervum gracile</i> (Erv)	0.19	<i>Sedum acre</i> (Sed)	0.35
<i>Aegilops cylindrica</i> (Aeg)	0.18	<i>Euphorbia helioscopia</i> (Eup)	0.19	<i>Sherardia arvensis</i> (She)	0.19
<i>Aegilops geniculata</i> (Aeo)	0.63	<i>Euphorbia nicaeensis</i> (Eun)	0.3	<i>Sideritis romana</i> (Sid)	0.21
<i>Alyssum alyssoides</i> (Aly)	0.29	<i>Fumana ericoides</i> (Fum)	0.19	<i>Silene italica</i> (Sil)	0.28
<i>Anisantha rubens</i> (Bru)	0.36	<i>Knautia hybrida</i> (Kna)	0.26	<i>Silene nocturna</i> (Sin)	0.27
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> (Aph)	0.19	<i>Leontodon tuberosus</i> (Leo)	0.19	<i>Silene vulgaris</i> (Siv)	0.19
<i>Asparagus acutifolius</i> (Asp)	0.2	<i>Lepidium draba</i> (Lep)	0.26	<i>Thymus vulgaris</i> (Thy)	0.31
<i>Avena barbata</i> (Ave)	0.5	<i>Linum perenne</i> (Lin)	0.23	<i>Tordylium maximum</i> (Tor)	0.31
<i>Brachypodium distachyon</i> (Bra)	0.19	<i>Lolium perenne</i> (Lol)	0.24	<i>Torilis arvensis</i> (Toa)	0.23
<i>Brachypodium retusum</i> (Bre)	0.31	<i>Medicago minima</i> (Med)	0.34	<i>Torilis nodosa</i> (Ton)	0.19
<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>Hordeaceus</i> (Bro)	0.27	<i>Medicago sativa</i> (Mes)	0.42	<i>Tragopogon porrifolius</i> (Tra)	0.29
<i>Campanula erinus</i> (Cam)	0.18	<i>Oloptum miliaceum</i> (Olo)	0.2	<i>Trifolium campestre</i> (Tri)	0.21
<i>Catapodium rigidum</i> (Cat)	0.38	<i>Onobrychis viciifolia</i> (Ono)	0.19	<i>Trifolium tenuifolium</i> (Trt)	0.19
<i>Carduus tenuiflorus</i> (Car)	0.23	<i>Ononis minutissima</i> (Onm)	0.28	<i>Tyrimnus leucographus</i> (Tyr)	0.27
<i>Carex flacca</i> (Caf)	0.43	<i>Picris hieracioides</i> (Pic)	0.22	<i>Valerianella locusta</i> (Val)	0.22
<i>Convolvulus arvensis</i> (Con)	0.4	<i>Plantago lanceolata</i> (Pla)	0.23	<i>Veronica arvensis</i> (Ver)	0.33
<i>Coronilla scorpioides</i> (Cor)	0.29	<i>Podospermum laciniatum</i> (Pod)	0.2	<i>Vicia hybrida</i> (Vic)	0.24
<i>Crepis foetida</i> (Cre)	0.34	<i>Poterium verrucosum</i> (Pot)	0.46	<i>Vicia pannonica</i> (Vip)	0.29
<i>Crepis sancta</i> (Crs)	0.24	<i>Quercus coccifera</i> (Quc)	0.25	<i>Vicia sativa</i> (Vis)	0.18
<i>Cynodon dactylon</i> (Cyn)	0.29	<i>Quercus ilex</i> (Qui)	0.21	<i>Vulpia myuros</i> (Vul)	0.27
<i>Dactylis glomerata</i> (Dac)	0.32	<i>Rosa sempervirens</i> (Ros)	0.21		
<i>Diploxys erucoides</i> (Dip)	0.18	<i>Rosmarinus officinalis</i> (Rom)	0.22		
<i>Echium vulgare</i> (Ech)	0.19	<i>Rubus fruticosus</i> (Rub)	0.22		
<i>Elytrogia campestre</i> (Ely)	0.52	<i>Rumex scutatus</i> (Rum)	0.19		
<i>Erodium cicutarium</i> (Ero)	0.18	<i>Scabiosa atropurpurea</i> (Sca)	0.31		

**Appendix S6. Estimated parameters for fixed and random effects of selected LMEs explaining leaf traits variation at the community level.** Est. are the parameter estimates with  $\sigma$  standing for standard deviation for random effects. Std. Err are the standard errors of the estimates. t represents the ratio of estimates and their standard errors, and P is the associated p-value from a t distribution.  $R^2$  is the fraction of variation explained by the selected model considering fixed effects only (marginal) or considering fixed and random effects (conditional, Nakagawa & Schielzeth 2013).

	Model <sub>SLA</sub>				Model <sub>LDMC</sub>			
	Est.	Std. err.	t	P	Est.	Std. err.	t	P
Intercept	19.85	0.93	21.43	< 0.001	213.6	18.28	11.68	< 0.001
Age <sub>Mown</sub>	-0.12	0.026	-4.72	< 0.001	2.7	0.52	5.22	< 0.001
Age <sub>Unmown</sub>	-0.17	0.025	-6.74	< 0.001	4.5	0.51	8.74	< 0.001
Age:Mowing	-0.056	0.019	-3.0	0.004	1.9	0.37	5.35	< 0.001
Slope angle	-0.29	0.091	-3.2	0.008	5.7	1.79	3.18	0.009
$\sigma$ (Road slope)	1.45	-	-	-	27.94	-	-	-
$\sigma$ (Residuals)	2.49	-	-	-	51.54	-	-	-
	R <sup>2</sup> marginal		R <sup>2</sup> conditional		R <sup>2</sup> marginal		R <sup>2</sup> conditional	
	0.63		0.75		0.71		0.8	

**Appendix S7. Estimated parameters for fixed and random effects of selected LME explaining CWM<sub>OFD</sub> variation.** Est. is the parameter estimates with  $\sigma$  standing for standard deviation for random effect. Std. Err are their associated standard errors. t stands for ratios between estimates and their standard errors and P is the associated p-value from a t distribution.  $R^2$  is the fraction of variation explained by the selected model considering fixed effects only (marginal) or considering fixed and random effects (conditional, Nakagawa & Schielzeth 2013).

	CWM <sub>OFD</sub>			
	Est.	Std. err.	t	P
Mown	8.03	3.45	2.32	0.02
Unmown	10.72	0.66	4.01	< 0.001
Slope angle	0.25	0.09	2.62	0.02
$\sigma$ (Road slope)	1.61	-	-	-
$\sigma$ (Residuals)	3.54	-	-	-
	R <sup>2</sup> marginal		R <sup>2</sup> conditional	
	0.21		0.39	

**ARTICLE 2.**

**Disturbance and multi-faceted plant diversity along a Mediterranean successional gradient: contrasted responses between alpha and beta scales.**

Auteurs : Diane C. Bouchet & François Munoz

Article soumis à *Plant Ecology & Diversity*



## **Title: Disturbance and multi-faceted plant diversity along a Mediterranean successional gradient: contrasted responses between alpha and beta scales.**

### **Abstract**

**Background:** Analysing variations in taxonomic, functional and phylogenetic diversity within (alpha) and among (beta) communities allows uncovering ecological and evolutionary drivers of species assembly. Although the approach has helped characterizing assembly rules along numerous gradients, the complex interplay of a recurrent disturbance with successional gradient remains little addressed.

**Aims:** Understand how recurrent mowing affects community assembly at alpha and beta scales along ecological succession.

**Methods:** We investigated the influence of mowing, successional stage, soil characteristics and topography on plant diversity, using a chronosequence of road slopes each including mown and unmown plant communities in French Mediterranean area.

**Results:** At both scales, the three facets of diversity varied with the interaction between successional stage and mowing regime. The successional variation pattern was consistent between facets at alpha but not at beta scale. Mowing increased alpha-diversity but decreased beta-diversity. While alpha-scale diversity did not deviate from random, we found functional and phylogenetic convergence due to environmental filtering at beta-scale.

**Conclusions:** Mowing enhances diversity at local level, while it homogenizes vegetation at broader scale. Preserving undisturbed parts within road slopes could serve to balance these effects. Strong environmental filters shape road slopes vegetation along the succession and mowing adds to these filters, which are only detectable at beta-scale.

**Keywords:** Community assembly, convergence, functional diversity, mowing, phylogenetic diversity, road slope, taxonomic diversity

### **Introduction**

The study of ecological communities has long focused on the taxonomic diversity (TD) of organisms (Fierer & Jackson 2006; Tews et al. 2004; Hartnett & Wilson 1999; MacArthur & MacArthur 1961; Ricklefs 1987; Huston 1979). In particular, many studies investigated patterns of plant species richness and diversity along environmental gradients, such as ecological successions (Connell & Slatyer 1977; Bazzaz 1975; Padišák 1993; Mackey & Currie 2001). Recently though, analysing the diversity of functional traits in communities has gathered momentum. Analysing functional diversity (FD) has proved to be relevant to detect ecological processes driving plant community assembly along the succession (Schleicher et al. 2011). A central objective is to detect two main patterns: limiting similarity, due to species interactions,

and functional convergence, due to environmental filtering (Cornwell & Ackerly 2009). In a comparable perspective, phylogenetic diversity (PD) has been used as a surrogate of phenotypic diversity in communities to detect these processes (Webb et al. 2002; Tofts & Silvertown 2000). However, recent studies have underlined that the phylogenetic diversity of communities reflects processes occurring at larger temporal and spatial scales (Mouquet et al. 2012; Gerhold et al. 2015; Kraft & Ackerly 2010), thus conveying complementary insights to the study of functional traits. Altogether, analysing taxonomic, functional and phylogenetic facets of diversity should help enlighten community assembly processes over ecological and evolutionary spatial and time-scales (Kraft et al. 2007; Kraft & Ackerly 2010; Pavoine & Bonsall 2011; Emerson & Gillespie 2008).



Previous studies investigated the processes underlying these diversity patterns along ecological successions occurring after an intense major initial disturbance (Purschke et al. 2013; Bhaskar et al. 2014a; Schleicher et al. 2011; Raavel et al. 2012). Other studies addressed the impact of diverse types and regimes of disturbances such as grazing or mowing, which are expected to influence species occurrence and trait values in communities (Mouillot et al. 2013; Klimešová et al. 2008; Díaz et al. 2007; Jantunen et al. 2007) and thus alter community assembly processes (Stammell et al. 2003; Mason et al. 2011; Maalouf et al. 2012; Kotowski et al. 2013). However, how a minor recurrent disturbance (i.e. more frequent but less intensive) combines with successional dynamics after a major initial disturbance and influences the multiple facets of diversity over time has been rarely studied (Belsky 1992; Denslow 1980). Road construction and subsequent maintenance offer an appropriate context to address this issue. First, roadways and subsequent roadsides construction creates new habitats where vegetation succession initiates. Later on, to prevent low visibility due to high vegetation close to the road and thus increase road safety, roadside vegetation undergoes recurrent mowing management. Therefore, roadsides provide in situ experimental sites to investigate the effect of recurrent mowing on different facets of diversity along the succession (LeViol et al. 2008; Simoes et al. 2013).

Taxonomic, functional and phylogenetic diversity can each be partitioned into alpha, beta and gamma components (Jost 2007; Tuomisto 2010). Such partitioning help characterize the scale at which ecological processes influence community assembly (Bernard-Verdier et al. 2013; de Bello et al. 2009; Ackerly & Cornwell 2007). Furthermore, recent works also suggested that considering intraspecific variability of functional trait should help detect community assembly processes affecting diversity within communities (Albert et al. 2012;

Bolnick et al. 2011; Violle et al. 2012; Carlucci et al. 2015).

Here we investigate the influence of mowing and successional stage on three facets of diversity (taxonomic, functional and phylogenetic) within (alpha) and between (beta scale) road slopes plant communities. Our assessment of functional diversity encompassed three complementary components impacting plants' fitness: resource-use strategy (leaf traits), reproduction timing (flowering phenology traits), and survival (Raunkiaer plant life-form). We aimed at: (i) characterizing how taxonomic, functional and phylogenetic facets of diversity would vary along ecological succession, (ii) identifying the effect of mowing on these 3 facets of biodiversity at alpha and beta scales, and (iii) characterizing the assembly processes underlying these diversity changes.

We expected extensive variation in the three diversity facets along the succession reflecting major changes in biotic and abiotic contexts over time. Globally, successional ruderal species should progressively be replaced by more stress-tolerant species adapted to the local Mediterranean climate in the latest successional stages and the transitory period should show higher levels of taxonomic diversity (Huston 1979). More specifically, at alpha scale diversity would not differ from random at the beginning of the succession, because of initial neutral assembly (Holdaway & Sparrow 2006; Schleicher et al. 2011), while in later stages interspecific competition within communities could favour limiting similarity between coexisting species and yields functional divergence (Navas & Violle 2009). At beta scale along the succession, functional differences should increase with increasing environmental heterogeneity between communities (Raavel et al. 2012), while phylogenetic turnover might not change over time (Swenson et al. 2012). On the other hand, at beta scale in later successional stages, climate filtering of water-stress tolerance under Mediterranean climate could entail functional

convergence between communities (Jenkins & Buikema 1998; Suter & Edwards 2013).

We also hypothesized that aerial biomass removal by mowing would limit competition for light and space. It should then improve the success of colonization by numerous species from the regional pool, thus increasing diversity within communities. This temporary increase in diversity would eventually compel increasing competition pressure for other resources (water and nutrients in soil, pollinators) leading to trait divergence within communities (Naaf & Wulf 2012). The frequency of mowing could also filter out species which are not able to undergo this recurrent disturbance. It could then lead to functional convergence between communities undergoing mowing (Pierce et al. 2007).

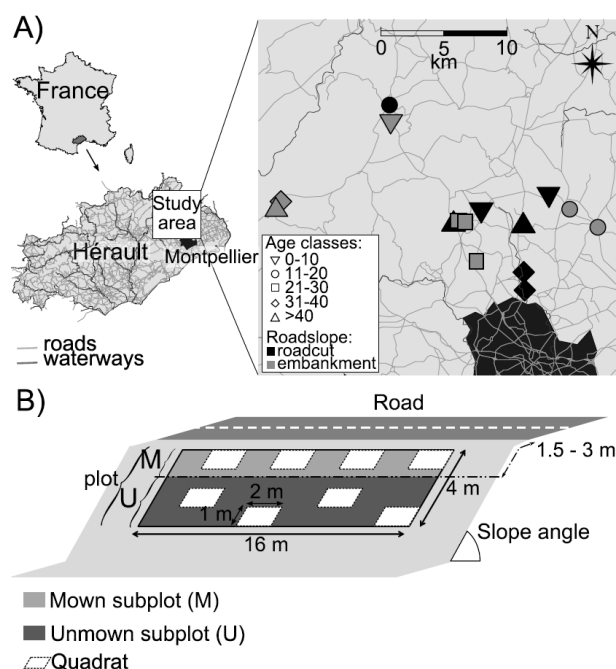
## Material And Methods

### Study sites

We sampled roadside plant communities located in a radius of 20km North-West from Montpellier, in Hérault department, France (**Figure 1 A**). This area has shown continuous road development and includes roads of varying age since construction. In addition, road management implies recurrent mowing of vegetation on part of the roadsides. Therefore, the context is appropriate to study the drivers of vegetation dynamics according to both succession stage and mowing. The climate is subhumid Mediterranean, with hot and dry summers and relatively cold winters. Precipitation regime is heterogeneous (with an average of 600mm/year over the last century, with high interannual variability in the timing and amount of rainfall) but rainfall mostly occurs in autumn (Daget 1977).

We designed a chronosequence including fifteen road slopes (angled roadsides, including embankments and roadcuts, **Appendix S1**). For each road slope, time since road work was estimated ( $\pm 2$  years for all road slopes aged of 40 years or less) based on chronological series of

aerial photographs and satellite images (geoportail.gouv.fr and GoogleEarth) and on data from public road safety and management services (Services Techniques du Département de l'Hérault). Road slopes were hydro-seeded just after road construction. Precise information on seed mixes composition was not available for most road slopes, but grasses such as *Dactylis glomerata*, *Bromus erectus* or *Festuca rubra*, and legumes such as *Lotus corniculatus*, *Medicago sativa* and *Onobrychis viciifolia* were usually seeded to foster revegetation. This initial management aimed to meet with constraints imposed by public authorities (50% vegetation cover two years after road construction). The chronosequence was divided in 5 age classes (0-10, 11-20, 21-30, 31-40, >40 years), each including 3 replicate road slopes. The spatial distribution of road slopes amongst age classes was as homogenous as possible over the study area to limit spatial correlation within and amongst age classes (**Figure 1 A**).



**Figure 19. Vegetation sampling design. A) Location of road slopes in the study area (Hérault, France) B) Sampling scheme within slopes.**

We chose road slopes where management services use a side-arm flail-mower to cut vegetation on a 1.5 to 3 meter-wide band adjoining the road, once a year in late autumn/early winter. This management practice is carried out to prevent high vegetation to grow just next to road ways (thereby increasing visibility for road users and ensuring road safety). Thus, all selected road slopes included both recurrently mown (reduced to 8 to 10 cm height every year) and unmown vegetation. The position of the boundary between mown and unmown vegetation parts was identified and marked with neon permanent painting at the end of the mowing period prior to the study (**Appendix S1**).

Selection of road slopes was also based on 5 criteria: 1) 16 meters minimum length, 2) 4 meters minimum width, 3) slope angle ranging from 30 to 45°, 4) non-rocky substrate and 5) presence of both natural vegetation (i.e. scrublands with *Quercus ilex* and *Pinus halepensis* forests) and cultivated fields in a radius of 1km. Both slope angle and orientation were measured on the field and four soil samples (15cm deep) were collected in both mown and unmown vegetation parts. Soil analyses included soil texture (percent sand, silt, and clay content) and chemical characteristics (organic matter, C/N and pH).

In each selected road slope, a 16m × 4m plot was delimited. Within each mown and unmown subplot, 4 quadrats (1m×2m) were regularly placed (**Figure 1 B**). Quadrat size was designed to assess local species interactions in homogeneous environmental conditions. Environmental conditions can indeed be heterogeneous at a coarser spatial scale (Raavel et al. 2012). We use the word “context” to represent a combination of successional stage and mowing regime (either mown or unmown) for a given community. Our sampling design included 10 contexts (5 age classes × 2 mowing regimes), each including 12 quadrats (4 quadrats per subplot × 3 subplot per context).

### ***Taxonomic composition***

We assessed plant species composition on all 15 road slopes from April to May 2014. We identified species and estimated by eye their canopy cover to the nearest percentage (vertical projection of above-ground parts relative to the ground surface) for all plant species occurring in the 120 quadrats. Canopy cover per species was then scaled to obtain a total species cover of 100% in each quadrat. On these 15 road slopes, we identified 241 species belonging to 50 families.

### ***Functional traits***

We measured functional traits for species reaching at least 2% of relative cover in one or several subplots in the same age class and under the same mowing regime (i.e., the same “context”). These 81 species together represented on average 83% of species cover in quadrats (**Appendix S2**). We collected traits related to three different dimensions of plant strategies.

Firstly, we measured two leaf traits representing resource use strategy in aerial parts: (i) SLA ( $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$ ), one-sided area of a fresh leaf divided by its oven-dry mass, and (ii) LDMC ( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ), oven-dry mass of a leaf divided by its water-saturated fresh mass. Although these traits are correlated and represent a trade-off along the leaf economics spectrum (Wright et al. 2004), they also reveal different aspects of resource-use strategy and can show partially independent variation along environmental gradients (Siefert et al. 2015; Da Silveira Pontes et al. 2010; Garnier et al. 2001). SLA and LDMC were measured at individual-level (1745 individuals in total) following the method described in Bouchet et al. (in press). We averaged leaf trait values across subplots of the same context. It yielded 169 values of leaf traits across all contexts. We also averaged leaf trait values per species over all the contexts where each species was sampled.

Secondly, we measured traits of flowering phenology related to plant reproduction strategies. We surveyed the flowering status of angiosperm species at subplot level during a whole year, on the same 15 road slopes where leaf traits were sampled, and for the same 81 species. Each road slope was visited 23 times along the year, giving a total of 345 monitoring visits. Onset of flowering date (OFD, week number), end of flowering date (EFD, week number) and flowering duration (number of weeks) were determined at subplot level for each of the 81 species within each mown and unmown subplot of each road slope, following the method described in Bouchet et al. (in press). We averaged flowering phenology trait values for each species across subplots of the same context. It yielded 169 flowering phenology traits values per trait across all contexts. We also averaged flowering phenology trait values per species, considering all contextual mean values across all contexts where each species was sampled.

Thirdly, we informed the Raunkiær plant life-form of these 81 species. This trait reflects plant survival and persistence, and also relates to competition for space (Weiher et al. 1999). Thus, it informs on a dimension of plant fitness complementary to leaf and flowering traits. This categorical trait was extracted from the Mediterranean Flora of Tison et al. (2014).

### ***Phylogenetic data collection***

We used the Daphne phylogeny (Durka & Michalski 2012) including 66 species over the 81 considered for functional trait measurements. The remaining fifteen species were placed on a branch next to the closest species of the same genus present in Daphne phylogeny, considering an equal distance between the two species and the last node they connected with. The determination of the closest species in the tree was based on other published phylogenies (Häffner & Hellwig n.d.; Saarela et al. 2007;

Watson et al. 2000; Hubert 2013; Catala et al. 1995).

### ***Diversity indices calculation***

The Gini-Simpson index of alpha taxonomic diversity was calculated for each community, considering all species present in the relevés. This taxonomic alpha diversity index is equivalent to Rao index of diversity considering a distance of 1 between all species (Rao 1982).

We calculated multi-trait functional distances between pairs of species with measured traits, using the coefficient of Pavoine et al. (2009) for a mix of linear, circular and categorical variables. This synthetic functional distance encompassed three aspects of plant functioning (resource-use, reproduction and survival strategies), and thus provided a comprehensive index of functional differences to be compared to taxonomic and phylogenetic differences (Pavoine et al. 2009). In order to limit missing trait values in communities (Májeková et al. 2016), we complemented contextual species trait values with values averaged at species level (when a species had a relative canopy cover in the context < 2%) for functional distance calculation. We standardized linear trait values (SLA, LDMC and flowering duration) and considered equal weight for all traits and all species in distance calculation. Total functional distances were finally scaled to one, based on the maximum distance between all pairs of the 81 species, to allow comparisons between facets of diversity (Botta-Dukát 2005). Alpha functional diversity was then calculated as Rao index (Rao  $\alpha_{FD}$ ), based on total functional distances between pairs of species with measured traits co-occurring within each community (Botta-Dukát 2005; Rao 1982):

$$Rao \alpha_{FD} = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^{S-1} d_{ij} p_i p_j$$

with  $d_{ij}$  the dissimilarity between species  $i$  and  $j$  (total functional distance) in the context,  $p$  their canopy cover in the community relatively to  $S$ ,

the number of species with informed traits in the community.

Likewise, we calculated a Rao index (Rao  $\alpha_{PD}$ ) of alpha phylogenetic diversity, based on pairwise distances computed using branch lengths between pairs of the 81 species in the phylogenetic tree. Phylogenetic distances were scaled to one, based on the maximum phylogenetic distance among species.

For all three indices, a Rao beta index of diversity (Rao  $\beta$ ) was calculated between all communities as:  $\beta = (\gamma - \alpha) * 100 / \gamma$ , with  $\alpha$  the mean of alpha diversity values calculated within each community of the pair, and  $\gamma$  the gamma diversity of the two communities, calculated as alpha but with  $p$  the average relative canopy cover of each species among the two communities of the pair (de Bello et al. 2010) and  $d$  the dissimilarity between species  $i$  and  $j$ . Here, functional dissimilarities were based on trait values averaged at the species level, both for the calculation of alpha diversity within each community of the pair and for gamma diversity calculation. For all three facets of diversity, we corrected  $\beta$  diversity values by applying the correction proposed by Jost (2007) and reformulated by de Bello et al. (2010). We then focused on contextual beta diversity (Rao  $\beta_{context}$ ) between all communities of the same age class undergoing the same mowing mode (from same or distinct slopes).

### **Statistical analyses**

For each facet of alpha diversity, we analysed the effects of age class, mowing regime and other environmental covariables measured on the field through linear models with mixed effects (LMEs). These models included a road slope (site) random effect. Significantly correlated predictors were never included together in the same model (e.g. pedological variables significantly related to age were not included in models where age class was already included as a predictor). Model selection was based on Akaike Information Criteria. When

relevant, we performed multiple comparisons for linear mixed effects models to test for contrast in predicted means between factor combinations in the fitted-model.

We analysed the variation of beta diversity for each facet by performing Permutational Multivariate Analysis of Variance (perMANOVA, Anderson & ter Braak 2003) on the global matrix of pairwise beta diversities (i.e., containing Rao beta values for all pairs of communities). The predictors tested in these perMANOVAs were age class, mowing regime and other pedological and topographic covariables and ecologically relevant first order interactions. We further used pairwise Wilcoxon tests to test for the effects of age class and mowing regime on contextual beta diversity. P-values were adjusted using Holm correction for multiple comparisons tests (Holm 1979).

We tested the link between taxonomic, functional and phylogenetic diversity within communities (alpha) using Spearman correlation tests ( $\rho$  coefficient). We tested the relationships between the three facets of diversity at beta scale by performing Mantel tests, with 1000 permutations of rows and columns of one of the two matrices (Mantel 1967).

Phylogenetic signal (PS) in functional traits values was tested through Blomberg's K test for all linear continuous traits (SLA, LDMC and flowering duration). When  $K = 1$ , it indicates that the observed variation in trait value is predicted by the structure of the phylogeny under a Brownian motion model of trait evolution.  $K > 1$  indicates more phylogenetic signal than expected from Brownian motion, while  $K < 1$  indicates less phylogenetic signal than expected from Brownian motion. We tested for a link between phylogeny structure and circular traits (onset of flowering and end of flowering dates) using a Mantel test calculating Pearson's product moment correlation coefficient ( $r$ ). It tested for relationship between the square root of phylogenetic distances (as suggested by Hardy & Pavoine 2012) and

geodesic distance in onset and end of flowering dates between pairs of species. In the same way, we tested for phylogenetic signal in plant life-form type using a Mantel test, considering a distance of 0 between species with same life-form and distance of 1 between species with different life-forms.

We built null models to assess whether observed mean values of alpha diversity per context and beta diversity per context differed from values in randomly assembled communities (1000 permutations). Species trait values or phylogenetic positions were shuffled using the null model “1p” in (Hardy 2008). We used model “1p” of permutation because we found neither abundance functional deviation nor abundance phylogenetic deviation in our data, as it has been defined by Hardy (2008). It means that abundant species did not show any pattern of clustering nor divergence in their trait values or phylogenetic positions (**Appendix S1**). Following advices of de Bello (2012) on randomization constraints according to spatial scale, permutations were realised per context for alpha-scale null model 1 (NM1, with species pool ranging from 30 to 46 species per context, **Appendix S2 A**), while the null model 2 at beta scale (NM2), permuted species attributes in the total species pool (i.e. 81 species, **Appendix S2 B**). These permutation models randomized 1000 times species position in the phylogenetic tree of the species pool considered. We likewise randomized 1000 times species traits as a whole (i.e. not trait by trait but attributing all traits of a species to another). We simulated the distribution of expected diversity under null expectation based on 1000 community-level estimates for alpha scale and on 1000 global estimates at beta scale for each context. This

method has been shown to provide good power to test for functional or phylogenetic divergence along gradients (Mason et al. 2013). We calculated P values based on the quantile value of observed diversity within the null distribution.

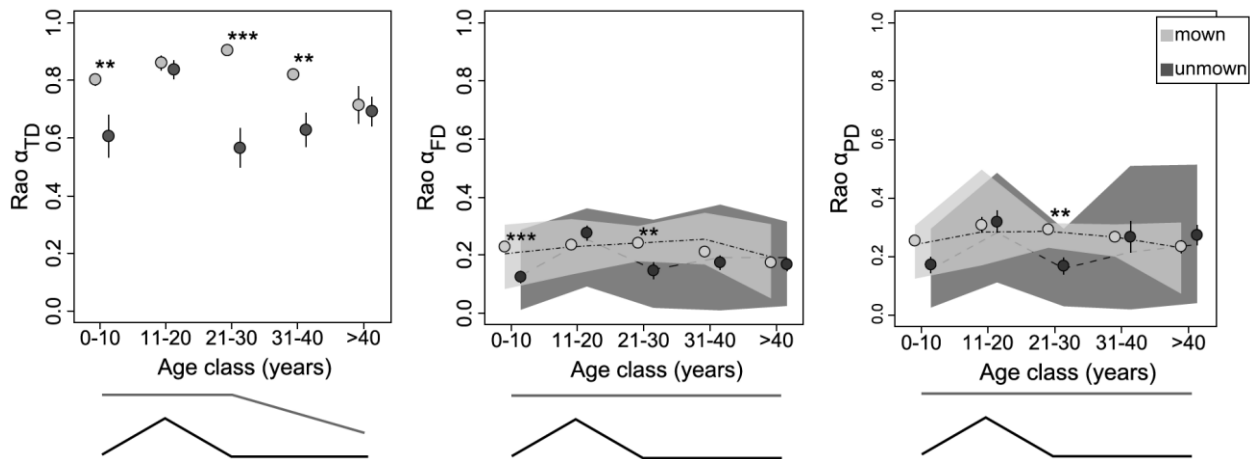
All analyses were performed using R statistical software v. 3.2.1 (R Core Team 2015), implemented with libraries “ade4” (Dray & Dufour 2007), “ape” (Paradis et al. 2004), “circular” (Lund et al. 2013), “nlme” (Pinheiro et al. 2014), “lfe” (Swenson 2014), “lme4” (Bates et al. 2015), “multcomp” (Hothorn et al. 2008), “picante” (Kembel et al. 2010) and “phytools” (Revell 2012).

## Results

### *Phylogenetic signal and link between diversity facets*

We found significant phylogenetic signal (PS) in SLA, LDMC and flowering duration, with K values lower than expected under a Brownian model ( $K_{SLA} = 0.25$ ,  $K_{LDMC} = 0.59$ ,  $K_{Duration} = 0.19$  and  $P < 0.01$  for all Blomberg’s K tests). On the contrary, there was no correlation between phylogenetic and functional distances of onset and end of flowering dates (both  $P > 0.05$ ). Finally, we found significant correlation between phylogenetic distances and life-form distances ( $r = 0.13$ ,  $P < 0.001$ ).

All three facets of diversity correlated well to each other at alpha scale ( $\rho(\alpha_{TD\_}\alpha_{FD}) = 0.75$ ,  $\rho(\alpha_{TD\_}\alpha_{PD}) = 0.71$ ,  $\rho(\alpha_{FD\_}\alpha_{PD}) = 0.68$ , all  $P < 0.001$ ). Likewise, beta diversity matrices correlated significantly among the three facets (**Appendix S3**, Correlation coefficient:  $\beta_{TD\_}\beta_{FD} = 0.47$ ,  $\beta_{TD\_}\beta_{PD} = 0.37$ ,  $\beta_{FD\_}\beta_{PD} = 0.45$ ; all  $P < 0.001$ ).



**Figure 2. Variations in alpha taxonomic (Rao  $\alpha_{TD}$ ), functional (Rao  $\alpha_{FD}$ ) and phylogenetic (Rao  $\alpha_{PD}$ ) diversity (mean  $\pm$  standard error).** Stars represent significant differences in diversity between mown and unmown communities of the same age class based on contrast analysis of LME predictions (Signif. codes:  $P < 0.001$ \*\*\*;  $P < 0.01$ \*\* ;  $P > 0.05$  "). Angled lines below plots indicate significant variation in Rao  $\alpha$  between communities undergoing the same mowing regime across age classes while flat lines indicate no significant temporal change. Grey areas represent the 95% confidence interval of null values under NM1.

### **Variations in alpha diversity**

For all three facets of alpha diversity, LMEs revealed significant variations across age classes and mowing regimes (**Figure 2**). Alpha diversity was higher under mowing in age classes 0-10 (Rao  $\alpha_{TD}$  and Rao  $\alpha_{FD}$ ), 21-30 (all three facets) and 31-40 years (Rao  $\alpha_{TD}$ ). Rao  $\alpha_{TD}$  decreased after 21-30 years while Rao  $\alpha_{PD}$  and Rao  $\alpha_{FD}$  did not vary along the succession in mown communities. Successional pattern of alpha diversity variation among unmown communities was consistent across all three facets with a peak of local diversity in age class 11-20 years. Rao  $\alpha_{TD}$  and Rao  $\alpha_{FD}$  decreased with increasing C/N ratio in soil. Rao  $\alpha_{PD}$  was not influenced by topology or other pedological features of road slopes (**Appendix S4**). Rao  $\alpha_{FD}$  and Rao  $\alpha_{PD}$  per context did not differ from expectations under null model NM1 (all  $P > 0.05$ ). It was consistent with detailed analyses considering each community separately within contexts, revealing only few deviation from null expectations under NM1 (**Appendix S4**). In addition, further analyses trait by trait revealed nor convergence nor divergence for any traits.

### **Variations in beta diversity**

For all three facets of diversity, variation in beta diversity was related to the interaction between age class and mowing regime, slope orientation, type of slope, slope width and slope angle (perMANOVA tests, all  $P < 0.05$ ). Rao  $\beta_{TD}$  also varied with C/N ratio in the soil. Partial  $R^2$  associated with the interaction between age class and mowing regime was always the highest among all predictors (explaining respectively 26%, 33% and 19% of taxonomic, functional and phylogenetic beta diversity). Fitted models explained 51%, 61% and 36% of overall variation in taxonomic, functional and phylogenetic beta diversity respectively (**Appendix S5**).

Rao  $\beta_{context}$  was higher among unmown communities than among communities undergoing mowing in age classes 0-10 (all three facets), 11-20 (Rao  $\beta_{contextTD}$ ), 21-30 (all facets) and 31-40 years (Rao  $\beta_{contextPD}$ , asterisks in Figure 3). Successional pattern of variation differed greatly among facets of diversity and between mowing regimes (see lines below plots in **Figure 3**). In addition, mean Rao  $\beta_{contextFD}$  was significantly lower than expected under null model NM2 in all contexts, except for 31-40 year mown communities where it did not deviate from null distribution (squared shapes in **Figure**

**3, Appendix S6).** Mean Rao  $\beta_{\text{contextPD}}$  was significantly lower than null expectations in all contexts except in 11-20 age class (for both mown and unmown communities) and among unmown communities above 31 years (squared shapes in **Figure 3, Appendix S6**).

## Discussion

### *Strong link between facets of diversity*

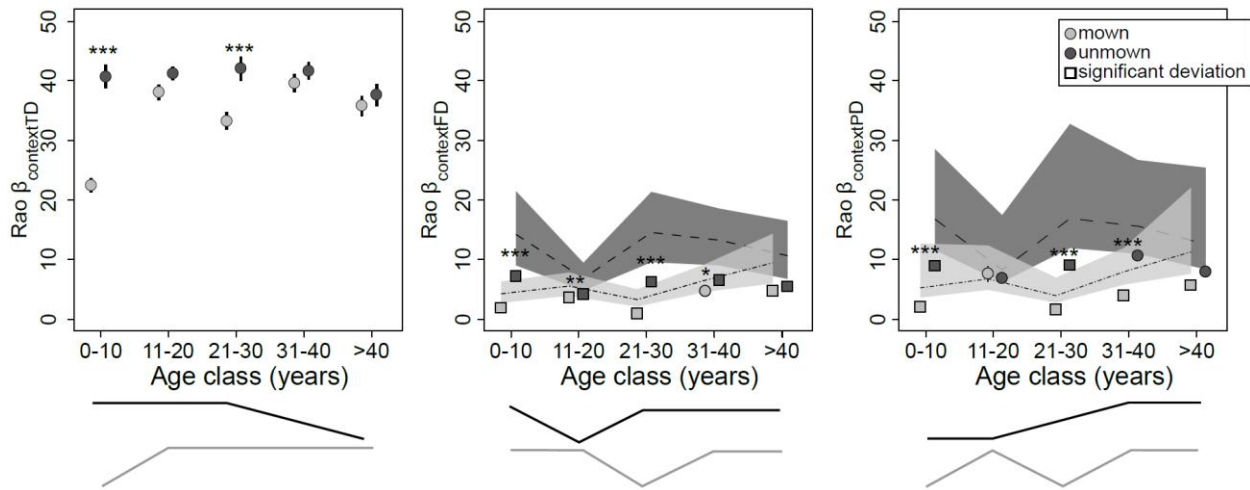
Leaf traits, flowering duration and plant life-form were conserved in the phylogeny, and thus the influence of ecological drivers on the diversity of these traits could translate into patterns of phylogenetic diversity (Webb et al. 2002; Mouquet et al. 2012). Species tended to resemble each other less than expected under a Brownian motion of evolution ( $K < 1$ ), which could be attributed to adaptation or measurement error (Blomberg et al. 2003). Despite the absence of phylogenetic signal in flowering traits, multi-trait functional diversity and phylogenetic diversity were well correlated at both alpha and beta scales. It contrasts with previous studies (Bernard-Verdier et al. 2013) and highlights the comparability of information resulting from multidimensional coefficient of distance and from phylogenetic distances (Pavoine et al. 2009). The absence of phylogenetic signal in onset and end of flowering could reflect the fact that these traits show high phenotypic plasticity in response to environmental factors (Rathcke & Lacey 1985). Taxonomic diversity correlated well with functional and phylogenetic diversity at both alpha and beta scales. It strengthens the idea that the diversity of species in Mediterranean road slopes depends both on their ecological requirements and their evolutionary history (Pavoine & Bonsall 2011). As a result, changes in alpha diversity along the succession and in response to mowing were mostly consistent among diversity facets. On the other hand, we

found discordant variation patterns between diversity facets at beta scale. It thus underlines that these three diversity facets studied at both alpha and beta scales provide complementary insights into the processes involved in community assembly along time (Purschke et al. 2013).

### *Drivers of diversity variation*

The interaction between successional stage and mowing was a primary driver of diversity variation for the three diversity facets at both alpha and beta scales. While disturbance (Myers et al. 2015) and successional stage (Purschke et al. 2013) are both known to influence beta diversity separately, we here revealed an interaction between these two gradients. Thus, successional changes in diversity are different according to disturbance regime. As previously shown (Mason et al. 2012; Bernard-Verdier et al. 2012; Bernard-Verdier et al. 2013), successional beta diversity can reflect soil variation along the succession and is likely here since many pedological features covary with road slope age (**Appendix S7**). In addition, C/N ratio, which did not covary with age, had an effect on alpha taxonomic and functional diversity and on beta taxonomic turnover. It reflects the role of soil nitrogen limitation in habitat filtering at both alpha and beta scales (Mason et al. 2012). Finally, differences between sites in topological features partly explained changes in diversity between communities. In analogy with slope width, impact of patch size has been shown to influence successional turnover (Cook et al. 2005). Influence of road slope angle and type on beta diversity can relate to differences in hydric stress depending on these variables (Tormo et al. 2006), which prevent some species to establish on more stressful road slopes (Bochet et al. 2010) and thus impact turnover between communities. Water availability has indeed been shown to





**Figure 3. Variations in taxonomic ( $Rao \beta_{\text{contextTD}}$ ), functional ( $Rao \beta_{\text{contextFD}}$ ) and phylogenetic ( $Rao \beta_{\text{contextPD}}$ ) beta diversity between communities of the same context (same age class and same mowing regime) (mean  $\pm$  standard error). Significance of changes according to age class and mowing regime were tested using Wilcoxon paired tests with Holm correction. Stars represent differences in  $Rao \beta_{\text{context}}$  between mown and unmown communities of the same age class (Signif. codes:  $P < 0.001$  ‘\*\*\*’;  $P < 0.01$  ‘\*\*’;  $P < 0.05$  ‘\*’,  $P > 0.05$  ‘’). Below plots, slopes indicate significant variation ( $P < 0.05$ ) in  $Rao \beta_{\text{context}}$  across successive age classes while flat lines indicate no temporal variation. Polygons represent the 95% confidence interval of  $Rao \beta_{\text{context}}$  in randomly assembled communities for each mowing regime and dashed lines represent mean  $Rao \beta_{\text{context}}$  based on the same 1000 permutations. Squares represent contextual mean beta diversity value significantly lower than expected by chance (convergence) under NM2.**

have great importance on community assembly processes (Carmona et al. 2015).

### ***Community assembly processes and scale-dependence***

Based on null model NM1, we found no consistent pattern of convergence or divergence in functional traits and phylogenetic structure within communities. It suggests trait-neutral and phylogeny-neutral mechanisms of local community assembly given each contextual pool of attributes (Schleicher et al. 2011). In fact, the absence of convergence nor divergence for any trait in the trait by trait analysis indicates that it is unlikely that multiple discordant assembly processes affecting different functions operate simultaneously and be masked using a multivariate trait index, as found in other studies (Spasojevic & Suding 2012). The absence of habitat filtering within communities contrasts with results of previous studies on the effects of succession or disturbance on community assembly (Raavel et al. 2013; Dinnage 2009; Purschke et al. 2013). The absence of deviation

from random could reflect the fact that our null models relied on a limited contextual species pool (30 to 43 species with informed trait per context while 61 to 115 species were found per context). Thus, species which are out from these contextual pools are part of the hidden diversity (Pärtel et al. 2011). Taking this dark diversity into account in our null models should help better assess processes involved in community assembly (Lessard et al. 2012), and habitat filtering in particular (Breitschwerdt et al. 2015).

Functional and phylogenetic turnover between communities of the same context was almost always lower than expected by chance under NM2. This contextual convergence reveals that similar ecological conditions filter species attributes found within a context compared to the whole regional pool (contextual filtering) thus showing the consistency of the chronosequence approach used here (Walker et al. 2010). This contextual convergence reflects the fact that successional dynamics is influenced by concordant soil processes, shared macroevolution and similar disturbance effects

(Walker & Wardle 2014) within each successional stage.

***Consistency among facets of diversity in successional pattern depends on scale***

Alpha-scale variations according to successional stage and mowing were consistent among diversity facets, contrasting with the findings of Purschke et al. (2013). For the three facets, there was a peak in diversity within unmown communities at 11-20 years, which could reflect non-monotonic shift in successional dynamic (Christensen & Peet 1984). It could be due to temporary coexistence of opportunistic species from the first stages with species naturally settling in the community after environmental changes occurring later after initial major disturbance (Shea et al. 2004). Thus, functional and phylogenetic limiting similarity seems to filter species presence and abundance in some communities (Appendix S4) of this context where competition for light and space is high.

Variations in contextual beta diversity according to successional stage and mowing were not consistent among diversity facets. In particular, across unmown communities, while taxonomic turnover between communities did not change over the 0-to-20 years period, contextual functional diversity between unmown communities decreased temporarily at 11-20 years while phylogenetic turnover started increasing at this same successional stage. Later on (21 years old and later), there was a decrease in taxonomic turnover while functional turnover between unmown communities did not change and phylogenetic turnover increased. Thus, in later successional stages, species found in different unmown communities were phylogenetically more distant while showing contextual functional convergence. It suggests that species found in common among communities in later stages have experienced evolutionary convergence in response to long-term habitat filtering under Mediterranean

climate (Mooney & Dunn 1970) and is in line with the results of Li et al. (2016) at beta-scale.

Regarding mown communities, contextual taxonomic turnover was lowest at the beginning of the succession, possibly reflecting the influence of similar species mixes seeding by management services to initiate road slope revegetation. This initial seeding has potential strong impacts on functional and phylogenetic diversity changes with time through priority effects (Vandewalle et al. 2013; Roscher et al. 2014) but can also help revegetation process compared to natural seed rain and soil seed bank influences (Buisson et al. 2006). Then (from age class 11-20), while contextual taxonomic turnover did not change over time across mown communities, functional convergence occurred among mown communities during the first stages of the succession (0 to 30 years), but not always with phylogenetic clustering (11-20 years). At 31-40 years, there was a release of contextual habitat filtering among mown communities, and the functional turnover did not differ from what would be expected if species of this context were gathered randomly from the road slope species pool. However, species in this “31-40 years mown” context showed phylogenetic convergence. Finally, there was functional and phylogenetic convergence among mown communities over 40 years old, as found at beta-scale in a 50-year long succession without disturbance (Li et al. 2016).

***Consistent influence of mowing among facets at both scale but contrasted effects***

At alpha and beta scales, successional variation pattern differed greatly between mowing regimes. The influence of mowing within age classes was consistent across facets but the direction of changes due to mowing depended on the scale. It supports the idea of scale-dependent and disturbance-dependent community assembly processes (de Bello et al. 2013).

On one hand, mowing increased diversity within communities (alpha scale), in line with previous studies in road verges (Tikka et al. 2000) and other contexts (Gaujour et al. 2012). This increase of diversity within communities with mowing suggests that aerial biomass removal can decrease competition for light and space. This effect is already present in early successional communities, reflecting high vegetation cover imposed by building inspectors two years after construction. In later stages, mowing could limit competition by shrubs and trees within communities and enhance the diversity of herbs (Simoes et al. 2013). While taxonomic diversity within mown communities decreased in later stages, functional and phylogenetic diversity within mown communities did not vary at all along the succession, and did not deviate from random. It suggests that the alteration of successional dynamics due to mowing is not driven by trait-based filtering at alpha-scale, as shown in early succession in another climatic context (Sonnier et al. 2010).

On the other hand, in several age classes, mowing reduced turnover between communities for all three facets, as expected from previous studies (Mouillot et al. 2013). Here, as suggested by (Sonnier et al. 2014), taxonomic homogenization due to mowing relates with functional homogenization. In fact, lower functional and phylogenetic turnover among mown communities (compared to unmown communities) shows that disturbance-based filtering on attributes required to undergo mowing (i.e. tolerance or avoidance of the disturbance) occurred in these mown contexts. This homogenization of vegetation is maybe due to the loss of specialist species in the disturbed contexts (Naaf & Wulf 2010; Clavel et al. 2011; McKinney 2006), where generalist ruderal species from the early stages of succession are more likely to persist. The lower values of turnover between mown communities within age classes could also reflect a homogenization

of vegetation due to seed dispersal through mowing machineries between mown communities (Strykstra et al. 1997).

## **Conclusion**

Our results suggest that disturbance by mowing promotes local diversity, while it homogenizes vegetation among communities. Such taxonomic and functional homogenization may relate to disturbance-based filtering occurring at the context level or reflect the dissemination of seeds through mowing machinery. It underlines the interest of preserving undisturbed parts within road slopes to balance opposite effects of mowing on vegetation at alpha and beta scales. Our results also suggest that there are strong environmental constraints shaping road slopes vegetation in Mediterranean climate along the succession, but no limiting similarity towards later successional stages, as found in other studies (Bhaskar et al. 2014b). These constraints filter species based on their functional traits and/or phylogenetic position, depending on the age class and mowing regime. However, these processes are only detectable when focusing on turnover between communities because alpha scale assembly does not depend on any further biotic or abiotic filter, so that species (and associated trait values) within communities appear randomly picked from a contextual pool.

## **Acknowledgement**

This work has been carried out within the framework of the TAFER project. This project is supported by Agropolis Fondation and SYSTRA through the « Investissements d'avenir » programme (ANR-10-LABX-0001-01) under the reference ID 1200-013. DB received a PhD grant funded by LabEx CeMEB (Mediterranean Centre for Environment and Biodiversity, [www.labex-cemeb.org](http://www.labex-cemeb.org)), Agropolis Fondation and SYSTRA.

## **References**

Ackerly, D.D. & Cornwell, W.K., 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of

- species trait values into within- and among-community components. *Ecology letters*, 10(2), pp.135–45. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17257101> [Accessed November 1, 2012].
- Albert, C.H. et al., 2012. On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 121(1), pp.116–126. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2011.19672.x> [Accessed January 21, 2014].
- Anderson, M.J. & ter Braak, C.J.F., 2003. Permutation tests for multi-factorial analysis of variance. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, 73(2), pp.85–113.
- Bates, D. et al., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software*, 67(1), pp.1–48.
- Bazzaz, F. A., 1975. Plant Species Diversity in Old-Field Successional Ecosystems in Southern Illinois. *Ecological Society of America*, 56(2), pp.485–488.
- de Bello, F. et al., 2013. Evidence for scale- and disturbance-dependent trait assembly patterns in dry semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, 101(5), pp.1237–1244.
- de Bello, F. et al., 2009. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20(3), pp.475–486. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1654-1103.2009.01042.x>.
- de Bello, F. et al., 2010. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science*, 21(5), pp.992–1000. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1654-1103.2010.01195.x> [Accessed November 7, 2014].
- de Bello, F., 2012. The quest for trait convergence and divergence in community assembly: are null-models the magic wand? *Global Ecology and Biogeography*, 21(3), pp.312–317.
- Belsky, A.J., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), pp.187–200. Available at: <http://doi.wiley.com/10.2307/3235679>.
- Bernard-Verdier, M. et al., 2012. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland H. Cornelissen, ed. *Journal of Ecology*, 100(6), pp.1422–1433. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12003> [Accessed February 21, 2014].
- Bernard-Verdier, M. et al., 2013. Partitioning phylogenetic and functional diversity into alpha and beta components along an environmental gradient in a Mediterranean rangeland F. de Bello, ed. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), pp.877–889. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/jvs.12048> [Accessed February 5, 2014].
- Bhaskar, R., Dawson, T.E. & Balvanera, P., 2014a. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Funct Ecol*, p.n/a–n/a. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2435.12257>.
- Bhaskar, R., Dawson, T.E. & Balvanera, P., 2014b. Community assembly and functional diversity along succession post-management. *Functional Ecology*, pp.1256–1265.
- Blomberg, S.P., Garland, T. & Ives, A.R., 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution; international journal of organic evolution*, 57(4), pp.717–745.
- Bochet, E., Garcia-Fayos, P. & Tormo, J., 2010. How can we control erosion of roadslopes in semiarid mediterranean areas? Soil improvement and native plant establishment. *Land Degradation & Development*, 21, pp.110–121.
- Bolnick, D.I. et al., 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 26(4), pp.183–92. Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=3088364&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed January 22, 2014].
- Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 16(5), pp.533–540. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>.
- Breitschwerdt, E., Jandt, U. & Bruelheide, H., 2015. Do newcomers stick to the rules of the residents? Designing trait-based community assembly tests. *Journal of Vegetation Science*, 26(2), pp.219–232. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/jvs.12235>.
- Buisson, E. et al., 2006. The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 115(1–4), pp.6–14.
- Carlucci, M.B. et al., 2015. Between- and within-species trait variability and the assembly of sapling communities in forest patches. *Journal of Vegetation Science*, 26, pp.21–31.
- Carmona, C.P. et al., 2015. Inter-annual fluctuations in rainfall shift the functional structure of Mediterranean grasslands across gradients of productivity and disturbance S. Bartha, ed. *Journal of Vegetation Science*, 26(3), pp.538–551. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/jvs.12260>.
- Catala, P. et al., 1995. Molecular phylogeny of the grass genus. *Botanical Journal of the Linnean Society*, pp.263–280.
- Christensen, N.L. & Peet, R.K., 1984. Convergence during

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

- secondary forest succession. *Journal of Ecology*, 72(1), pp.25–36.
- Clavel, J., Julliard, R. & Devictor, V., 2011. Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), pp.222–228.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American naturalist*, 111(982), pp.1119–1144.
- Cook, W.M. et al., 2005. Secondary succession in an experimentally fragmented landscape: community patterns across space and time. *Ecology*, 86(5), pp.1267–1279.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D., 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), pp.109–126.
- Daget, P., 1977. Le bioclimat méditerranéen: analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio*, 34(2), pp.87–103.
- Denslow, J.S., 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46(1), pp.18–21. Available at: <http://www.springerlink.com/index/10.1007/BF00346960>.
- Díaz, S. et al., 2007. Plant trait responses to grazing? a global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2), pp.313–341. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x> [Accessed February 28, 2013].
- Dinnage, R., 2009. Disturbance Alters the Phylogenetic Composition and Structure of Plant Communities in an Old Field System. *PLoS ONE*, 4(9), p.e7071. Available at: <http://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0007071>.
- Dray, S. & Dufour, A.B., 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), pp.1–20. Available at: <http://www.jstatsoft.org/>.
- Durka, W. & Michalski, S.G., 2012. DaPhnE: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. *Ecology*.
- Emerson, B.C. & Gillespie, R.G., 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(11), pp.619–630. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0169534708002711>.
- Fierer, N. & Jackson, R.B., 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(3), pp.626–631.
- Garnier, E. et al., 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152(1), pp.69–83. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.0028-646x.2001.00239.x>.
- Gaujour, E. et al., 2012. Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1), pp.133–160.
- Gerhold, P. et al., 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*, (29), pp.600–614. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2435.12425>.
- Häffner, E. & Hellwig, F.H., Phylogeny of the tribe Cardueae ( Compositae ) with emphasis on the subtribe Carduinae: an analysis based on ITS sequence data. , 29, pp.27–39.
- Hardy, O.J., 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *Journal of Ecology*, 96(5), pp.914–926. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2008.01421.x> [Accessed July 31, 2013].
- Hardy, O.J. & Pavoine, S., 2012. Assessing phylogenetic signal with measurement error: A comparison of mantel tests, blomberg et al.'s K, and phylogenetic distograms. *Evolution*, 66(8), pp.2614–2621.
- Hartnett, D. & Wilson, G.W.T., 1999. Mycorrhizae influence plant community structure and diversity in tallgrass prairie. *Ecology*, 80(4), pp.1187–1195.
- Holdaway, R.J. & Sparrow, A.D., 2006. Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence. *Journal of Ecology*, 94(6), pp.1092–1102. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2006.01170.x> [Accessed October 27, 2012].
- Holm, S., 1979. A Simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, 6, pp.65–70. Available at: <http://www.jstor.org/stable/10.2307/4615733>.
- Hothorn, T., Bretz, F. & Westfall, P., 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, 50(3), pp.346–363.
- Hubert, F., 2013. Reconstructions phylogénétiques du genre *Quercus* à partir de séquences du génome nucléaire et chloroplastique. Université de Bordeaux 1.
- Huston, M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 113(1), pp.81–101.
- Jantunen, J. et al., 2007. Flowering and seed production success along roads with different mowing regimes. *Applied Vegetation Science*, 10, pp.285–292.
- Jenkins, D.G. & Buikema, A.L., 1998. Do similar communities develop in similar sites? a test with zooplankton structure and function. *Ecological Monographs*, 68(3), pp.421–443.
- Jost, L., 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88(10), pp.2427–2439.
- Kembel, S.W. et al., 2010. Picante: R tools for integrating

- phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11), pp.1463–1464.
- Klimešová, J. et al., 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing : towards a use of more specific traits. *Preslia*, 80, pp.245–253.
- Kotowski, W., Jabłońska, E. & Bartoszek, H., 2013. Conservation management in fens: Do large tracked mowers impact functional plant diversity? *Biological Conservation*, 167, pp.292–297.
- Kraft, N.J.B. et al., 2007. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American naturalist*, 170(2), pp.271–83. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17874377>.
- Kraft, N.J.B. & Ackerly, D.D., 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80(3), pp.401–422.
- Lessard, J.-P. et al., 2012. Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in ecology & evolution*, 27(11), pp.600–7. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22877982> [Accessed February 27, 2013].
- LeViol, I. et al., 2008. Plant and spider communities benefit differently from the presence of planted hedgerows in highway verges. *Biological Conservation*, 141(6), pp.1581–1590. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0006320708001316> [Accessed November 7, 2012].
- Li, S. et al., 2016. Convergence and divergence in a long-term old-field succession: the importance of spatial scale and species abundance. *Ecology Letters*, pp.1101–1109. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/ele.12647>.
- Lund, A.U., Agostinelli, C. & Agostinelli, M.C., 2013. Package “circular.”
- Maalouf, J.P. et al., 2012. The interplay of stress and mowing disturbance for the intensity and importance of plant interactions in dry calcareous grasslands. *Annals of Botany*, 110(4), pp.821–828.
- MacArthur, R.H. & MacArthur, J.W., 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology*, 42(3), pp.594–598.
- Mackey, R.L. & Currie, D.J., 2001. The Diversity–Disturbance Relationship: Is It Generally Strong and Peaked? *Ecology*, 82(12), pp.3479–3492. Available at: [http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3479:TDDRII\]2.0.CO;2](http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/0012-9658(2001)082[3479:TDDRII]2.0.CO;2).
- Májeková, M. et al., 2016. Evaluating Functional diversity: Missing trait data and the importance of species abundance structure and data transformation. *PLoS ONE*, 11(2), pp.1–17.
- Mantel, N., 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, 27(2), pp.209–220.
- Mason, N.W.H. et al., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 24(5), pp.794–806.
- Mason, N.W.H. et al., 2012. Changes in coexistence mechanisms along a long-term soil chronosequence revealed by functional trait diversity. *Journal of Ecology*, 100(3), pp.678–689.
- Mason, N.W.H. et al., 2011. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99(3), pp.788–796.
- McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127(3), pp.247–260.
- Mooney, H. a & Dunn, E.L., 1970. Convergent Evolution of Mediterranean-Climate Evergreen Sclerophyll Shrubs. *Evolution*, 24(2), pp.292–303. Available at: <http://www.jstor.org/stable/2406805> <http://www.jstor.org/stable/pdfplus/2406805.pdf?acceptTC=true>.
- Mouillot, D. et al., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(3), pp.167–177.
- Mouquet, N. et al., 2012. Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87(4), pp.769–85. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22432924> [Accessed July 30, 2013].
- Myers, J.A. et al., 2015. Disturbance alters beta-diversity but not the relative importance of community assembly mechanisms. *Journal of Ecology*, 103(5), pp.1291–1299. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12436>.
- Naaf, T. & Wulf, M., 2010. Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation*, 143(4), pp.848–855. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.027>.
- Naaf, T. & Wulf, M., 2012. Plant community assembly in temperate forests along gradients of soil fertility and disturbance. *Acta Oecologica*, 39, pp.101–108. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1146609X12000100> [Accessed January 31, 2014].
- Navas, M.-L. & Violle, C., 2009. Plant traits related to competition: how do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10(1), pp.131–137. Available at: <http://www.akademai.com/openurl.asp?genre=article&id=doi:10.1556/ComEc.10.2009.1.15> [Accessed March 27, 2013].
- Padišák, J., 1993. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes.

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

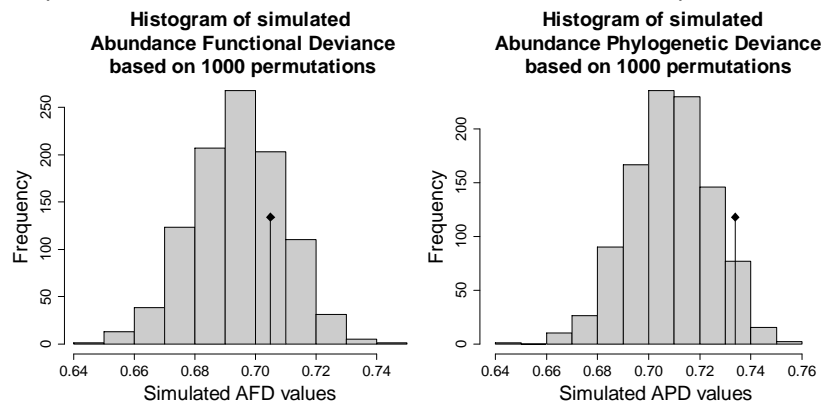
- Hydrobiologia, 249(1–3), pp.135–156.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K., 2004. A{PE}: analyses of phylogenetics and evolution in {R} language. *Bioinformatics*, 20, pp.289–290.
- Pärtel, M., Szava-Kovats, R. & Zobel, M., 2011. Dark diversity: shedding light on absent species. *Trends in ecology & evolution*, 26(3), pp.124–8. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21195505> [Accessed February 28, 2013].
- Pavoine, S. et al., 2009. On the challenge of treating various types of variables: application for improving the measurement of functional diversity. *Oikos*, 118(3), pp.391–402. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2009.16668.x> [Accessed July 12, 2014].
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B., 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 86(4), pp.792–812. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21155964> [Accessed February 27, 2013].
- Pierce, S. et al., 2007. Disturbance is the principal alpha-scale filter determining niche differentiation, coexistence and biodiversity in an alpine community. *Journal of Ecology*, 95(4), pp.698–706.
- Pinheiro, J. et al., 2014. {nlme}: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. Available at: <http://cran.r-project.org/package=nlme>.
- Purschke, O. et al., 2013. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: insights into assembly processes. In: Fridley, ed. *Journal of Ecology*, 101(4), pp.857–866. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/1365-2745.12098> [Accessed July 31, 2013].
- R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Available at: <http://www.r-project.org/>.
- Raevel, V. et al., 2013. Changing assembly processes during a primary succession of plant communities on Mediterranean roadcuts. *Journal of Plant Ecology*, 6(1), pp.19–28. Available at: <http://jpe.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1093/jpe/rts011> [Accessed April 12, 2013].
- Raevel, V., Violle, C. & Munoz, F., 2012. Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos*, 121(11), pp.1761–1770. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x> [Accessed February 28, 2013].
- Rao, R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 43, pp.24–43.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P., 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 16, pp.179–214.
- Revell, L.J., 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3, pp.217–223.
- Ricklefs, R.E., 1987. Community Diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235, pp.167–171.
- Roscher, C. et al., 2014. Different assembly processes drive shifts in species and functional composition in experimental grasslands varying in sown diversity and community history. *PloS one*, 9(7), p.e101928. Available at: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=4100744&tool=pmcentrez&rendertype=abstract> [Accessed July 23, 2014].
- Saarela, J.M. et al., 2007. Molecular phylogenetics of *Bromus* (poaceae: Pooideae) based on chloroplast and nuclear DNA sequence data. *Aliso*, 23(1), pp.450–467.
- Schleicher, A., Peppler-Lisbach, C. & Kleyer, M., 2011. Functional traits during succession: is plant community assembly trait-driven? *Preslia*, 83, pp.347–370.
- Shea, K., Roxburgh, S.H. & Rauschert, E.S.J., 2004. Moving from pattern to process: Coexistence mechanisms under intermediate disturbance regimes. *Ecology Letters*, 7(6), pp.491–508.
- Siefert, A. et al., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology letters*, 18, pp.1406–1419.
- Da Silveira Pontes, L. et al., 2010. The role of plant traits and their plasticity in the response of pasture grasses to nutrients and cutting frequency. *Annals of Botany*, 105(6), pp.957–965.
- Simoës, M.P., Belo, A.F. & Souza, C., 2013. Effects of mowing regime on diversity of Mediterranean roadside vegetation – implications for management. *Polish Journal of Ecology*, 61(2), pp.241–255.
- Sonnier, G. et al., 2014. Is taxonomic homogenization linked to functional homogenization in temperate forests? *Global Ecology and Biogeography*, 23(8), pp.894–902.
- Sonnier, G., Shipley, B. & Navas, M.L., 2010. Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), pp.1014–1024.
- Spasojevic, M.J. & Suding, K.N., 2012. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100(3), pp.652–661.
- Stammel, B., Kiehl, K. & Pfadenhauer, J., 2003. Alternative management on fens: Response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science*, 6(1994), pp.245–254.
- Strykstra, R., Bakker, J. & Verweij, G., 1997. Seed dispersal by mowing machinery in a Dutch brook valley system. *Acta Botanica Neerlandica*, 46(4), pp.387–401. Available at: <http://www.narcis.nl/publication/RecordID/oai%3Apure.rug.nl%3Apublications%2Fcc0d1c35-6e58-4ffb-8460->

- ac15a9b68ef2 [Accessed August 25, 2015].
- Suter, M. & Edwards, P.J., 2013. Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(4), pp.217–225. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1433831913000425> [Accessed February 21, 2014].
- Swenson, N.G., 2014. *lefse: Phylogenetic and Functional Analyses for Ecology*. Available at: <http://cran.r-project.org/package=lefse>.
- Swenson, N.G. et al., 2012. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities: Functional determinism and phylogenetic stochasticity. *Ecology*, 93(3), pp.490–499.
- Tews, J. et al., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), pp.79–92. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>.
- Tikka, P.M. et al., 2000. Can grassland plant communities be preserved on road and railway verges? *Applied Vegetation Science*, 3, pp.25–32.
- Tison, J.-M. et al., 2014. *Flore de la France méditerranéenne continentale*, Naturalia publications - Turriers, France.
- Tofts, R. & Silvertown, J., 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 267(November 1999), pp.363–369.
- Tormo, J., Bochet, E. & García-Fayos, P., 2006. Is seed availability enough to ensure colonization success? *Ecological Engineering*, 26(3), pp.224–230. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0925857405001977> [Accessed November 23, 2012].
- Tuomisto, H., 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1), pp.2–22. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x> [Accessed July 11, 2014].
- Vandewalle, M. et al., 2013. Functional responses of plant communities to management, landscape and historical factors in semi-natural grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 25, pp.750–759.
- Violle, C. et al., 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(4), pp.244–52. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22244797> [Accessed August 7, 2013].
- Walker, L.R. et al., 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), pp.725–736. Available at: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x> [Accessed February 27, 2013].
- Walker, L.R. & Wardle, D. a., 2014. Plant succession as an integrator of contrasting ecological time scales. *Trends in Ecology and Evolution*, 29, pp.504–510. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.002>.
- Watson, L.E., Sayed-Ahmed, H. & Badr, a., 2000. Molecular phylogeny of Old World *Trifolium* (Fabaceae), based on plastid and nuclear markers. *Plant Systematics and Evolution*, 224(3–4), pp.153–171.
- Webb, C.O. et al., 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), pp.475–505. Available at: <http://arjournals.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448> [Accessed July 30, 2013].
- Weiher, E. et al., 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10(1968), pp.609–620. Available at: <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/3237076/full>.
- Wright, I.J. et al., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), pp.821–7. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21196061>.

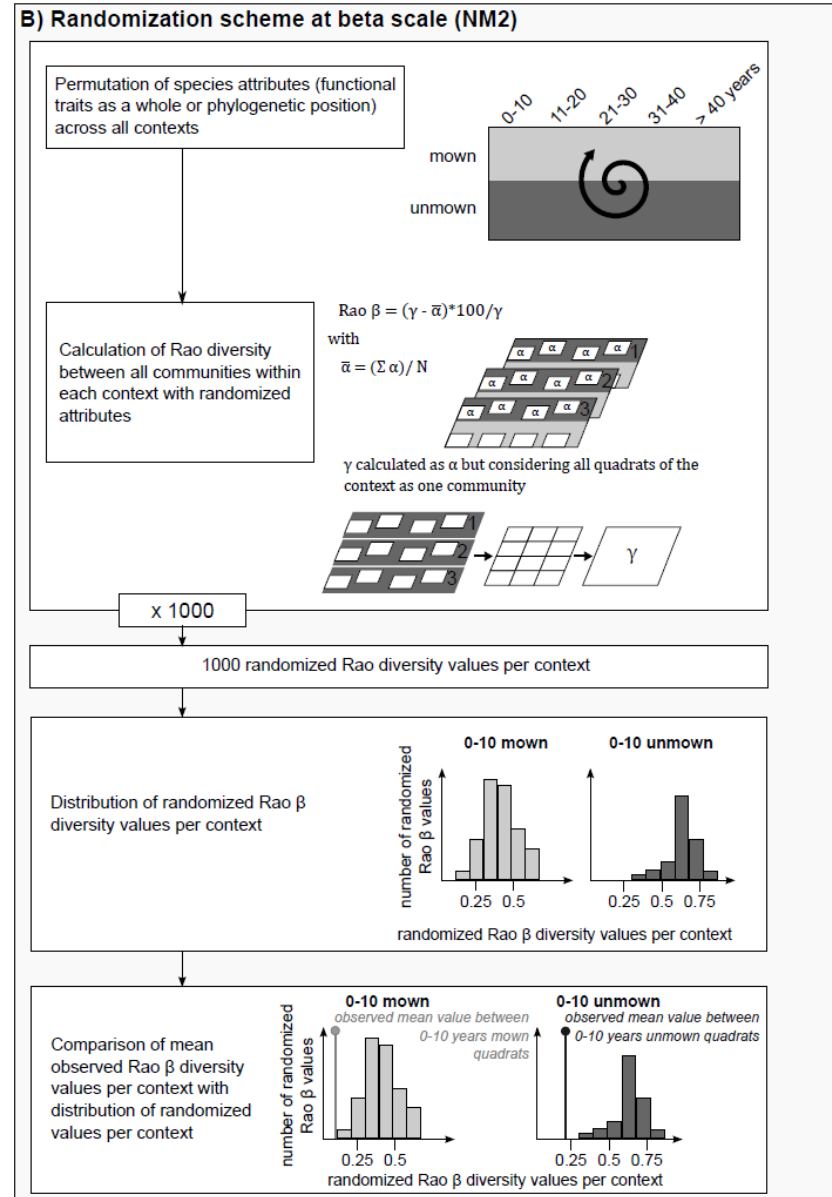
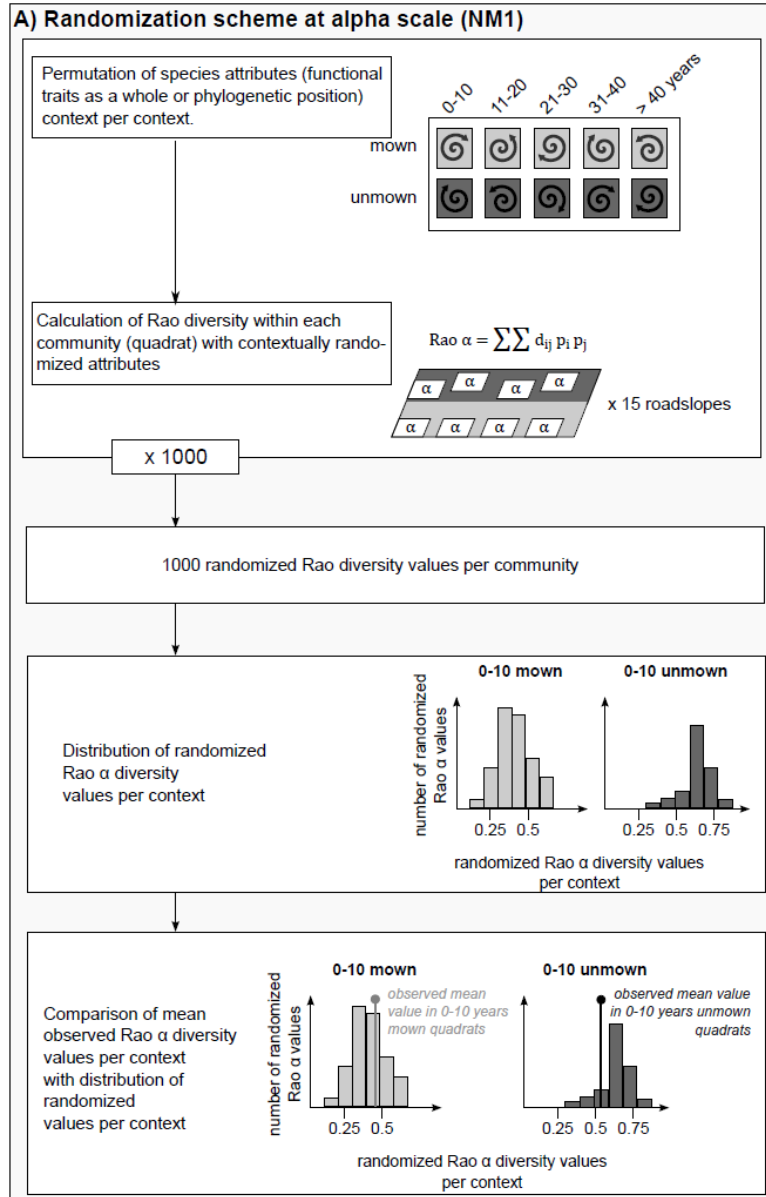


• **Electronic appendices for online publication only**

**Appendix S1. Test for abundance functional/phylogenetic deviation on all 81 species.** The line ended with a dot represents the observed AFD/APD value in our road slopes communities.

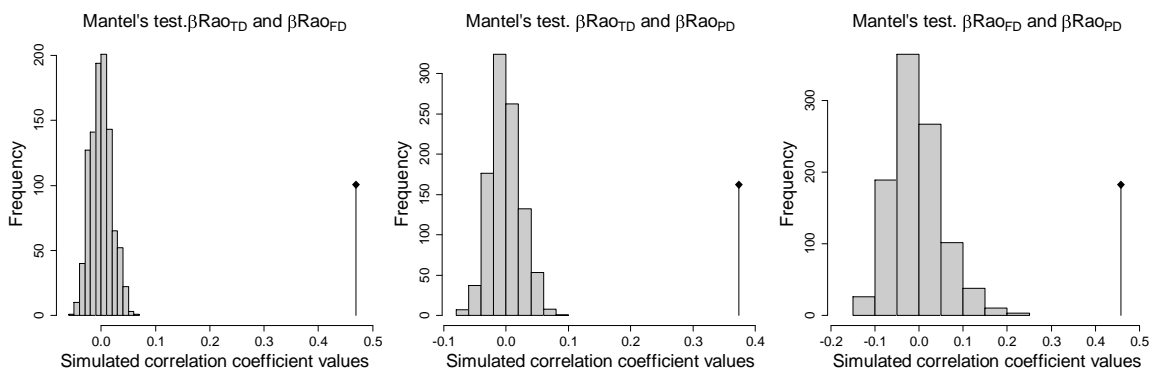


**Appendix S2. Null models scheme at A) alpha scale (NM1) and B) beta scale (NM2).** Table under the sampling scheme gives the meaning of each type of deviation.



<p><b>Mean observed Rao <math>\alpha</math> diversity value &lt; expected Rao <math>\alpha</math> diversity value under NM1:</b> differences in species attributes within communities are lower than expected by chance given the pool of attributes in the context ↔ local convergence of attributes within community compared to context ↔ local environmental filter reducing the range of attributes within communities</p> <p><b>Mean observed Rao <math>\alpha</math> diversity value &gt; expected Rao <math>\alpha</math> diversity value under NM1: differences</b> in species attributes within communities are higher than expected by chance given the pool of attributes in the context ↔ local divergence of attributes within community compared to context ↔ local limiting similarity of attributes within communities</p> <p><b>Mean observed Rao <math>\alpha</math> diversity value <math>\approx</math> expected Rao <math>\alpha</math> diversity value under NM1:</b> attributes within communities are randomly picked from the contextual pool of attributes</p>	<p><b>Mean observed Rao <math>\alpha</math> diversity value &lt; expected Rao <math>\alpha</math> diversity value under NM2:</b> differences in species attributes within context are lower than expected by chance given the total pool of attributes (all road slopes) ↔ local convergence of attributes within context compared to total road slopes pool ↔ local environmental filter reducing the range of attributes within context</p> <p><b>Mean observed Rao <math>\alpha</math> diversity value &gt; expected Rao <math>\alpha</math> diversity value under NM2: differences</b> in species attributes within context are higher than expected by chance given the total pool of attributes (all road slopes) ↔ local divergence of attributes within context compared to total road slopes pool ↔ local limiting similarity of attributes within context</p> <p><b>Mean observed Rao <math>\alpha</math> diversity value <math>\approx</math> expected Rao <math>\alpha</math> diversity value under NM2:</b> attributes within context are randomly picked from the total road slopes pool of attributes</p>
-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

**Appendix S3. Mantel's tests of correlation between facets of beta diversity.** The vertical line ended with a dot represents the observed correlation coefficient.

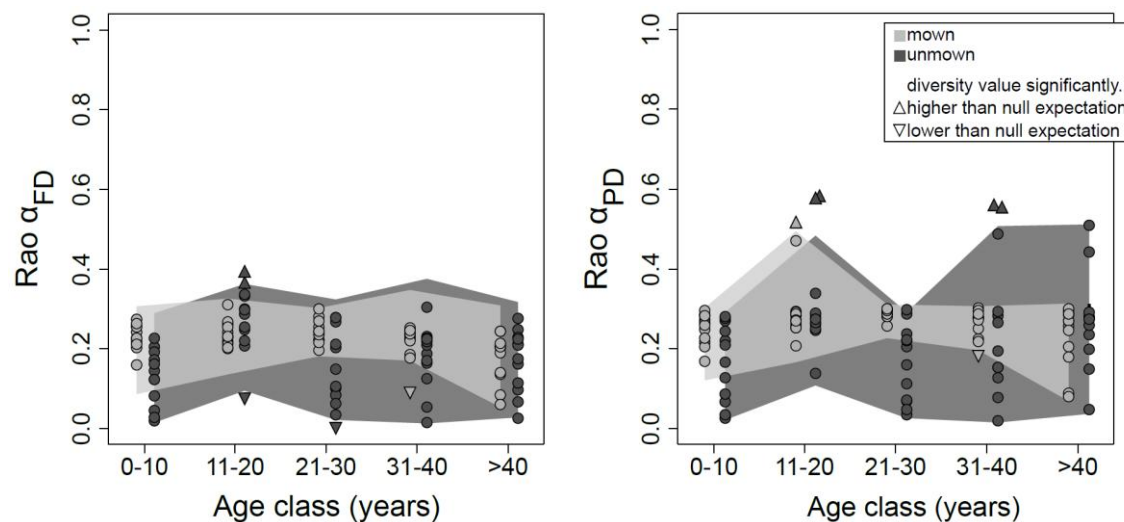


## Appendix S4.

## A) Analysis of Deviance of the drivers of alpha diversity variation for the three facets (LMEs).

	Rao $\alpha$ TD			Rao $\alpha$ FD			Rao $\alpha$ PD		
	Chi.Sq	Df	P	Chi.Sq	Df	P	Std. err.	t	P
Intercept	173	1	< 0.001	86.9	1	< 0.001	63.1	1	< 0.001
Age:Mowing	73.6	9	< 0.001	65	9	< 0.001	27.4	9	0.001
C/N	10.4	1	0.001	7.7	1	0.005	-	-	-
	Var.	Std. Err.		Var.	Std. Err.		Var.	Std. Err.	
$\sigma(\text{Road slope})$	0.0019	0.04		0.0004	0.02		0.0006	0.024	
$\sigma(\text{Residuals})$	0.0202	0.14		0.0032	0.06		0.0087	0.093	

B) Deviation from null expectations in taxonomic (Rao  $\alpha$ TD), functional (Rao  $\alpha$ FD) and phylogenetic (Rao  $\alpha$ PD) diversity detailed at community-level. Triangles show significant deviation from null expectations (up triangle = divergence, down triangle = convergence). Alignment of points was altered to avoid superimposition of points showing significant deviation from null expectation.



## Appendix S5

### A) Analysis of variance of Rao $\beta_{TD}$ (permutational MANOVA).

Rao $\beta_{TD}$		Number of permutations: 1000				
	df	Sums of Sq.	Mean Sq.	F model	R <sup>2</sup>	P (> F)
Slope angle	1	3239	3238.7	5.42	0.025	< 0.001
Road slope type	1	9007	9007.1	15.07	0.070	< 0.001
Orientation	2	13102	6551.0	10.96	0.102	< 0.001
Width	1	4667	4666.5	7.81	0.036	< 0.001
C/N	1	2069	2069.1	3.46	0.016	< 0.001
Age class:Mowing	9	34046	3782.8	6.33	0.265	< 0.001
Residuals	104	62141	587.5		0.484	
Total	119	128270			1.0	

### B) Analysis of variance of Rao $\beta_{FD}$ (permutational MANOVA).

Rao $\beta_{FD}$		Number of permutations: 1000				
	df	Sums of Sq.	Mean Sq.	F model	R <sup>2</sup>	P (> F)
Slope angle	1	120.5	120.46	7.25	0.027	0.008
Road slope type	1	114.4	114.43	6.89	0.026	0.01
Orientation	2	844.7	422.36	25.42	0.19	< 0.001
Width	1	114.6	114.57	6.89	0.026	0.006
Age class:Mowing	9	1458.0	162	9.75	0.33	< 0.001
Residuals	105	1744.5	16.61		0.39	
Total	119	4396.8			1.0	

### C) Analysis of variance of Rao $\beta_{PD}$ (permutational MANOVA).

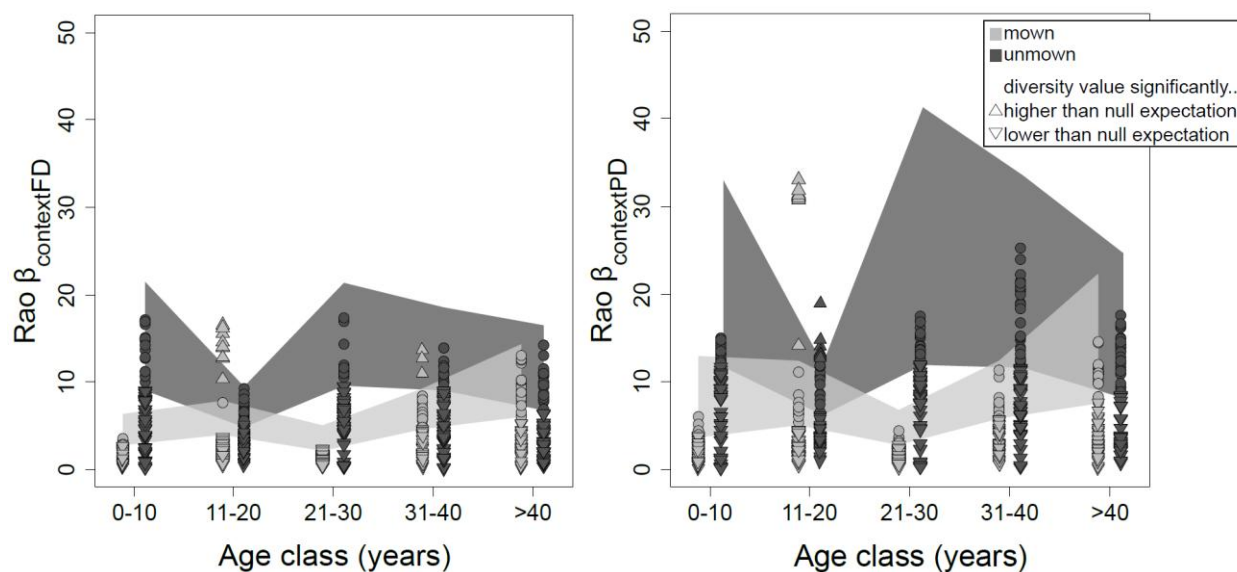
Rao $\beta_{PD}$		Number of permutations: 1000				
	df	Sums of Sq.	Mean Sq.	F model	R <sup>2</sup>	P (> F)
Slope angle	1	124.3	124.257	3.9202	0.024	0.009
Road slope type	1	131.5	131.464	4.1476	0.025	0.004
Orientation	2	340.0	169.979	5.3627	0.065	< 0.001
Width	1	300.8	300.774	9.4891	0.057	< 0.001
Age class:Mowing	9	1022.8	113.64	3.5852	0.195	< 0.001
Residuals	105	3328.2	31.697		0.634	
Total	119	5247.4			1.0	

**Appendix S6. Deviation from null expectation of intra-contextual beta diversity. A) P-values for comparison test of mean beta contextual values against random expectation. B) Deviation from null expectation detailed at pair of communities level.** Triangle show significant deviation from null expectations (up triangle = divergence, down triangle = convergence).

A)

Context	P (obs $\neq$ random) Rao $\beta_{\text{contextFD}}$	P (obs $\neq$ random) Rao $\beta_{\text{contextPD}}$
0-10 mown	0.02	0.02
0-10 unmown	0.02	0.03
11-20 mown	0.039	<b>1</b>
11-20 unmown	0.02	<b>0.73</b>
21-30 mown	0.02	0.02
21-30 unmown	0.02	0.03
31-40 mown	<b>0.059</b>	0.02
31-40 unmown	0.02	<b>0.12</b>
>40 mown	0.02	0.03
>40 unmown	0.02	<b>0.12</b>

B)

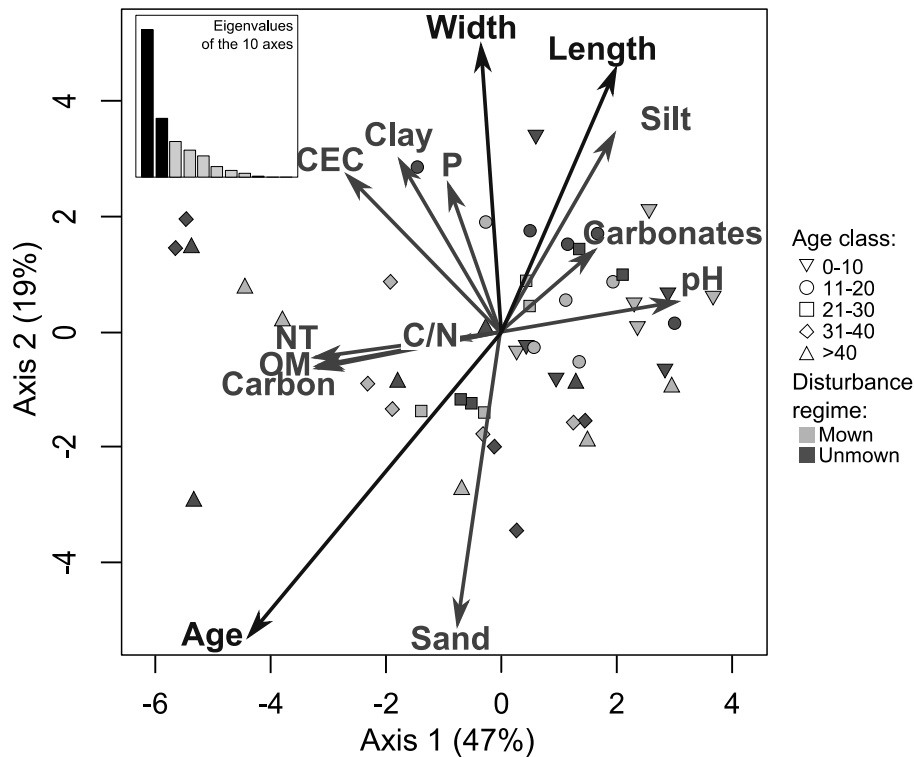


**Appendix S8. Principal components analysis of soil features variation between subplots.**

The ordination shows covariation in soil features (brown arrows) between subplots. Blue arrows show environmental variables significantly related with the ordination along the two first axes (tested using 'envfit' function in library 'vegan' in R v. 3.2.1). Environmental variables tested included age, disturbance regime and topological features (road slope width, length, orientation and angle).

Changes in soil texture (proportion of sand, silt and clay), in mineralo-organic characteristics (quantity of organic matter (OM), Nitrogen (N), Carbonates, Phosphorous (P) and Carbon) and in physicochemical properties (pH, cation exchange capacity) along these two axes are highly correlated with age (envfit  $r^2=0.44$ ,  $P < 0.001$ ) and with road slope dimension in a smaller extent (width :  $r^2 = 0.2357$ ,  $P = 0.003$  ; length :  $r^2 = 0.2209$ ,  $P = 0.007$ ).

In addition, Spearman correlation tests revealed that age significantly related with all soil features except C/N ratio, Phosphorous quantity and Carbonates ( $\text{CaCO}_3$ ) quantity. These three variables non-redundant with age were the only pedological features tested in statistical models already including age class as an explanatory variable.



**ARTICLE 3.**

**Coordination of leaf and fine root functional traits along an ecological succession subjected to frequent disturbance**

Auteurs : Amandine Erktan, Diane C. Bouchet, Catherine Roumet, Alexia Stokes, François Paillet & François Munoz

Article en préparation pour *Journal of Ecology*





## **Title: Coordination of leaf and fine root functional traits along an ecological succession subjected to frequent disturbance**

**Running headline:** Coordination in leaf and fine root traits variation

### **Summary**

1. Leaves and fine roots are the two main sets of organs that interface with the environment and their efficiency in acquiring resources is driven through a variety of mechanisms including biomass allocation, physiological and morphological traits. We hypothesize that variations in root traits will mirror the changes in leaf traits with regard to resource acquisition and conservation strategies along a successional gradient. However, we expect that frequent disturbance (through recurrent mowing) should affect the strategies above and below-ground, and select for more acquisitive strategies in leaves.

2. We investigated a successional chronosequence using 15 roadside locations, each including both mown and unmown plant communities (n= 30). We measured four analogous morphological leaf and root traits at the community level on 81 herbaceous and woody species.

3. As succession proceeded, there was overall change from acquisitive to more conservative strategies for both leaves and roots, namely, specific leaf area (SLA) and specific root length (SRL) decreased while leaf and root dry matter content (LDMC and RDMC) increased. In addition, leaf traits differed between mown and unmown communities in later stages, but not root traits. Mown communities produced lower density leaves (associated to higher SLA), allowing the required photosynthetic needs to be achieved with a limited investment in leaf biomass.

4. Overall, we found a strong coordination of leaf and root trait variation in unmown communities along the succession. However, disturbance through mowing altered the coordination of root and leaf tissue densities (RDMC and LDMC). Our results thus suggest that tissue density is a plastic variable allowing plants to adjust their resource use in response to above ground disturbance regimes, inducing differential constraints on resource conservation above and belowground.

5. Synthesis. This study demonstrates the coordination among morphological leaf and fine root traits along a successional gradient, except for tissue density which is adjusted in leaves for better resource use strategy in response to recurrent removal of aboveground biomass.

**Keywords:** trade-off, community-aggregated traits, above-belowground coordination, mowing, specific leaf area (SLA), specific root length (SRL), leaf dry matter content (LDMC), root dry matter content (RDMC)

### **Introduction**

Understanding the influence of resource use strategies on community dynamics is a central objective in ecology. Among the three main components determining resource use strategies in plants, namely biomass allocation, physiology and organ morphology, the role of the latter emerges as central (Poorter & Ryser 2015). Leaves and fine roots are the two main interfaces for resource acquisition in plants. Due to the biophysical constraints in nutrient and water budgets involved in resource acquisition,

resource use strategies are expected to be coordinated in leaves and roots (Brouwer 1963). But whether and how leaf and root organ properties covary to provide a consistent resource use strategy remains poorly understood.

A major insight into plant resource use strategies can be obtained from studies on plant functional traits (Grime 2001; Violle et al. 2007). Leaf and root traits represent two major components of resource use related to:

(i) the relative importance of acquisitive surfaces, as indicated by specific leaf area (SLA), which describes the transpiring/photosynthesizing surface area per unit mass investment, and specific root length (SRL: length per unit mass), describing both the potential of nutrient/water acquisition (Wright & Westoby 1999; Hodge 2004) and the potential of root proliferation (Eissenstat 1992) and

(ii) tissue density which reflects resource conservation and longevity (Holdaway et al. 2011), estimated from leaf and root dry matter contents (LDMC and RDMC).

Previous studies have shown that mixed empirical evidence exists for correlations amongst these traits, from positive relations (Reich et al. 1998; Craine et al. 2001; Holdaway et al. 2011; Birouste et al. 2012; De la Riva et al. 2016), varying from negative to positive depending on climate conditions (Geng et al. 2014), to negative (Ryser 1996), or non-significant (Craine, Lee & Bond 2005; Tjoelker et al. 2005; Birouste et al. 2012).

Coordination among these traits is usually explained by either biophysical constraints linking resource use in leaves and fine roots (Reich et al. 2014) or by consistent filtering influencing whole-plant resource use strategies along environmental gradients (Kembell & Cahill 2011). Lack of coordination has largely been related to the differing response of above and belowground components to abiotic drivers, such as climate and nutrient status, causing stresses of different intensities above and belowground (Craine et al. 2005; Mommer & Weemstra 2012, Geng et al. 2014). Differential morphological adjustments in leaves and fine roots to adjust resource use, as recently discussed by Freschet, Swart & Cornelissen (2015), can also explain a lack of coordination.

Environmental gradients and disturbance regimes act as highly useful experimental

designs to investigate the coordination between leaf and root morphological traits. Succession refers to the temporal changes in vegetation occurring after an initial disturbance event (Clements 1916) and dynamics are characterized by changing abiotic and biotic conditions that entail modifications in taxonomic and functional composition (Odum 1969; Navas et al. 2010). Successional variation of leaf traits related to resource use strategies has been extensively addressed, from fast-growing and acquisitive species, characterized by high SLA and low LDMC, to slow growing and more conservative ones, with an opposing trait syndrome (Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010; Wilfahrt, Collins & White 2014; Eichenberg et al. 2015). However, the variation in acquisitive-conservative strategies belowground is far less well known (but see Holdaway et al. 2008), especially with regard to disturbance regimes.

Disturbance such as the frequent removal of plant biomass aboveground (e.g. through grazing or mowing) is expected to influence whole plant resource use strategy. Defoliation is known to reduce root biomass (Dawson, Grayston & Paterson 2000), but how it influences resource strategies below-ground is an open question. Grazing or mowing could lead to a selection of species in a community with fast resource uptake strategy aboveground, allowing rapid shoot regrowth, and to a more conservative resource strategy belowground to enable storage and subsequent remobilization of resources for shoot regrowth. Investigating plant functional traits in communities under varying mowing regimes thus provides an experimental design to address changing resource use strategies above and belowground.

Most studies investigating the link between leaf and fine root traits have focused on trait variation among individuals and taxa (Craine et al. 2001; Tjoelker et al. 2005; Freschet et al. 2010). However, community-level trait variation further reflects drivers of community assembly

(McGill et al. 2006) and basic ecosystem properties related to biogeochemical cycling and biomass productivity (Lavorel & Grigulis 2012). Understanding the coordination between above and belowground resource use strategies at the community level is thus needed for a comprehensive understanding of vegetation dynamics (Holdaway et al. 2011; Kembell et al. 2011; Perez-Ramos et al. 2012).

We investigated leaf and root functional traits in Mediterranean roadside communities along a successional gradient, with and without recurrent mowing. Roadside communities were chosen because we could order communities into a chronosequence (time since road was constructed). Our main objectives were (i) to investigate how coupled leaf and fine root traits (SLA-LDMC and SRL-RDMC) varied along a successional gradient, (ii) to address how disturbance through mowing influences these variations and (iii) to test for community-level coordination between leaf and root traits. We first posit that variations in root traits will mirror the changes in leaf traits from acquisitive to conservative strategies along a successional gradient. However, mowing should differentially affect plant strategies above and belowground, and select for more acquisitive strategies in leaves. We thus address the extent to which acquisitive or conservative strategies are selected belowground (when mowed), in coordination with leaf strategies. Because of differential constraints above and belowground, we expect a partial loss of coordination among leaf and fine root traits at the community level when comparing mown and unmown communities along the successional gradient.

## Materials and methods

### Study site and experimental design

The study was carried out on 15 roadsides, each including both mown and unmown communities (n = 30 plant communities) in an area of 202

km<sup>2</sup>, ranging from 2 to 21 km north of Montpellier (43°6'N; 3°8'E), in southern France. The climate is Mediterranean sub-humid, with frequent frosts in winter and a marked warm and dry summer. The precipitation regime is heterogeneous with most rainfall occurring in autumn (Daget 1977). We investigated a chronosequence of plant communities of known ages (6 – 69 years) which had been installed (through hydroseeding) after road construction (including both cuttings and embankments, Figure S1). Precise information on the composition of seed mixtures used was not available for most roadsides. The age of each site was estimated ( $\pm 2$  years for sites aged of 40 years or less) based on chronological series of aerial photographs and satellite images (geoportail.gouv.fr and GoogleEarth), and on data from public road safety and management services (Services Techniques du Département de l'Hérault, France). The selected sites are all located on calcareous substrate and shallow soils (from 20 to 50 cm depth), and the slope ranged between 30° and 45°. A 1.5 to 3-meter-wide strip along the road was mown once a year in autumn/winter to increase road safety. At each roadside, a 16 m × 4 m plot was chosen randomly, and two subplots (mown/unmown) selected (Figure S1).

We assessed plant species composition in four quadrats (1 m × 2 m) regularly placed in the subplots, from April to May 2014. We identified species and estimated visually their canopy cover (vertical projection of aboveground parts relative to the soil surface) for all plant species occurring in the quadrats. We then averaged species cover in the four quadrats per subplot to provide vegetation composition at subplot level. Species composition greatly varied along the succession and in response to mowing (Bouchet et al. 2016, Table S2). In addition, four soil samples were collected in each subplot (Figure S1) and pooled together to determine the following soil properties (Figure S2): clay, silt,

sand, soil organic carbon, total soil nitrogen, cation exchange capacity, pH (in water) and available phosphorus (Olsen method).

#### Leaf trait measurements

Two leaf functional traits related to resource use strategy were measured at the individual level: (i) SLA, defined as the ratio between the surface area of one side of a fresh mature leaf and its oven-dry mass and (ii) LDMC, describing the ratio between the oven-dry mass of a leaf and its water-saturated fresh mass. Leaf measurements were performed in spring 2014 (April-May), during the peak of vegetative growth. We sampled leaf traits on 1745 individuals belonging to 81 species, together representing 58 to 98% of canopy cover per subplot. Leaf trait measurement was performed following the standardized protocol proposed by Cornelissen et al. (2003). For the measurement of leaf traits, we considered pools of roadsides based on their age. Thus, we designed five age classes (0-10, 11-20, 21-30, 31-40 and > 40 years old), each containing three roadsides. We sampled and measured two leaves per individual on 10 to 20 individuals per species for each combination of age class and mowing regime where they represented more than 2% of total species cover (Table S1). For species representing a more marginal proportion of species cover in a combination of mowing regime and age class, we completed data with trait values for that species averaged over all the combinations where it was measured or with trait values from the LEDA database (Kleyer et al. 2008) for species not measured at our field sites. Adding these data allowed us to increase the representativeness of communities in terms of species with traits measured to reach 77 - 99% of canopy cover for each community (Garnier et al. 2004; Pakeman & Quested 2007).

We then calculated the average values of SLA and LDMC at the community level (i.e., a community weighted mean, CWM), as follow:

$$Trait_{CWM} = \sum_{j=1}^S p_j Trait_j$$

Where  $p_j$  is the relative canopy cover of species  $j$  in the community,  $Trait_j$  is its trait value, and  $S$  is the number of species with  $Trait$  values measured in the community.

#### Fine root trait measurements

Fine root traits were directly measured at the community level (root  $trait_{COM}$ ) from soil cores representing a mixture of roots from plant species present in the subplot. Root samples were harvested in mid-April 2014. For each subplot, 10 soil cores (3 cm width x 10 cm depth), were homogeneously sampled along the 16 m long subplot (Figure S1) and pooled together to obtain a composite soil sample. We assumed that this composite sample was representative of the plant community in the subplot. A total of 30 composite samples (15 roadsides x 2 mowing regimes) were sampled along the successional gradient. Roots from each composite sample were carefully washed under water to discard adhered soil particles. Tap roots and rhizomes were removed and only fine roots (diameter < 2 mm) were selected and conserved in ethanol:water solution (50:50), until further morphological analyses. Prior to scanning, roots were removed from the solution, gently pressed between two sheets of blotting paper to remove excess water, and weighed to determine their saturated fresh mass (FM). Fine roots were then stained during two minutes in a methyl violet solution (0.5 g.L<sup>-1</sup>), to increase contrast during scanning. Stained roots were then immediately rinsed, spread out on a mesh tray immersed in water before transferring them on a transparent sheet to be scanned on a flatbed scanner (Acer Scan 300F, 6684 03A) at 600 dpi (Hummel et al. 2007). Roots were then oven-dried at 60°C for 72 h and weighed to determine their total dry mass (DM) per subplot. Root images were analyzed with an image analysis software (WinRhizo® Pro version 2009, Regent

Instrument, Quebec, Canada) using the automatic thresholding option (Bouma, De Vries & Herman 2010) to determine root length (L). The community-level specific root length ( $SRL_{COM}$ ) was calculated as the ratio between L and DM, and community-level root dry matter Content ( $RDMC_{COM}$ ) was the ratio between DM and FM.

### Data analyses

We assessed the variations in Raunkiaer plant life forms and soil characteristics along the successional gradient and with regard to mowing regime, using linear models including age, mowing and their interaction as predictors. Variations in leaf and fine root traits along the successional gradient and with mowing were also examined using linear models with either leaf traits or fine root traits as dependent variables, plus age and the interaction between age and mowing as predictors. We assessed the influence of mowing in interaction with age, considering that the influence of mowing should be negligible at the very beginning of the succession. We analyzed the consistency of responses to mowing among leaf traits, i.e., we tested the correlation between shifts in  $SLA_{CWM}$  ( $\Delta SLA_{CWM} = SLA_{mown} - SLA_{unmown}$ ) and in  $LDMC_{CWM}$  ( $\Delta LDMC_{CWM} = LDMC_{mown} - LDMC_{unmown}$ ) using Pearson tests. Furthermore, we assessed the coordination between analogous leaf traits and fine root traits along the successional gradient in mown ( $n=15$ ) and unmown ( $n=15$ ) communities separately (Spearman correlation). When needed, residuals or variables were checked for normality and homoscedasticity. All statistical analyses were conducted with the R software - version 3.2.4 (R Development Core Team, 2008).

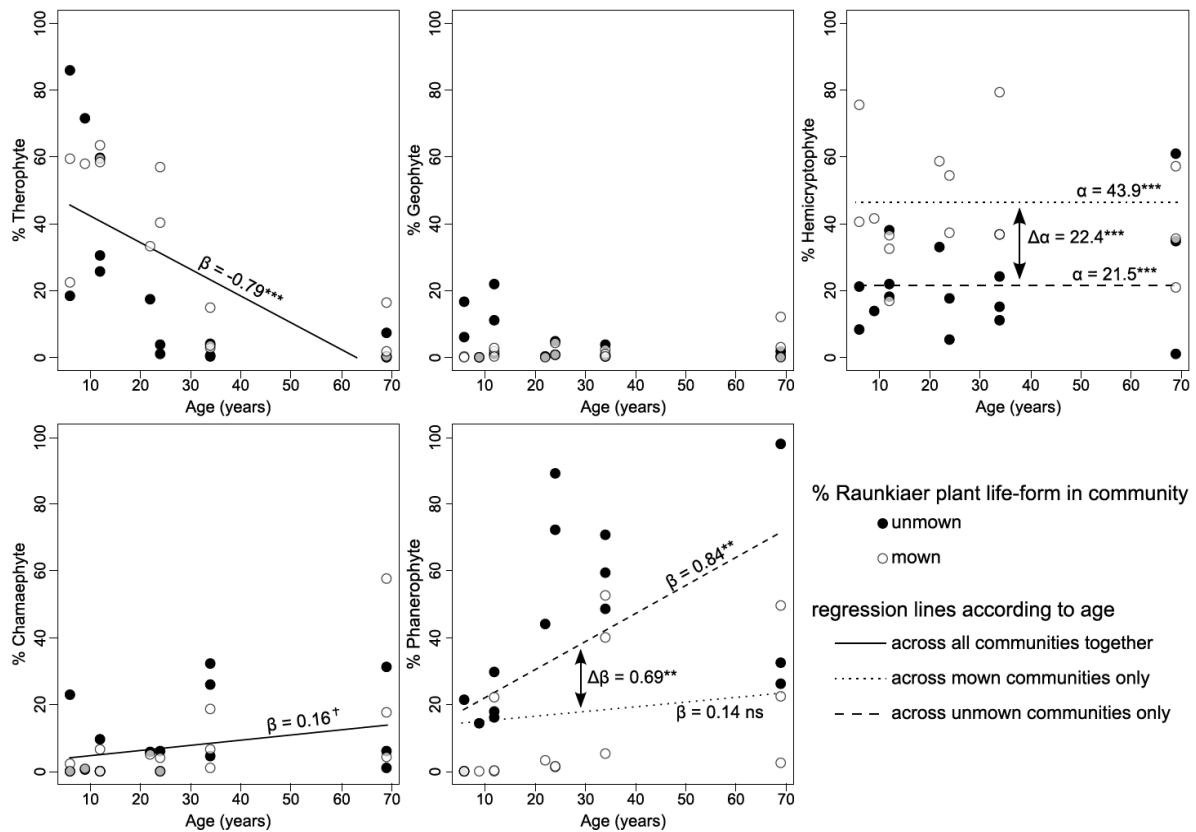
### **Results**

We found changes in Raunkiaer life forms along the successional gradient and in response to mowing. Therophytes globally decreased in proportion within communities over the course of the succession and was not influenced by mowing, while there were no significant changes in the proportion of geophytes according to community age or mowing regime (Figure 1). The proportion of hemicryptophytes was higher in mown communities than in unmown communities, but it did not vary along the succession. There was a marginally significant increase in the proportion of chamaephytes along the succession, while the proportion of phanerophytes increased across unmown communities only (Fig. 1).

Some soil characteristics also showed significant variations along the successional gradient while mowing did not induce any significant change in soil properties (Fig. S2). Soil organic carbon and nitrogen contents increased significantly with age, while pH decreased. Variations in soil texture were characterized by an enhanced proportion of coarser particles (sand) as succession proceeded, whereas smaller particles, namely silt and clay, decreased in proportion. Soil characteristics related to nutrient availability, CEC and available phosphorus did not show any significant variations along the successional gradient (Fig. S2).

### Variations and coordination of leaf and fine root functional traits along the successional gradient in unmown plant communities

There were significant changes in community-level leaf traits across unmown communities as succession proceeded, with decreasing  $SLA_{CWM}$  and increasing  $LDMC_{CWM}$  (Figure 2a, b; Table 1). These changes represented a progressive shift



**Figure 1.** Variation in Raunkiaer plant life forms along the successional gradient in response to mowing. For each subplot, we calculated percentage cover per plant life form taking into account all the species considered for community-level leaf trait calculation. Regression lines show the prediction of linear models (solid line = all communities together, dotted line = across mown communities only, dashed line = across un-mown communities). When regressions according to age were significant, we displayed the slope estimate ( $\beta$ ) with the significance level. When the interaction age  $\times$  mowing was significant, the variation in  $\beta$  parameter ( $\Delta\beta$ ) and the corresponding  $P$ -value were provided. When mowing only had a significant effect, we showed the estimated intercept for each mowing regime ( $\alpha$ ) with the significance level. Significance levels are: \*\*\* $P < 0.001$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ , †  $P < 0.06$

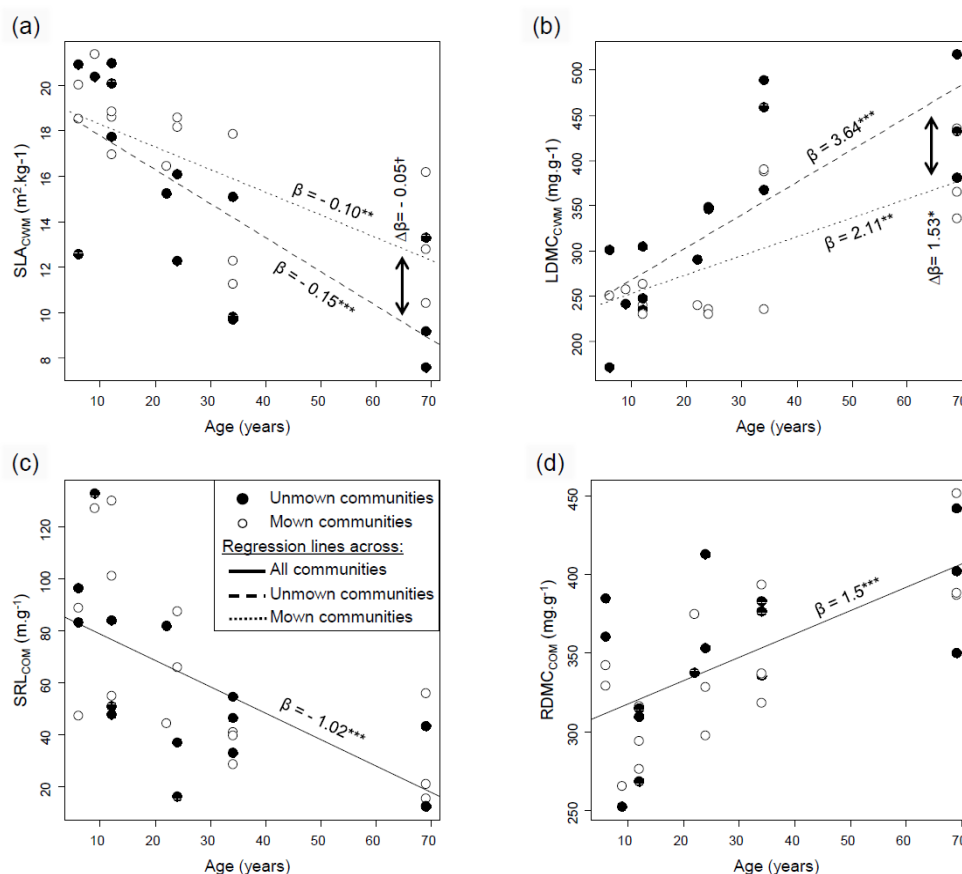
from thin and low density leaves in early successional communities to thicker and higher density leaves in late successional communities. Root traits showed similar variations, with a significant decrease in  $SRL_{COM}$  and a significant increase in  $RDMC_{COM}$  (Fig. 2c, d; Table 1), indicating that thin and low density roots were progressively replaced by thicker and higher density roots as succession proceeded.

In addition, we found positive and significant correlations between  $SLA_{CWM}$  and  $SRL_{COM}$  among un-mown communities (Spearman  $\rho = 0.72$ ;  $P = 0.003$ , Figure 3a; Table 2). Similarly, dry matter content in leaf and fine roots were significantly and positively correlated amongst

un-mown plant communities (Spearman  $\rho = 0.56$ ;  $P = 0.03$ , Fig. 3b; Table 2).

#### Effect of mowing on variations and coordination of leaf and fine root traits along the succession

The interaction of mowing and age influenced leaf trait variation, i.e., we found less changes with age among mown communities than in un-mown communities. The interaction was marginally significant for  $SLA_{CWM}$  (age  $\times$  mowing interaction,  $P = 0.06$ ), and significant for  $LDMC_{CWM}$  ( $P = 0.001$ ) (Fig. 2a, b; Table 1). Shifts in  $SLA_{CWM}$  and  $LDMC_{CWM}$  induced by mowing were significantly and negatively correlated (Pearson correlation of  $\Delta SLA_{CWM} = SLA_{mown} -$



**Figure 2** Variations in leaf and fine root traits along the successional gradient and in response to mowing. Traits are (a)  $SLA_{CWM}$ , (b)  $LDMC_{CWM}$ , (c)  $SRL_{COM}$  and (d)  $RDMC_{COM}$ . The lines represent predictions of the linear models of trait variations with age in mown communities (dotted lines) and unnown communities (dashed lines) along the successional gradient. The points are observed community-level trait values with mowing (open circles) or not (filled circles). Slope coefficients ( $\beta$ ) and  $P$ -value are given. When the interaction age  $\times$  mowing was significant, the variation in  $\beta$  parameter ( $\Delta\beta$ ) and the corresponding  $P$ -value were provided. See Table 2 for more details on the models. Abbreviations for traits are as follows:  $SLA_{CWM}$ , specific leaf area;  $LDMC_{CWM}$ , leaf dry matter content;  $SRL_{COM}$ , specific root length;  $RDMC_{COM}$ , root dry matter content. Significance levels are: \*\*\* $P < 0.001$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \* $P < 0.05$ ; † $P < 0.06$ .

$SLA_{unmown}$  versus  $\Delta LDMC_{CWM} = LDMC_{mown} - LDMC_{unmown}$ ,  $R^2 = -0.55$ ;  $P = 0.04$ ).

In contrast, mowing did not influence the variation in fine root traits according to age (age  $\times$  mowing interaction,  $P = 0.54$  for  $SRL_{COM}$  and  $P = 0.78$  for  $RDMC_{COM}$ , Fig. 2c, d, Table 1). Therefore, communities showed a significant decrease in  $SRL_{COM}$  and a significant increase in  $RDMC_{COM}$  along the succession, and these successional variations were not different between mown and unnown communities.

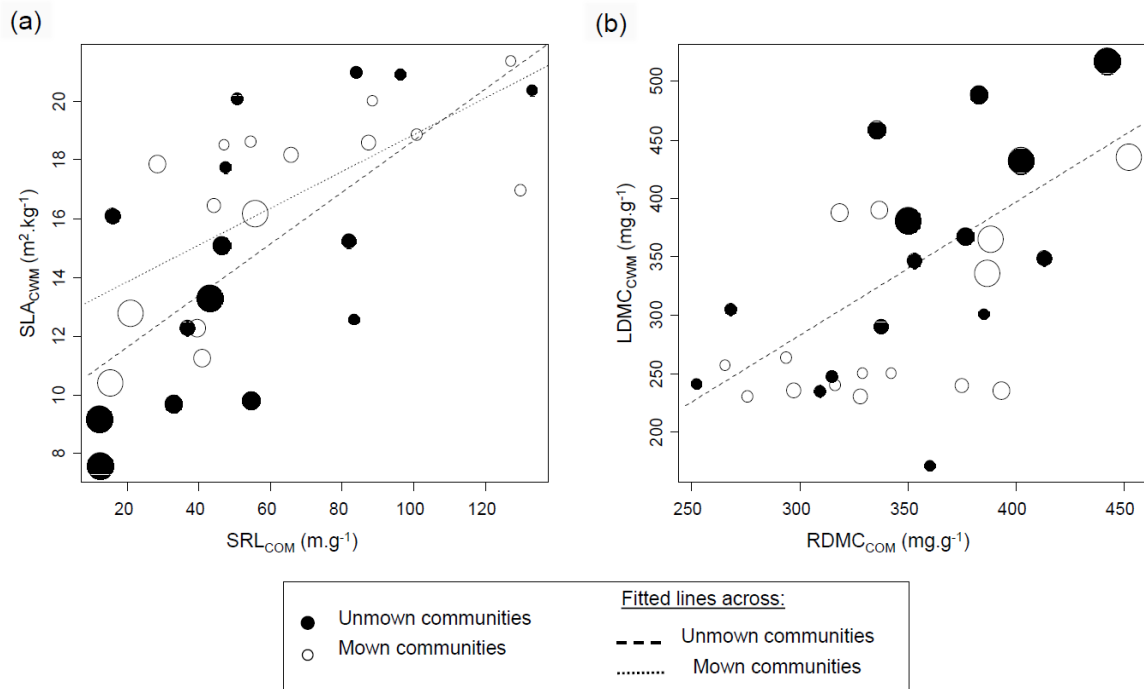
Significant correlations were found between  $SLA_{CWM}$  and  $SRL_{CWM}$  in mown communities

(Spearman  $\rho = 0.73$ ;  $P = 0.003$ ), similar to the unnown plant communities (Table 2, Fig. 3a). However, we did not find any correlation in mown communities between  $LDMC_{CWM}$  and  $RDMC_{COM}$  (Spearman  $\rho = 0.32$ ;  $P = 0.25$ ; Fig. 3b, Table 2).

## Discussion

In this study, we demonstrated the existence of a spectrum of leaf and fine root traits from acquisitive to more conservative strategies along





**Figure 3** Relationships between analogous leaf and fine roots traits: (a) specific leaf area ( $SLA_{CWM}$ ) and specific root length ( $SRL_{COM}$ ), (b) leaf and root dry matter content ( $LDMC_{CWM}$  and  $RDMC_{COM}$ ). The lines represent the relationships between analogous traits for mown (dotted line) and unmown communities (dashed line). Only significant relations are displayed. The points are observed traits in sampled plots (open circles with mowing, and filled circles without mowing). Circle diameter is proportional to plot age. See Table 2 for details of the correlation analyses. Abbreviations for traits are given in Fig. 2.

an ecological successional gradient on Mediterranean roadsides. These changes in leaf and fine root traits were consistent in unmown communities, which underlined coordinated strategies for resource use. Mowing induced changes in leaf trait variations but not in root traits, showing a distinctive influence of biomass removal on above- and belowground traits. In addition, mowing affected the relationship between leaf and fine root tissue density. Our results therefore support the hypothesis that distinctive drivers of resource use strategies exist above and belowground when plants are subjected to frequent disturbance.

#### Variations and coordination of leaf and fine root traits along the successional gradient in unmown plant communities

Leaf and fine root traits were coordinated in unmown plant communities. This coordination points to parallel variations in analogous leaf and fine root traits along the successional gradient. In early succession, leaf and fine roots were thin and characterized by low density tissues (high  $SLA_{CWM}$ - $SRL_{COM}$  and low  $LDMC_{CWM}$ - $RDMC_{COM}$ ), whereas they became thicker with increasing tissue density (low  $SLA_{CWM}$ - $SRL_{COM}$  and high  $LDMC_{CWM}$ - $RDMC_{COM}$ ) as succession proceeded. These changes paralleled a general turnover of

**Table 1.** Summary of the models analyzing analogous plant community traits above and belowground, along the successional gradient and in response to mowing. Coefficients of predictors ( $\beta$ ), explained variation of models ( $R^2$ ) and  $P$ -values are displayed. Abbreviations for traits are given in Fig. 2.

Predictors	Dependent variables											
	SLA <sub>CWM</sub>			SRL <sub>COM</sub>			LDMC <sub>CWM</sub>			RDMC <sub>COM</sub>		
	$\beta$	$P$	$R^2$	$\beta$	$P$	$R^2$	$\beta$	$P$	$R^2$	$\beta$	$P$	$R^2$
Age	-0.10	0.001		-0.93	0.001		2.11	<0.001		1.44	<0.001	
Age x Mowing	-0.05	0.06		-0.17	0.54		1.53	0.01		0.11	0.78	
<b>Model parameters</b>		<0.001	0.52		<0.001	0.39		<0.001	0.59		<0.001	0.39

**Table 2.** Matrix of Spearman correlation coefficients ( $\rho$ ) for analogous leaf and fine roots traits in response to mowing. Abbreviations for traits are given in Fig. 2.

Leaf traits	Analogous root traits			
	Mowing ( $n = 15$ )		No mowing ( $n = 15$ )	
	$\rho$	$P$ -value	$\rho$	$P$ -value
SLA <sub>CWM</sub>	0.73	0.003	0.72	0.003
LDMC <sub>CWM</sub>	0.32	0.25	0.56	0.03

life-forms along the succession, with plants of early-succession being mostly fast-growing, short-lived and acquisitive. In later stages of succession, an increasing proportion of long-lived, slow-growing and conservative species were present (Fig. 1). These results are consistent with well-known trajectories of species replacement during succession (Odum 1969) and with previous studies describing changes in trait variation for leaves (Garnier et al. 2004; Navas et al. 2010; Zangaro et al. 2008; Rasmann et al. 2011; Wilfahrt et al. 2014; Eichenberg et al. 2015) and fine roots (Zangaro et al. 2008; Holdaway et al. 2011; Rasmann et al. 2011; Prieto et al. 2015). Such variations in leaf and fine root traits at community level could reflect the influence of changing environmental conditions, such as hydric stress or soil resources, along the succession. In the context of a Mediterranean ecosystem, hydric stress in summer could greatly influence plant strategies. High SLA and low LDMC associated to a short life cycle in early-succession could help avoid such stress, while increasing LDMC and decreasing SLA in later stages could reflect more stress-tolerant strategies such as sclerophyllous chamaephytes (Raevel, Violle & Munoz 2012). In

addition, variations in fine root traits along the succession could relate to an increased dependence on mycorrhizal symbiosis for nutrient acquisition belowground (Rasmann et al., 2011), usually observed when soils become enriched in nitrogen (Çakan and Karataş 2006) (Fig. S2). In earlier successional stages, characterized by low soil organic carbon and nitrogen content (Fig. S2), high SRL could reflect an increased soil exploration to maximize resource uptake (Eissenstat 1992; Comas & Eissenstat 2004).

The observed coordination of leaf and fine root traits along the successional gradient in unmown plant communities confirms the results from Pérez-Ramos et al. (2012) over a land use gradient. Two main factors can explain such coordination. Similar to Pérez-Ramos et al. (2012), we focused on plant community gradients dominated by individuals with highly contrasted resource use strategies, from fast-growing pioneer plants to slow-growing conservative shrubs or trees (Fig. 1). In such cases, larger variations in traits over broader gradients entail an easier detection of the covariation of leaf and fine root traits (Kembell et al. 2011). Experiments conducted at the species level have also suggested that lack of correlations between SLA-SRL or LDMC-RMDC mainly occur in cases of differential abiotic constraints above and belowground such as soil freezing and severe soil phosphorus-depletion (Craine et al. 2005; Holdaway et al. 2011; Mommer et al. 2012; Geng et al. 2014), which was not the case in our study.

Effect of mowing on the variations and coordination of leaf and fine roots traits along the successional gradient

Mowing induced partial discoordination in analogous leaf and fine root traits. Leaf trait values in mown communities demonstrated similar relationships with age in unmown communities, but with less amplitude. This trend therefore led to more differences in leaf trait values between mown and unmown vegetation as succession proceeded, consistent with a cumulative effect of yearly mowing events on roadside plant communities. Mowing favored plants with a more acquisitive strategy as compared to unmown communities, which is consistent with previous results on the effect of grazing on leaf traits (Dawson et al. 2000; Louault et al. 2005; Diaz et al. 2006). Our results are also in line with previous studies on the influence of mowing on roadside shrub vegetation in the Mediterranean area (Simoes, Belo & Souza 2013) and on semi-natural grasslands (Römermann et al. 2009). Removal of aboveground biomass by grazing and mowing increases light penetration in the community. The consistent response of leaf traits to mowing that we observed is similar to that found by Ryser & Eek (2000). These authors showed that variations in leaf tissue density are crucial for plants to adjust their resource use under changing light conditions. The increasing proportion of woody conservative species along the successional gradient (Fig. 1) can also explain the higher impact of mowing during late succession. As shrubs and trees invest more in resource conservation, biomass removal affected them more strongly than fast-growing acquisitive herbaceous species for which the yearly renewal of their aboveground biomass is part of their ecological strategy (Klimes & Klimesova, 2002; Diaz et al. 2006).

Mowing did not influence the variation of root traits along the successional gradient, i.e., we found similar root trait values in mown and

unmown plant communities of similar ages (Table 1, Fig. 2, c, d). This result disagrees with previous studies underpinning a reduction in root diameter, length and elongation rate in response to defoliation (Brouwer 1983; Jarvis & Macduff, 1991; Dawson et al. 2004). These differences may be because we considered trait variation aggregated at community-level, so that heterogeneous responses among species could average out at the community level. Results could also be explained by the relatively low disturbance in our study, with only one mowing event per year. Nevertheless, our results are similar to those found in several studies (Freschet et al. 2015; Poorter et al. 2015) highlighting that root morphology, especially SRL, shows particularly low variations in response to changes in resource availability. Root biomass usually decreases in response to mowing or grazing (Holland & Detling 1990; Dawson et al. 2000) resulting in reduced resource use although root morphology is less variable. It is likely that coarser roots or rhizomes, especially those used for resource storage, may be more strongly altered by mowing, while fine roots with a major role in resource acquisition remained unchanged. Further studies would be necessary to investigate this hypothesis.

Mowing can also influence source-sink relationships by decreasing the proportion of shoots functioning as sources for carbon, without any direct effect on belowground sinks for carbon. Mowing generally induces new and rapid vegetative regrowth of leaves with traits allowing rapid C acquisition (high SLA and low LDMC; Dawson et al. 2000; Diaz et al. 2006), which restore an acceptable level of photosynthesis with limited conservation and investment in tissue durability.

Therefore, diverging above- and belowground responses to mowing altered the coordination between leaf and fine root traits. Specifically, the correlation between  $LDMC_{CWM}$  and  $RDMC_{COM}$

disappeared in mown communities, while the correlation among  $SLA_{CWM}$  and  $SRL_{COM}$  remained significant in both mown and unmown plant communities (Table 2). The discordance induced by mowing among  $LDMC_{CWM}$ - $RDMC_{COM}$  may thus reflect that leaves and fine roots in mown plant communities face differential constraints in term of tissue longevity. As fine roots were not affected by biomass removal, they can be longer-lived and can have higher tissue density than leaves that must perform yearly organ regrowth after mowing, achieved by producing low density leaves with high SLA. However, a persistent correlation between  $SLA_{CWM}$  and  $SRL_{COM}$  in mown plant communities is in accordance with a weaker influence of mowing on  $SLA_{CWM}$ , compared to  $LDMC_{CWM}$ . These results disagree with recent studies (Freschet et al. 2015; Poorter et al. 2015) who showed that, in resource limiting conditions, leaf morphology is usually altered, but in fine roots, biomass allocation is modified leading to lack of correlation between SLA and SRL. In our study, changes in tissue density overcame modifications in leaf and root morphology in response to frequent disturbance through mowing.

### Conclusion

Our study demonstrated coordinated variations in leaf and fine root traits along an ecological succession gradient on Mediterranean roadsides, from thin and low density tissues in early successional stages, enabling fast resource acquisition, to thicker and high density leaves and fine roots, reflecting the dominance of conservative strategies in later stages. In response to frequent disturbance through mowing, leaf dry matter content was predominantly altered in mown plant communities which produced lower density leaves while fine root morphology and density remained unchanged. These differential changes led to the discoordination in  $LDMC_{CWM}$ - $RDMC_{COM}$  but not in  $SLA_{CWM}$ - $SRL_{COM}$ , which responded

more weakly to the influence of mowing, so that the correlation was not altered. However, tissue density was a key variable indicating that biomass allocation strategies in resource acquiring organs were modified as a response to disturbance. This study thus provides valuable insights to better understand the coordination of resource use in leaves and fine roots in response to disturbance regimes.

### Acknowledgements

We thank Bruno Buatois, Nicolas Barthès and Raphaëlle Leclerc for their technical assistance with root trait measurements, performed at the Plateforme d'Analyses Chimiques en Ecologie, technical facilities of the LabEx Centre Méditerranéen de l'Environnement et de la Biodiversité. David Delguedre and Merlin Ramel provided valuable field work assistance. We thank Corentin Leurent for his help in leaf trait measurement. Big thanks and kisses to Sarina for helping wash roots ;-). This work has been carried out within the framework of the TAFER project. This project is supported by Agropolis Fondation and SYSTRA under the reference ID 1200-014 and ID 1200-013 through the "Investissements d'avenir" program (Labex Agro: ANR-10-LABX-001-01). Diane Bouchet received a PhD grant funded by LabEx CeMEB (Mediterranean Centre for Environment and Biodiversity, [www.labex-cemeb.org](http://www.labex-cemeb.org)), Agropolis Fondation and SYSTRA.

### Data accessibility

All data used in this manuscript are present in the manuscript and its supporting information.

### References

- Birouste, M., Kazakou, E., Blanchard, A. & Roumet, C. (2012) Plant traits and decomposition: are the relationships for roots comparable to those for leaves? *Annals of Botany*, **109**, 463–472.
- Brouwer, R. (1983) Functional equilibrium: sense or nonsense? *Netherlands Journal of Agricultural Science*, **10**, 361–376.
- Bouma, T.J., De Vries, M.B., Herman, P.M.J. (2010) Comparing ecosystem engineering efficiency of two plant species with contrasting growth strategies. *Ecology*, **91** (9), 2696-2704.
- Çakan, H. & Karataş, Ç. (2006) Interactions between mycorrhizal colonization and plant life forms along the successional gradient of coastal sand dunes in the eastern Mediterranean, Turkey. *Ecological Research*, **21**, 301–310.
- Clemmensen, K.E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R.D.,

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

- Wardle, D.A. & Lindahl, B.D. (2013) Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, **339**, 1615–1618.
- Comas, L.H. & Eissenstat, D.M. (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, **18**, 388–397.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege, H. Ter, Morgan, H.D., Heijden, M.G. a. Van Der, Pausas, J.G., & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H., Pérez-Harguindeguy, N., Quested, H.M., Santiago, L.S., Wardle, D.A., Wright, I.J., Aerts, R., Allison, S.D., Van Bodegom, P., Brovkin, V., Chatain, A., Callaghan, T.V., Díaz, S., Garnier, E., Gurvich, D.E., Kazakou, E., Klein, J.A., Read, J., Reich, P.B., Soudzilovskaia, N.A., Vaieretti, M.V., Westoby, M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065–1071.
- Craine, J.M., Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A., Chapin, F.S. (2001) The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, **93**, 274–285.
- Craine, J., Lee, W. & Bond, W. (2005) Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, **86**, 12–19.
- Daget, P. (1977) Le bioclimat méditerranéen: caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio*, **34**, 1–20.
- Dawson, L.A., Grayston, S.J., Paterson, E. (2000) Effects of Grazing on the Roots and Rhizosphere of Grasses. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (eds Lemaire, G., Hodgson, J., de Moraes, A., Nabinger, C., de F. Carvalho, P.C), pp 61–84, CABI publishing, New York, USA.
- De la Riva, E.G., Tosto, A., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernandez, C.M., Olmo, M., Anten, N.P.R., Marañón, T., Villar R. (2016) A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, **27**, 187–199.
- Diaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B.D. (2007) Plant trait responses to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology*, **13**, 313 – 341.
- Eichenberg, D., Trogisch, S., Huang, Y.Y., He, J.S., Bruehlheide, H. (2015) Shifts in community leaf functional traits are related to litter decomposition along a secondary forest succession series in subtropical China. *Journal of Plant Ecology*, **8** (4), 401–410.
- Eissenstat, D.M. (1992) Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, **15**, 763–782
- Freschet, G.T., Cornelissen, J.H.C., van Logtestijn, R.S.P. & Aerts, R. (2010) Evidence of the ‘plant economics spectrum’ in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, **98**, 362–373.
- Freschet, G.T., Swart, E.M. and Cornelissen, J.H.C. (2015) Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of specific leaf area and root mass fraction. *New Phytologist*, **206**, 1247–1260.
- Gargominy, O., Terceire, S., Régnier, C., Ramage, T., Schoelinc, C., Dupont, P., Vandell, E., Daszkiewicz, P., & Poncet, L. (2014) *TAXREF v8.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion*. Paris.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.-P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630–2637.
- Geng, Y., Wang, L., Jin, D., Liu, H. & He, J.-S. (2014) Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, **175**, 445–455.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodgkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., Whitehouse, J. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos*, **79**, 259–281.
- Hodge, A. (2004) The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist*, **162**, 9–24.
- Holland, E.A. & Detling, J.K. (1990) Plant response to herbivory and below-ground nitrogen cycling. *Ecology*, **71**, 1040–1049.
- Holdaway, R.J., Richardson, S.J., Dickie, I.A., Peltzer, D.A. & Coomes, D.A. (2011) Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, **99**, 954–963.

- Hummel, I., Vile, D., Violle, C., Devaux, J., Ricci, B., Blanchard, A., Garnier, E. & Roumet, C. (2007) Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist*, **173**, 313–321.
- Jarvis, S.C. & Macduff, J.H. (1989) Nitrate nutrition of grasses from steady-state supplies in flowing solution culture following nitrate deprivation and/or defoliation. *Journal of Experimental Botany*, **40**, 965–975.
- Kembel, S.W. & Cahill, J.F. (2011) Independent evolution of leaf and root traits within and among temperate grassland plant communities. *PLoS ONE*, **6**, e19992.
- Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Dannemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E., Peco, B. (2008) The LEDA Traitbase: A database of life-history traits of Northwest European flora. *Journal of Ecology*, **96**, 1266–1274.
- Klimes, L. & Klimesova, 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.
- Laughlin, D.C. (2011) Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. *Journal of Ecology*, **99**, 1091–1099.
- Lavorel, S. & Grigulis, K. (2012) How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, **100**, 128–140.
- Louault, F., Pillar, V.D., Aufrère, J., Garnier, E. & Soussana, J.-F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Sciences*, **16**, 151–160.
- McGill, B.J., Enquist B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21(4)**, 178–185.
- Meiners, S.J., Cadotte, M.W., Fridley, J.D., Pickett, S.T. & Walker, L.R. (2015) Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology*, **29**, 154–164.
- Mommer, L. & Weemstra, M. (2012) The role of roots in the resource economics spectrum. *New Phytologist*, **195**, 725–727.
- Navas, M.L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G. & Garnier, E. (2010) Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, **12**, 183–196.
- Odum, E. P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Plant Biology*, **164**, 262–270.
- Ollinger, S.V., Richardson, A.D., Martin, M.E., Hollinger, D.Y., Frolking, S., Reich, P.B., Plourde, L.C., Katul, G.G., Munger, J. W., Oren, R., Smith, M.-L., U, K.T. Paw, Bolstad, P.V., Cook, B.D., Day, M.C., Martin, T.A., Monson, R.K. & Schmid, H.P. (2008) Canopy nitrogen, carbon assimilation and albedo in temperate and boreal forests: functional relations and potential climate feedbacks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19336–19341.
- Pakeman, R.J. & Queded, H.M. (2007) Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, **10 (1)**, 91–96.
- Pérez-Ramos, I.M., Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P. & Garnier, E. (2012) Evidence for a “plant community economics spectrum” driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, **100**, 1315–1327.
- Prieto, I., Roumet, C., Cardinael, R., Dupraz, C., Jourdan, C., Kim, J.H., Maeght, J.-L., Mao, Z., Pierret, A., Portillo, N., Rousard, O., Thammahacksa, C. & Stokes, A. (2015) Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology*, **103**, 361–373.
- Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R. (2009) Tansley review. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565–588.
- Poorter, H. & Ryser, P. (2015) The limits to leaf and root plasticity: what is so special about specific root length? *New Phytologist*, **206 (4)**, 1188–1190.
- Tjoelker, M.G., Craine, J.M., Wedin, D., Reich, P.B. & Tilman, D. (2005) Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, **167**, 493–508.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>
- Raevel, V., Violle, C. & Munoz, F. (2012) Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos*, **121**, 1761–1770.
- Rasmann, S., Bauerle, T.L., Poveda, K. & Vannette, R. (2011) Predicting root defence against herbivores during succession. *Functional Ecology*, **25**, 368–379.
- Reich, P.B. (2012) Key canopy traits drive forest productivity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 2128–2134.
- Reich, P.B. (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275–301.
- Reich, P.B., Buschena, C., Tjoelker, M.G., Wrage, K., Knops, J., Tilman, D. & Machado, J.L. (2003) Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

- savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences. *New Phytologist*, **157**, 617–631.
- Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Walters, M.B., Vanderklein, D.W. & Buschena, C. (1998) Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology*, **12**, 327–338.
- Reich, P.B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S., Flynn, D. & Eisenhauer, N. (2012) Impacts of biodiversity loss escalate as redundancy fades. *Science*, **336**, 589–592.
- 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.
- Ryser, P. (1996) The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: a comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, **10**, 717–723.
- Ryser, P. & Eek, L. (2000) Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, **87**(3), 402–411.
- Simoes, M.P., Belo, A.F., & Souza, C. 2013. Effects of mowing regime on diversity of Mediterranean roadside vegetation – implications for management. *Polish Journal of Ecology*, **61**, 241–255.
- 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.
- Wilfahrt, P.A., Collins, B. & White, P.S. (2014) Shifts in functional traits among tree communities across succession in eastern deciduous forests. *Forest Ecology and Management*, **324**, 179–185.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C, Diemer, M., Flexas, J. Garnier, E., Groom, P.K, Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B, Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.L., Roumet, C., Thomas, S.C, Tjoekler, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The world-wide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821–827.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (1999) Differences in seedling growth behavior among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, **87**, 85–97.
- Zangaro, W., de Assis, R.L., Rostirola, L.V., de Souza, P.B., Gonçalves, M.C., Andrade, G., Nogueira, M.A. (2008) Changes in arbuscular mycorrhizal associations and fine root traits in sites under different plant successional phases in southern Brazil. *Mycorrhiza*, **19**, 37–45.

**ARTICLE 4.**

**Flowering time overlap as a driver of plant community assembly?  
Compared responses using field data vs. flora data along a Mediterranean  
ecological succession with mowing.**

Auteurs : Diane C. Bouchet, Pierre-Olivier Cheptou & François Munoz

Article en préparation pour *Journal of Vegetation Science*



*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

**Title : Flowering time overlap as a driver of plant community assembly? Compared responses using field data vs. flora data along a Mediterranean ecological succession with mowing.**

**Running headline:** Flowering overlap along succession with mowing

**Abstract**

Flowering phenology is critical for the success of plant reproduction. Flowering depends both on abiotic constraints and on biotic interactions with other plants and fauna. Flowering synchrony or asynchrony within communities is then expected to reflect local assembly processes associated with reproductive strategy.

We addressed how flowering overlap within plant communities varies with ecological succession and recurrent mowing and according to reproductive strategies (pollination type, flower colour diversity) in a chronosequence of Mediterranean road slopes. Changing abiotic and biotic conditions along the succession and constraints by mowing on vegetative and reproductive phenology were expected to influence flowering overlap. We followed the flowering patterns over a whole year in study sites. In addition, we compared the patterns based on in situ measurements to the patterns based on flora data, to determine whether the influence of ecological drivers can be detected in both cases.

We found decreasing flowering overlap with succession. Field data revealed faster decrease in unmown communities than in mown communities, while flora data did not allow detecting this influence. Based on field measurements, flowering overlap was higher with lower flower colour diversity and varied according to slope orientation and slope angle. Strictly entomophilous species exhibited lower flowering overlap than species with other pollination types. Flowering synchrony was higher than expected in early succession for both mowing treatments, but did not differ from null expectation in later stages. In contrast, based on flora data, flowering overlap in unmown communities did not differ from random all along the succession.

Altogether, these results show that reproductive strategy partly drives community assembly along the succession through its impact on reproductive timing, and that recurrent disturbance through mowing affects this pattern probably via its influence on resource-use strategy. Overall, species tend to flower synchronously within communities, probably due to abiotic conditions constraining the optimal period to invest in reproduction in Mediterranean area. However, these processes can only be revealed using field monitoring data and challenges the use of flora data for addressing patterns of flowering phenology.

**Key words:** chronosequence, disturbance, flowering phenology, road slopes

**Introduction**

Seasonal timing of life-cycle events is critical to survival and reproduction in plants (Rathcke & Lacey 1985). Because of the high dependence of flowering events on abiotic conditions, intra- and inter-annual climatic variation (i.e. temperature, rain, day length...) are expected to influence reproductive success (Sherry et al. 2007; Craine, Wolkovich, & Towne 2012). Flowering phenology also depends on abiotic conditions influencing pollen transfer success (wind, Rathcke & Lacey 1985), and on interactions with other plants and

associated fauna (pollinators, predators and dispersers in particular, Brody 1997). Investigating the drivers of flowering phenology is therefore crucial to understand plant community assembly (Fenner 1998) and their dynamics in space and time (Wolkovich et al. 2014). Long-term changes in phenology at a given spatial location could reflect phenological plasticity by individual species or systematic changes in the composition of the plant community in response to varying environmental conditions (Park 2014).

Because of the different constraints influencing flowering phenology according to pollination type, flowering strategies at community-level could differ between different groups of species. In general, interspecific pollen receipt is expected to have detrimental effects on reproductive success, especially between closely related species (Ashman & Arceo-Gómez 2013). However, wind-pollinated species should be more restricted by abiotic favourable condition in their flowering timing and compared to plants pollinated by animals (Bolmgren et al. 2011). On the other hand, for species with animal pollination, pollinator infidelity is particularly susceptible to interfere in female reproductive success (Galen & Gregory 1989). It should entail either temporal niche partitioning or partitioning for specialized pollinator species to reduce interspecific pollen transfer and avoid competition for generalist pollinators (Sargent & Ackerly 2008). However, the impact of pollinators and pre-dispersal seed predators can vary greatly among studies (Elzinga et al. 2007). While flowering asynchrony can be found in some systems (Botes et al. 2008), plant species that share pollinators are also expected to benefit advantages through greater pollinator attraction, so that coexisting species should display flowering synchrony (Dante et al. 2013).

While Craine *et al.* (2012b) reported that flowering phenology may be independent of resource-use strategies, other studies suggest that numerous and diverse biological determinants are expected to link investment into reproduction to whole-plant economics (Kochmer & Handel 1986; Reich 2014). Consequently, flowering phenology would depend on abiotic conditions mainly because investment into flowering relates with a general plant strategy including resource-use strategy. In particular, competitive species should invest into flowering just after periods of maximum potential productivity, while ruderal species

should produce flowers just after the resource-favourable period (Grime 1977). In addition, canopy closure and associated light availability should affect leaf development and indirectly impact reproductive phenology (Routhier & Lapointe 2002; Kudo et al. 2008). Trade-offs between vegetative growth, flowering timing and seed mass have been highlighted in different contexts and affect community assembly (Bolmgren & Cowan 2008; Navas et al. 2010). It is consistent with the idea that temporal niche partitioning in flowering period can only be achieved as part of a strategy involving fast growth and fast seed maturation (Catorci et al. 2012).

Flowering period length greatly increases along the ecological succession, in relation with changes in resource-use strategy and leaf phenology also occurring along the successional gradient (Navas et al. 2010). In addition, pollination syndromes are expected to change with species composition changes along the succession (Corbet 1995). It should in turn impact flowering synchrony/asynchrony in communities, but the issue is still little addressed. In addition, ecological succession is not abstracted from the influence of recurrent disturbances over time (Denslow 1980), which should also influence plant phenology. Specifically, recurrent grazing or mowing influence species trait values related to reproductive success in communities (Stammel et al. 2003; Louault et al. 2005; Jantunen et al. 2007; Klimešová et al. 2008). The detrimental effect of mowing can be avoided through the timing of flowering and thanks to growth form (Jantunen et al. 2007). In later stages of succession with grazing, a predominance of species characterized by sprouting after mowing or grazing can occur (Gomez Sal et al. 1986). Therefore, mowing is expected to alter community assembly processes through its impact on temporal niche overlap between

species (Stammel et al. 2003; Mason et al. 2011; Kotowski et al. 2013).

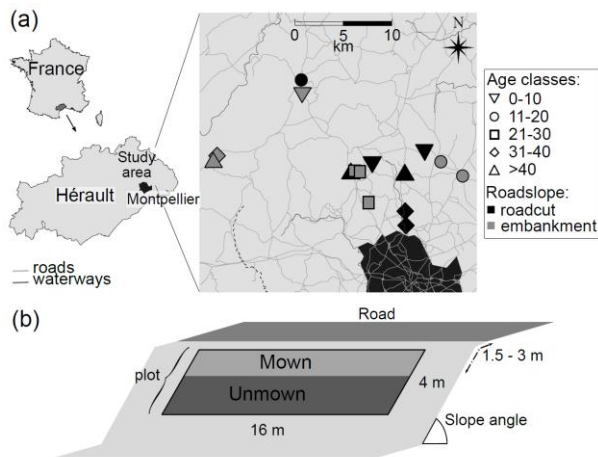
We will here address the combined influence of ecological succession and mowing on flowering phenology in Mediterranean road slopes plant communities. Mowing management for road safety reasons provides an ideal case to investigate the effect of mowing on flowering synchrony at community-level. In addition, under Mediterranean climate, seasonal variation in cold and drought stress intensity indirectly affects light and resource availability in the soil (Catorci et al. 2011). Thus, the study of flowering overlap in the context of partly mown road slopes in the Mediterranean area is of particular interest.

Floras contain information about flowering phenology of species to help their identification. While monitoring flowering phenology on the field is time-consuming, the months of onset and end of flowering can be informed for all species using these floras to assess their flowering temporal niche (Godoy et al. 2009). Thus, a single relevé of community composition during the year can be used in combination with flowering information extracted from flora to assess flowering overlap and the ecological processes related to reproduction strategy that shape communities. While long-term datasets on flowering phenology have already been used to understand invasion of communities (Wolkovich & Cleland 2011) or responses of flowering phenology to climate changes (Cook et al. 2012; Park 2014), the accuracy of flora data to assess changes in flowering phenology and underlying processes in the context of large environmental gradients such as ecological succession remains unevaluated.

We investigate the influence of mowing and successional stage on flowering overlap between species in road slopes plant communities. We compared flowering overlap calculated using detailed data of a one-year survey on the field, with calculations obtained using species

presence in spring and data about flowering phenology extracted from flora. We aimed at: (i) characterizing changes in flowering synchrony/asynchrony along ecological succession, (ii) assessing the effect of mowing on these successional changes in community-level reproductive strategies and (iii) evaluating the accuracy of flora-based calculations to detect changes in flowering overlap and underlying processes.

We expect that flowering phenology should vary along the succession with changing environmental conditions (canopy closure and pedogenesis, Huggett, 1998). In particular, species in early succession need to grow acquisitive structures before investing resources into flowering, while conservative species in later successional stages can reallocate stored resources into flowering at any time of the year. Therefore, we hypothesized that temporal niche differentiation chance would increase with age and result in decreasing flowering overlap along the succession. Timing constraint due to mowing once a year in autumn-winter should conversely exert filtering and increase flowering overlap during other seasons. Because autumn-winter is not a primary flowering period, the effect of mowing on flowering overlap may be indirect through its influence on resource use strategies after vegetative biomass removal. Regarding pollination type, strict entomophily could induce either temporal niche partitioning of flowering due to competition for pollinators or flowering synchrony in case of facilitation for pollinators attraction and/or limited periods of pollinator availability.



**Figure 20. Sampling design. (a) Location of road slopes in the study area (Hérault, France) (b) Plot structure.** Each plot (4m×16m) presents a mown (M) and an unmown (U) subplot where the flowering status of all species was monitored every 1-to-3 weeks, hence 23 times during the year, and species occurrence was recorded once in spring.

## Material And Methods

### Study sites

We designed a chronosequence including fifteen road slopes (embankments and roadcuts, **Appendix S1**) in a radius of 20km North-West from Montpellier, in Hérault department, France (**Fig. 1**). The climate is subhumid Mediterranean, with hot and dry summers, mild and irregularly rainy autumns and relatively cold winters (average rainfall of 600mm/year over the last century, with high interannual variation in timing and amount). For each road slope, time since road work was estimated ( $\pm 2$  years for all road slopes aged of 40 years or less) based on chronological series of aerial photographs and satellite images (geoportail.gouv.fr and GoogleEarth) and on data from public road safety and management services (Services Techniques du Département de l'Hérault). Road slopes were seeded just after road construction, but precise information on seed mix composition was not available for most road slopes. The chronosequence was divisible in 5 age classes (0-10, 11-20, 21-30, 31-40, >40 years), each including 3 replicate road slopes. These age

classes were exploited for null models and related illustrations instead of the estimated age (used in modelling). The spatial distribution of road slopes amongst age classes was as homogenous as possible over the study area to limit spatial correlation within and amongst age classes (**Figure 1 a**).

In each selected road slope, a 1.5 to 3 meter-wide band adjoining the road was mown (8 to 10 cm height) yearly during late autumn-early winter with a side-arm flail-mower to ensure road safety. Thus, we delimited a 16-meter long and 4-meter wide plot per road slope, each including a mown and an unmown subplots (**Figure 1 b**). The position of the boundary between mown and unmown subplots was identified and marked with permanent neon painting at the end of the mowing period prior to the study. Selection of road slopes was also based on 5 criteria: 1) 16 meter minimum length, 2) 4 meter minimum width, 3) slope angle ranging from 30 to 45°, 4) non-rocky substrate, and 5) presence of both natural vegetation (i.e. scrublands with *Quercus ilex* and *Pinus halepensis* forests) and cultivated fields in a radius of 1km. Both slope angle and orientation were measured on the field and four soil samples (15cm deep) from each of the mown and unmown subplots of road slopes were analysed. Soil analyses included soil texture (percent sand, silt, and clay content) and chemical characteristics (organic matter, C/N and pH).

### Flowering monitoring and flower colour observation on sites

On each selected road slope, we surveyed the flowering status of all angiosperm species from the beginning of March 2014 until the end of February 2015. Each road slope was visited 23 times along the year, with phenological relevés carried out every week from March to mid-April, every two weeks from mid-April until early October and every three weeks or every month

from November to February. It resulted in a total of 345 monitoring visits. The flowering status was determined for each species within each mown and unmown subplot of each road slope. A species was considered as flowering when at least one individual in the subplot displayed at least one opened corolla with at least one remaining anther in the flower (Pleasants 1980). When a species was observed flowering during two consecutive visits, we considered that it flowered all along between the two visits. When a species was not observed flowering during one visit but had been observed during the previous and the next visits, and that these 3 consecutive visits happened in less than one month, we considered that the species flowered all weeks during the period (observational gap filling). Conversely, breaks in flowering period of one month and more were preserved in data. Thus, flowering data from the field reflected the detailed flowering phenology of all species per subplot along the year. It accounted for possible intraspecific variability related to succession, mowing and any other environmental variable that can affect flowering phenology across subplots, including interaction with other plant species.

Finally, we recorded flower colour based on observations in the field (categorical variable with 7 levels: white, yellow, pink, red, blue, brown and green). Each species was attributed at most two floral colours, if it showed either highly contrasted colours within each flower (e.g. Orchidaceae with different colours on labellum and tepals), or different flower colours within inflorescences (e.g. Asteraceae with different colours for ligulate flowers and disk flowers), or different flower colours between individuals. We used the number of occurrences of each colour per subplot to calculate Gini-Simpson index of colour flower diversity either all species together or considering strict entomophilous species only.

### **Flowering data extraction from flora**

On each mown and unmown subplot of all 15 road slope (**Fig. 1b**), we identified all plant species present in April 2014, based on vegetative parts or dead aerial organs when necessary. We then extracted information on the flowering phenology of plant species identified in these relevés from a Mediterranean flora (Tison et al. 2014) provided. We converted the regular (not extreme) months of beginning and end of flowering informed in the flora to get the theoretical flowering status of these species per week.

We also gathered from floras (Rameau et al. 2003; Rameau et al. 2008) information on pollination type for all species encountered during flowering monitoring on road slopes. Species with pollination by insects only were qualified as “strictly entomophilous species”, while species that do not depend on pollinators or only partially are hereafter called “species with other pollination types”.

### **Flowering overlap calculation**

Overlap indices are often calculated based on pairwise comparisons of species flowering time (Fleming & Partridge 1984; Wright & Calderon 1995; Dante et al. 2013). We here compared the flowering time of each species to the flowering time of all other species in each subplot, to assess the differentiation of its flowering pattern from the whole community because flowering pressure and signal occur rather at the whole community level than by species pairs. Thus, for a species  $j$  in the subplot  $k$ , the flowering overlap was calculated as:

$$Overlap_{jk} = \left( \sum_w \sum_r S_{wr} \right) / WR / Rt \quad \text{Eqn. 1}$$

With  $w$  the index of weeks during which species  $j$  flowered,  $r$  the index of other species flowering within subplot  $k$  along the year,  $S_{wr}$  the flowering status of species  $r$  flowering during week  $w$  (with 1 = flowering and 0 = not

flowering),  $W_j$  the number of weeks where species  $j$  flowered, and  $Rt$  the total species richness in the subplot (i.e., all the species observed during the year, including those that did not flower). This flowering overlap index should reflect the influence of other species flowering in the subplot on the focal species, relative to a reference imposed if all species were observed flowering in the subplot ( $Rt$ ). We acknowledged in  $Rt$  the species present in the community but not observed flowering (due to lack of resources to invest, or early ontogenic stage in long-lived species), because they occupy space in the community without competing for pollination resource nor potentially interfering in pollen transfer. We then calculated the total flowering overlap in each subplot as the mean of flowering overlap per species, considering all flowering species in the community:

$$Overlap_k = \left( \sum_j^R Overlap_{jk} \right) / R \quad \text{Eqn. 2}$$

$$Overlap_k = \sum_j^R \left\{ \left( \sum_w \sum_r S_{wr} \right) / W / Rt \right\} / R \quad \text{Eqn. 2}$$

With  $R$  the number of species observed flowering during the year.

This average overlap per subplot ranged between 0 and 1. Null overlap means that all species within the subplot flowered during different weeks. Maximum flowering overlap of 1 means that all species observed along the year in the subplot flowered and that they flowered all together during the same week(s). The same formula was used with flora data ( $Overlap_{flora}$ ), but in this case  $R$  always equalled  $Rt$  and represented the number of species observed during vegetation sampling in April 2014. In addition, the overlap per subplot was calculated separately for strict entomophilous species ( $Overlap_{entomophilous}$ ) and for species with other pollination types ( $Overlap_{other}$ ).

### **Null models**

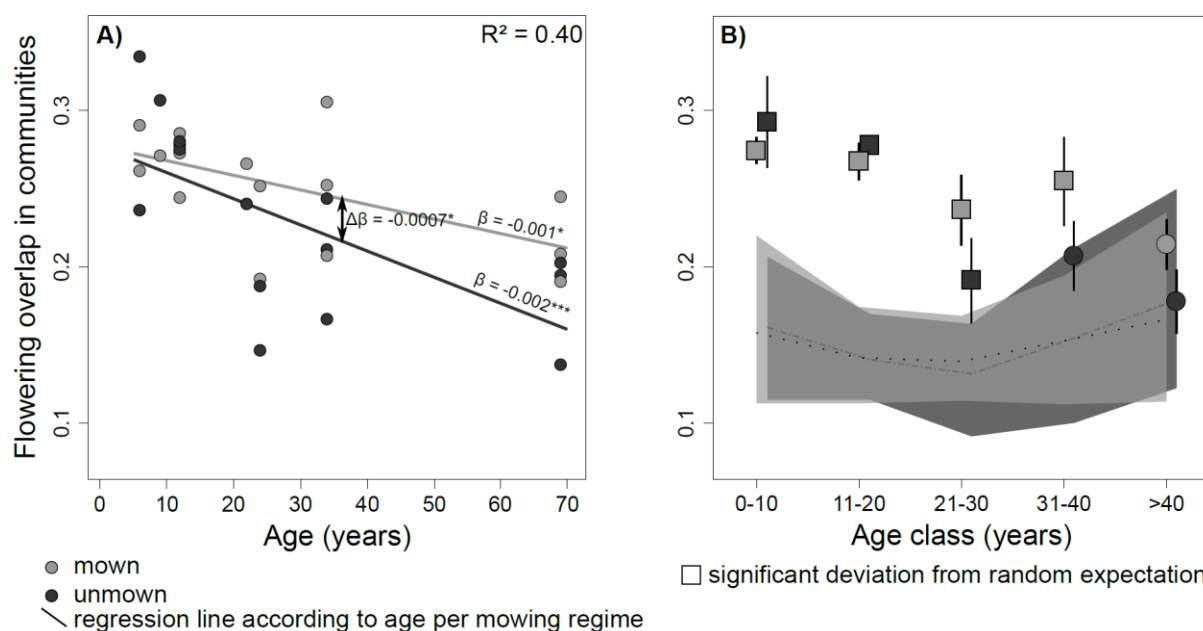
We built a null model to assess whether observed flowering overlap, calculated per mowing regime and per age class, differed from expectations under random assembly of species per subplot with respect to their flowering phenology. Our model shuffled species identity within pollination groups only (strict entomophilous vs. other pollination types). The randomization conserved (i) the total number of species, (ii) the number of flowering species and (iii) the number of species of each pollination group observed in each subplot. Based on flowering monitoring data, if a randomly selected species was observed flowering in different subplots, the null model picked randomly the subplot from which the flowering phenology was considered. We applied this randomisation procedure 1000 times (separately 1000 times using field data and 1000 times using flora data) and we calculated simulated flowering overlap per subplot as the mean of flowering species overlap (following formula 2, separately for field data and flora data, **Appendix S2**). Finally, we calculated the P value for deviation of observed overlap from null model distribution based on the quantile value of observed overlap in the distribution of null values.

### **Statistical analyses**

We analysed variation in flowering overlap across subplots using linear models testing for age, mowing, their interaction, flower colour diversity (total in Model 1 or for strictly entomophilous species only in Model 2), topological features and soil features. We tested for all possible combination of effects with simple interactions. We then selected models with varying combinations of predictors by comparing their AIC (Burnham & Anderson 2002). Leverage points with influence (detected using Cook's distance) were excluded from models to ensure reliable estimation of predictor

effects, and the distribution of residuals was checked for normality. Tests for differences in

#### Field data - all species



**Figure 2. Variation of flowering overlap based on field monitoring, according to age and mowing (A) and related deviation of the overlap from null expectations (B).** In A, Regression lines, R-squared value and beta coefficients represent the results of the linear model including the interaction between age and mowing regime.  $\beta$  is the estimated slope per mowing regime and associated stars show significance of slope (i.e. beta differs from zero).  $\Delta\beta$  is the estimated difference between these slopes, and the associated stars show the significance of this difference, with \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ . In B, polygons represent the 95% confidence interval of flowering overlap in randomly assembled communities for each mowing regime (mown and unmown represented by light grey and dark grey respectively) and dashed lines represent mean flowering overlap based on the same 1000 permutations. Squares with blue external colour represent mean flowering overlap value significantly higher than expected by chance (flowering synchrony).

using monitoring data and flowering overlap calculated based on flora data were performed using Wilcoxon rank test with paired data. All data analyses were performed using the statistical software R v.3.2.1 (R Core Team 2015).

## Results

We observed and monitored the flowering status of 286 angiosperm species in total along a whole year. Ten species were never observed flowering in any of the one or two roadslopes where it occurred (mostly trees and shrubs, *Celtis australis*, *Cornus sanguinea*, *Fraxinus angustifolia*, , *Populus alba*, *Populus nigra*, *Prunus spinosa*, *Pyrus spinosa*, *Quercus pubescens*, plus *Hedera helix*, *Centaurea pectinata* and an unidentified Poaceae), while

mean between flowering overlap calculated

some other species did not flower on some road slopes but flowered in other road slopes elsewhere.

248 species of these species were recorded in the vegetation sampling on April 2014. Thus, flowering overlap based on species occurrence and flora data lacked 38 species growing later during the year.

### *Changes in flowering overlap and null model deviation using field monitoring*

Flowering overlap of all the species within communities varied according to the interaction between age and mowing, flower colour diversity within the community, road slope orientation and slope angle (Model 1, **Table 1**). The decrease of flowering overlap along the succession was faster among unmown



communities than among mown communities higher with lower flower colour diversity in the (Figure 2A). In addition, flowering overlap was

**Table 1. Model 1 of mean flowering overlap per community considering all species together, based on field monitoring.** Predictors are selected using a AIC-based stepwise procedure. Std. Error are standard errors of estimated parameters. p-values associated to estimates are based on t-statistics, while P (model) gives the overall significance of the model based on F-statistic.

<b>Model 1 (mean overlap per community for all species - field data)</b>					
	Estimate	Std. Error	t-value	P	
Intercept	0.94	0.19	4.83	< 0.001	***
Age <sub>mown</sub>	-0.0013	0.0003	-3.86	< 0.001	***
Age <sub>unmown</sub>	-0.0020	0.0003	-6.96	< 0.001	***
Age:Mowing	-0.0007	0.0003	-3.71	0.001	**
Total flower colour diversity	-0.7	0.27	-2.87	0.008	**
Orientation = North vs. East	-0.03	0.01	-2.74	0.01	*
Orientation = South vs. East	-0.03	0.018	-1.78	0.08	.
Orientation = South vs. North	0.006	0.019	0.34	0.73	NS
Slope angle	-0.002	0.001	-2.44	0.02	*
<b>Adjusted R<sup>2</sup></b>			0.69		
<b>P (model)</b>			< 10 <sup>-4</sup>		

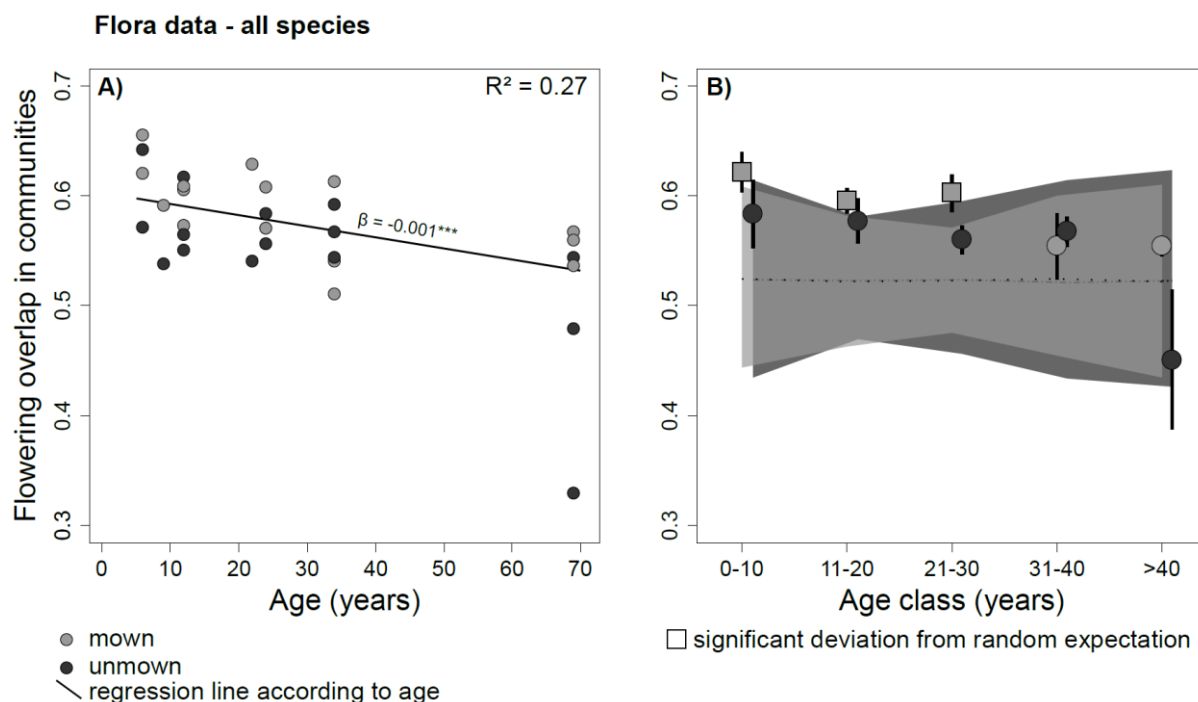
**Table 2. Model 2 of mean flowering overlap for strictly entomophilous species per community, based on field monitoring.** Predictors are selected using a AIC-based stepwise procedure. Std. Error are standard errors of estimated parameters. p-values associated to estimates are based on t-statistics, while P (model) gives the overall significance of the model based on F-statistic.

<b>Model 2 (mean overlap per community for strict entomophilous species only - field data)</b>					
	Estimate	Std. Error	t-value	P	
Intercept	0.57	0.12	4.35	< 0.001	***
Age	-0.001	0.0003	-3.86	< 0.001	***
Entomoph. Sp. Fl. Col. diversity	-0.39	0.17	-2.24	0.03	*
Orientation = North vs. East	-0.04	0.01	-2.53	0.02	*
Orientation = South vs. East	-0.01	0.02	-0.67	0.51	NS
Orientation = South vs. North	0.02	0.02	1.41	0.17	NS
C/N in soil	-0.002	0.001	-2.55	0.03	*
<b>Adjusted R<sup>2</sup></b>			0.49		
<b>P (model)</b>			< 10 <sup>-3</sup>		

community, and was lower on North-oriented slopes than on East-oriented slopes. Flowering overlap decreased with increasing slope angle (Table 1). Low flower colour diversity was always associated with high dominance of yellow colour (both all species together or strictly entomophilous species only). When considering only entomophilous species, mean flowering overlap in communities was significantly lower than flowering overlap of species with other pollination types ( $Overlap_{entomophilous} = 0.23$  vs.  $Overlap_{other} = 0.24$ ,  $V = 335$ ,  $P = 0.03$ ). Flowering overlap of strictly entomophilous plants varied according to age, the diversity of flower colour

of these species in the community, road slope orientation and C/N ratio in the soil (Model 2, Table 2).

Mean flowering overlap considering all species was higher than expected by chance during the earliest stages of the succession both for mown and unmown communities. After 31-40 years, mean flowering overlap in unmown communities did not differ from null expectations while mown communities did not deviate from null expectations only after 40 years (Appendix S3, Figure 2B). Mean flowering overlap of strict entomophilous species deviated from null expectations following the same pattern.



**Figure 3. Variations of flowering overlap based on flora data, according to age and mowing (A) and deviation from null expectations (B).** In A, regression line, R-squared value and  $\beta$  coefficient represent the result of Model 3.  $\beta$  is the estimated slope according to age and is tested against  $\beta = 0$ , with \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ . In B, polygons represent the 95% confidence interval of flowering overlap in randomly assembled communities for each mowing regime (mown and unmown represented by light grey and dark grey respectively) and dashed lines represent mean flowering overlap based on the same 1000 permutations. Squares with blue external colour represent mean flowering overlap value significantly higher than expected by chance (flowering synchrony).

### ***Changes in flowering overlap and null model deviation using flora data***

Flowering overlap considering all species within communities but calculated using flora data was significantly higher than observed flowering overlap in the field ( $\text{Overlap}_{\text{field}} = 0.24$  vs.  $\text{Overlap}_{\text{flora}} = 0.56$ ,  $V = 0$ ,  $P < 10^{-4}$ ). It decreased with age and was not influenced by any other variable (Model 3, **Figure 3A**). Based on flora data, the mean flowering overlap of strictly entomophilous was still significantly lower than the flowering overlap of species with other pollination types ( $\text{Overlap}_{\text{entomophilous}} = 0.55$  vs.  $\text{Overlap}_{\text{other}} = 0.58$ ,  $V = 389$ ,  $P < 10^{-3}$ ). In addition, flowering overlap of strictly entomophilous plants also varied according to age only (Model 4, **Table 3**).

Mean flowering overlap based on flora data was higher than expected by chance during the

earliest stages of the succession (0-30 years) for mown communities and did not differ from null expectations after 31-40 years for mown communities. In contrast, in unmown communities, the mean flowering overlap calculated using flora data did not differ from null expectation in any age class (**Appendix S4, Figure 3B**). Mean flowering overlap of strict entomophilous species deviated from null expectations following the same pattern.

## **Discussion**

### ***Decreasing flowering overlap along the succession***

Among unmown communities, field data revealed a decrease in flowering overlap from values higher than null expectation at the beginning of the succession to higher flowering overlap values not different from null expectation in later stages. This result is

consistent with most studies revealing higher than randomly expected flowering synchrony or no deviation from random pattern in diverse contexts (Fleming & Partridge 1984; Post et al. 2008; Dante et al. 2013). Greater flowering synchrony can increase attraction of pollinators at community-level, but also reduce the adverse influence of predators by satiating them and diluting their pressure among species (Fenner 1998). While it is expected to decrease competition for pollinators, flowering asynchrony is in fact rarely found (Botes et al. 2008; Sargent & Ackerly 2008; Pierce et al. 2014). Indeed, Actually, divergence in flowering period occurs mostly in groups of closely related species, which suffer more interspecific pollen receipt than phylogenetically distant species (Ashman & Arceo-Gómez 2013).

Flowering phenology data in the context of ecological successions are still scarce, and our results provide novel insights into flowering synchrony in this context. High flowering synchrony in earlier stages of the succession can reflect functional convergence among species in response to strong and homogenous abiotic constraints (photoperiod, wind exposure and temperature) driving flowering onset (photoperiod, temperature, water availability in soil) or determining pollination success (wind exposure, rainfall) (Rathcke & Lacey 1985). In later stages, increasing vegetation heterogeneity can provide more heterogeneous environmental conditions. It allows, within each subplot, a wider range of periods prone to flowering, thus relaxing the flowering synchrony imposed at earlier stages.

In this regard, decrease in flowering synchrony can reflect changing ecological strategies in terms of resource-use strategy and leaf phenology in response to the decrease in light availability due to canopy closure along the succession (Routhier & Lapointe 2002; Kudo et al. 2008). Community-level successional changes in resource-use strategies, from acquisitive in early succession to conservative strategies in

later stages, have indeed been found in the same road slopes (Bouchet et al., in revision). Higher flowering overlap in early succession is thus consistent with the expectations on flowering timing constraints due to resource-favourable period for ruderal species at the beginning of the succession (Grime 1977). It is also in line with previous results revealing a link between resource-use strategy and flowering phenology along the succession (Navas et al. 2010).

#### ***Impact of mowing on flowering overlap along the succession***

Communities undergoing mowing also showed decrease in flowering overlap along the succession, but field data revealed that this decrease was slower than across unmown communities. Thus, flowering synchrony occurred over a longer period in mown communities (until 40 years). This result is in line with previous studies showing that mowing can alter the timing of flowering within communities (Jantunen et al. 2007). Considering strictly entomophilous species only, we however found no effect of mowing, in agreement with the absence of influence of mowing or grazing on flowering traits in the context of fen meadows (Stammel et al. 2003).

The slower decrease of flowering overlap with mowing suggests that autumn-winter mowing constrains the period within the year where plant can flower and mature seeds. In our system, mowing occurred when almost all perennial species were either in survival form (buds presence) or showed slow vegetative growth. Therefore, slower decrease in flowering overlap along the succession with mowing can also reflect the slower change to conservative strategies in the same road slopes (Bouchet et al. - in revision). In addition, higher flowering overlap with mowing can also reflect increasing flowering synchrony related to synchronic resprouting after mowing (Gomez Sal et al. 1986). The influence of mowing supports again

an overall link between resource-use strategy, leaf phenology and flowering phenology expected from other studies (Bolmgren & Cowan 2008; Navas et al. 2010). However, it contrasts also with the independence between resource-use strategy and flowering phenology found at species-level by Craine *et al.* (2012b) in the context of tallgrass prairies, still in quite different climatic conditions and without successional dynamics.

#### ***Relationship between flowering overlap flowering colour and pollination type***

We found that higher flowering overlap was associated with lower flower colour diversity (yellow dominated) in communities, for all species and for strictly entomophilous species only. In addition, entomophilous species less overlapped than species with other pollination types. Overall, these results suggest that even if temporal niche partitioning is more important for plants with animal pollination (Bolmgren et al. 2011), the benefit of pollinator attraction can predominate in our context and result in a global signal of flowering synchrony within communities (Dante et al. 2013). In addition, it can reflect some co-evolution of plants and their pollinators under the same climatic constraints (Pellissier et al. 2012). These climatic constraints can lead towards an optimal period for both plant flowering and insects emergence (McEwen & Vamosi 2010). In the Mediterranean context, where the diversity of pollinators per species can be high (Bosch et al. 1997), the decrease of flower colour diversity with higher plant flowering synchrony also suggests a co-evolution in “communication” between plants and pollinators through specific flower colours. It contrasts with higher dispersion of floral colour found in co-flowering species in other contexts (McEwen & Vamosi 2010; Makino & Yokoyama 2015), but is in line with the effect of mowing on flower colour diversity observed by Binkenstein *et al.* (2013).

#### ***Flowering overlap depends on resource availability***

We found a decrease in community-level flowering overlap calculated using field data on North-oriented compared to East-oriented road slopes and a decrease in flowering overlap with increasing slope angle. There was also decreasing flowering overlap of strictly entomophilous species with increasing C/N ratio in the soil. Because slope orientation influences light availability and temperature (Auslander et al. 2003) and slope angle impacts water and nutrients availability in the soil (Bochet & Garcia-Fayos 2004), these results suggest some direct and indirect effects of resource availability on flowering phenology (Routhier & Lapointe 2002; Kudo et al. 2008; Bloor et al. 2010), probably, as previously discussed, through the influence of resource availability on resource use strategies.

#### ***Field monitoring vs. flora data***

Using flora data of species flowering phenology allowed detecting decreasing flowering overlap at community-level along the succession, but did not allow detecting the effect of mowing or other variables related with resource availability. This can reflect the fact that mowing alters not only communities' composition but also flowering phenology at intra-specific level. In fact, flora data did not account for the fact that some species could flower at different timing in subplots under different age and mowing conditions. In addition, species observed in vegetative form during vegetation relevés could sometimes remain in this vegetative form and not flower at all in some subplots, but flora data could not account for this strong effect. Finally, single vegetation relevé could not detect all species flowering along the year and that could only be observed thanks to phenological relevés. As a consequence, flowering overlap was not different from random expectations all along the succession for unmown communities based on flora data, which masked the actual flowering

synchrony observed with field data at earliest stages. Therefore, compared to conclusions based on field data variation, results obtained with flora data show less detection of actual flowering patterns, and highlight the need to get field data to assess the actual functional structure of communities, in order to properly assess community dynamics and its drivers at a local scale. It echoes the recent claim that retrieving data from large-scale databases may not be sufficient to address the fine-scale drivers of functional composition in communities (Cordlandwehr et al. 2013).

### **Conclusion**

Changing flowering overlap within communities along the succession and in response to mowing depends on both biotic and abiotic drivers, and reflects the link between vegetative and reproductive strategies. At the beginning of the succession, high dependence of acquisitive plants on favorable conditions for vegetative growth limits the period for reproduction and results in higher flowering synchrony. In addition, flowering synchrony can promote facilitation for pollinators' attraction by enhanced signal at community-level with decreasing flower color diversity (yellow dominated flowering signal). At later successional stages, random assembly of community regarding flowering overlap reflects relaxation of constraints impeding flowering synchrony in earlier stages, which allow more opportunities to flower less synchronously for conservative plants. Finally, this study shows that reproductive strategy is an important driver of community assembly and that recurrent disturbance by mowing affects this strategy, plausibly indirectly through the impact of mowing on resource-use strategy. These conclusions can however only be revealed using field monitoring data, because flora data lacks a part of the actual flowering structure of communities at finest scale.

### **References**

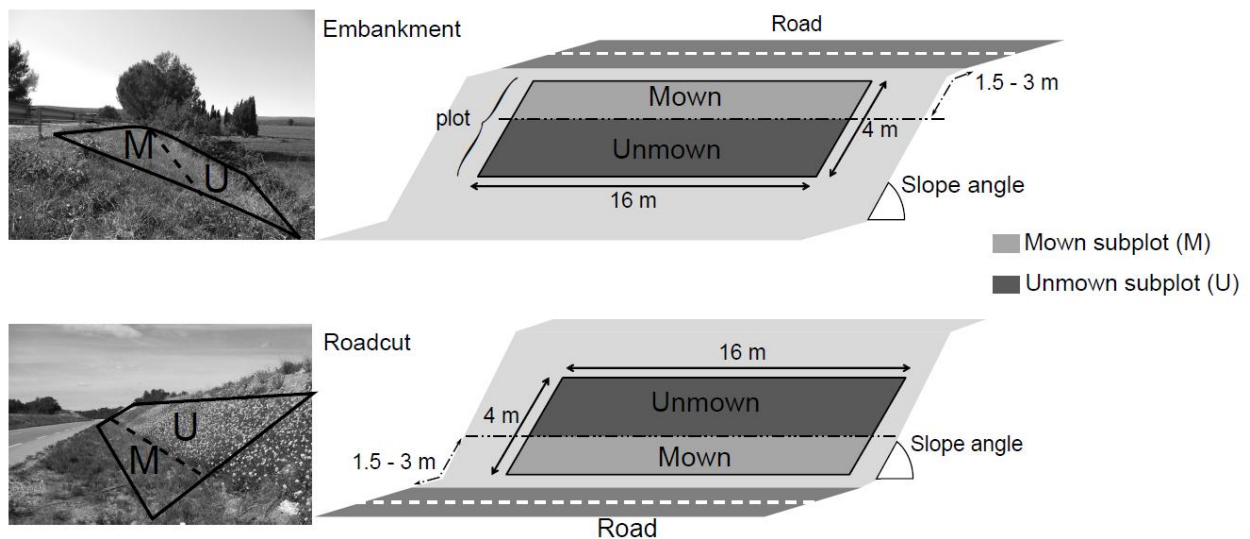
- Ashman, T.-L. & Arceo-Gómez, G. (2013) Toward a predictive understanding of the fitness costs of heterospecific pollen receipt and its importance in co-flowering communities. *American Journal of Botany*, **100**, 1061–1070.
- Auslander, M., Nevo, E. & Inbar, M. (2003) The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments*, **55**, 405–416.
- Binkenstein, J., Renoult, J.P. & Schaefer, H.M. (2013) Increasing land-use intensity decreases floral colour diversity of plant communities in temperate grasslands. *Oecologia*, **173**, 461–71.
- Bloor, J.M.G., Pichon, P., Falcimagne, R., Leadley, P. & Soussana, J.F. (2010) Effects of warming, summer drought, and CO<sub>2</sub> enrichment on aboveground biomass production, flowering phenology, and community structure in an upland grassland ecosystem. *Ecosystems*, **13**, 888–900.
- Bochet, E. & Garcia-Fayos, P. (2004) Factors Controlling Vegetation Establishment and Water Erosion on Motorway Slopes in Valencia, Spain. *Restoration Ecology*, **12**, 166–174.
- Bolmgren, K. & Cowan, P.D. (2008) Time-size tradeoffs: a phylogenetic comparative study of flowering time, plant height and seed mass in a north-temperate flora. *Oikos*, **117**, 424–429.
- Bolmgren, K., Eriksson, O. & Linder, H.P. (2011) Contrasting flowering phenology and species richness in abiotically and biotically pollinated angiosperms. *Evolution*, **57**, 2001–2011.
- Bosch, J., Retana, J. & Cerda, X. (1997) Flowering phenology, floral traits and pollinators composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, **109**, 583–591.
- Botes, C., Johnson, S.D. & Cowling, R.M. (2008) Coexistence of succulent tree aloes: partitioning of bird pollinators by floral traits and flowering phenology, 875–882.
- Brody, A.K. (1997) Effects of pollinators, herbivores, and seed predators on flowering phenology. *Ecology*, **78**, 1624–1631.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. book, Springer Science & Business Media.
- Catorci, A., Cesaretti, S., Gatti, R. & Tardella, F.M. (2012) Trait-related flowering patterns in submediterranean mountain meadows. *Plant Ecology*, 1–14.
- Catorci, A., Ottaviani, G. & Cesaretti, S. (2011) Functional and coenological changes under different long-term management conditions in Apennine meadows (central Italy). *Phytocoenologia*, **41**, 45–58.
- Cook, B.I., Wolkovich, E.M. & Parmesan, C. (2012) Divergent responses to spring and winter warming drive

- community level flowering trends. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 9000–9005.
- Corbet, S.A. (1995) Insects, plants and succession: Advantages of long-term set-aside. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **53**, 201–217.
- Cordlandwehr, V., Meredith, R.L., Ozinga, W.A., Bekker, R.M., Groenendael, J.M. van & Bakker, J.P. (2013) Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology*, **101**, 662–670.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M. & Towne, E.G. (2012a) The roles of shifting and filtering in generating community-level flowering phenology. *Ecography*, **35**, 1033–1038.
- Craine, J.M., Wolkovich, E.M., Towne, E.G. & Kembel, S.W. (2012b) Flowering phenology as a functional trait in a tallgrass prairie. *The New phytologist*, **193**, 673–82.
- Dante, S.K., Schamp, B.S. & Aarssen, L.W. (2013) Evidence of deterministic assembly according to flowering time in an old-field plant community. *Functional Ecology*, **27**, 555–564.
- Denslow, J.S. (1980) Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, **46**, 18–21.
- Elzinga, J.A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A.E. & Bernasconi, G. (2007) Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in ecology & evolution*, **22**, 432–439.
- Fenner, M. (1998) The phenology of growth and reproduction in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **1**, 78–91.
- Fleming, T.H. & Partridge, B.L. (1984) On the analysis of phenological overlap. *Oecologia*, **62**, 344–350.
- Galen, C. & Gregory, T. (1989) Interspecific pollen transfer as a mechanism of competition: consequences of foreign pollen contamination for seed set in the alpine wildflower *Polemonium viscosum*. *Oecologia*, **81**, 120–123.
- Godoy, O., Richardson, D.M., Valladares, F. & Castro-Díez, P. (2009) Flowering phenology of invasive alien plant species compared with native species in three Mediterranean-type ecosystems. *Annals of botany*, **103**, 485–94.
- Gomez Sal, A., Miguel, J.M. De, Casado, M.A. & Pineda, F.D. (1986) Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. *Vegetatio*, **67**, 33–44.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American naturalist*, **111**, 1169–1194.
- Huggett, R.J. (1998) Soil chronosequences, soil development, and soil evolution: a critical review. *Catena*, **32**, 155–172.
- 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.
- Klimešová, J., Latzel, V., Bello, F. de & Groenendael, J.M. van. (2008) Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits. *Preslia*, **80**, 245–253.
- Kochmer, J.P. & Handel, S.N. (1986) Constraints and Competition in the Evolution of Flowering Phenology. *Ecological Monographs*, **56**, 303–325.
- Kotowski, W., Jabłońska, E. & Bartoszek, H. (2013) Conservation management in fens: Do large tracked mowers impact functional plant diversity? *Biological Conservation*, **167**, 292–297.
- Kudo, G., Ida, T.Y. & Tani, T. (2008) Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology*, **89**, 321–331.
- Louault, F., Pillar, V., Aufrère, J., Garnier, E. & Soussana, J.-F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 151–160.
- Makino, T.T. & Yokoyama, J. (2015) Nonrandom Composition of Flower Colors in a Plant Community: Mutually Different Co-Flowering Natives and Disturbance by Aliens. *Plos One*, **10**, e0143443.
- Mason, N.W.H., Bello, F. De, Doležal, J. & Lepš, J. (2011) Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, **99**, 788–796.
- McEwen, J.R. & Vamosi, J.C. (2010) Floral colour versus phylogeny in structuring subalpine flowering communities. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **277**, 2957–65.
- Navas, M.L., Roumet, C., Bellmann, a., Laurent, G. & Garnier, E. (2010) Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, **12**, 183–196.
- Park, I.W. (2014) Impacts of differing community composition on flowering phenology throughout warm temperate, cool temperate and xeric environments. *Global Ecology and Biogeography*, n/a-n/a.
- Pellissier, L., Alvarez, N. & Guisan, A. (2012) Pollinators as drivers of plant distribution and assemblage into communities. In *Evolution of Plant–Pollinator Relationships*. Cambridge University Press, pp. 392–413.
- Pierce, S., Vagge, I., Brusa, G. & Cerabolini, B.E.L. (2014) The intimacy between sexual traits and Grime's CSR strategies for orchids coexisting in semi-natural calcareous grassland at the Olive Lawn. *Plant Ecology*, **215**, 1–11.
- Pleasants, J.M. (1980) Competition for Bumblebee Pollinators in Rocky Mountain Plant Communities.

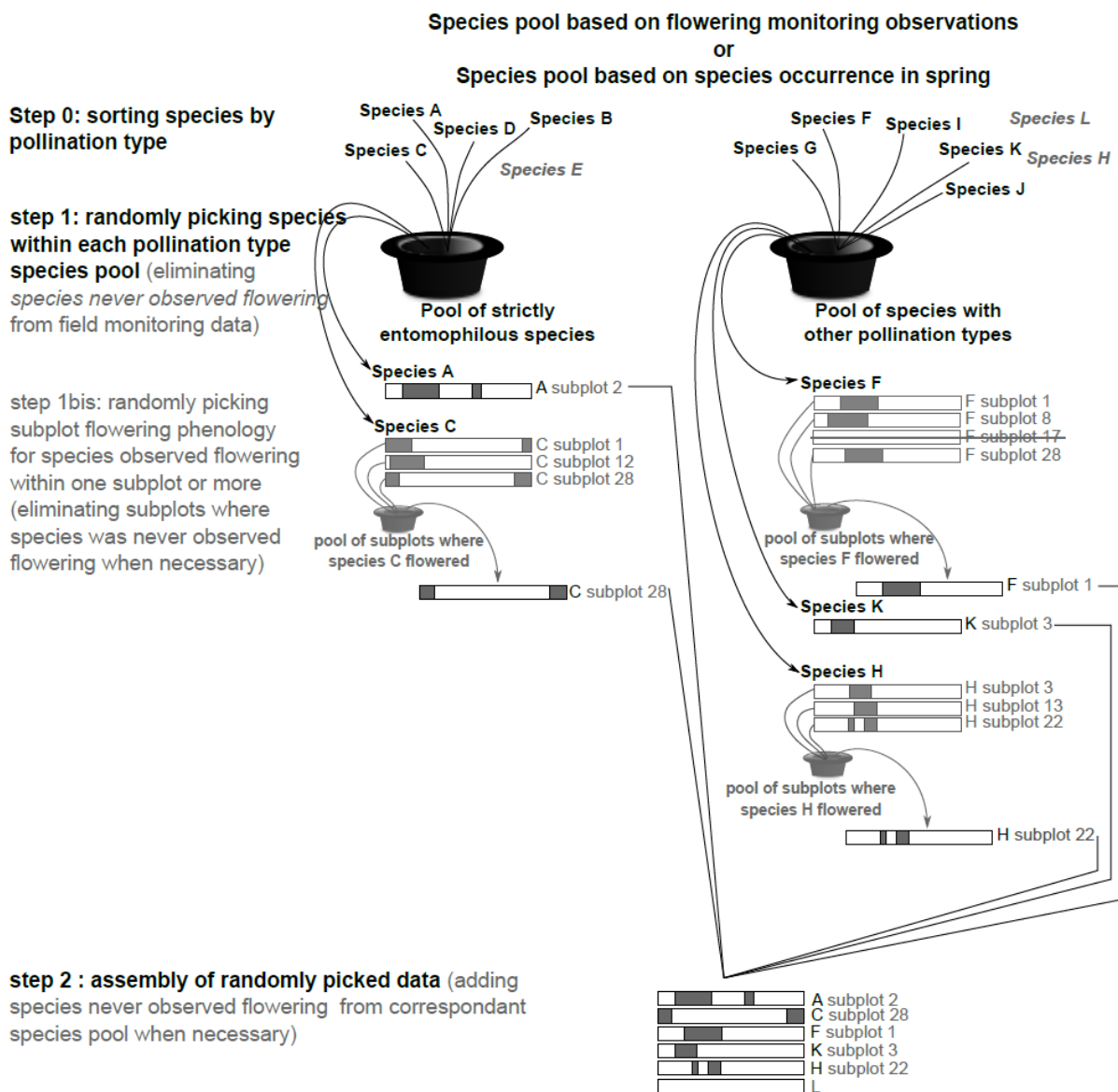
*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

- Ecology*, **61**, 1446–1459.
- Post, E.S., Pedersen, C., Wilmers, C.C. & Forchhammer, M.C. (2008) Phenological sequences reveal aggregate life history response to climatic warming. *Ecology*, **89**, 363–370.
- R Core Team. (2015) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Rameau, J., Mansion, D., Dumé, G. & Gauberville, C. (2008) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 3: Région méditerranéenne*. Paris.
- Rameau, J.C., Mansion, D., Dumé, G., Timbal, J., Lecointe, A., Dupont, P., et al. (2003) *Flore forestière française. Guide écologique illustré. Tome 1: Plaines et collines. Institut pour le développement forestier, Paris*. article, Paris.
- Rathcke, B. & Lacey, E.P. (1985) Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology & Systematics*, **16**, 179–214.
- Reich, P.B. (2014) The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, **102**, 275–301.
- Routhier, M.C. & Lapointe, L. (2002) Impact of tree leaf phenology on growth rates and reproduction in the spring flowering species *Trillium erectum* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, **89**, 500–505.
- Sargent, R.D. & Ackerly, D.D. (2008) Plant-pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in ecology & evolution*, **23**, 123–30.
- Sherry, R.A., Zhou, X., Gu, S., Iii, J.A.A., Schimel, D.S., Verburg, P.S., et al. (2007) Divergence of reproductive phenology under climate warming.
- Stammel, B., Kiehl, K. & Pfadenhauer, J. (2003) Alternative management on fens: Response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science*, **6**, 245–254.
- Tison, J.-M., Jauzein, P., Michaud, H. & Michaud, H. (2014) *Flore de la France méditerranéenne continentale*. book, Naturalia publications - Turriers, France.
- Wolkovich, E.M. & Cleland, E.E. (2011) The phenology of plant invasions: a community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 287–294.
- Wolkovich, E.M., Cook, B.I. & Davies, T.J. (2014) Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: Building predictions across space, time and species diversity. *New Phytologist*, **201**, 1156–1162.
- Wright, S.J. & Calderon, O. (1995) Phylogenetic patterns among tropical flowering phenologies. *Journal of Ecology*.

**Electronic appendices for online publication only**



**Appendix S21. Embankment and roadcut structure.**



**Appendix S2. Null model design.** Steps in grey are not applicable using flora data because there is only one data per species and this data is never blank/empty.

$$Overlap_k = \sum_j^R \left\{ \left( \sum_w \sum_r S_{wr} \right) / w / Rt \right\} / R$$



**Appendix S3. Deviation from null values of the flowering overlap (all species), based on field data.**

Age class and mowing regime	Mean flowering overlap observed (obs)	P (obs ≠ null expectation)	
0-10 mown	0.274	< 10 <sup>-3</sup>	***
0-10 unmown	0.293	< 10 <sup>-3</sup>	***
11-20 mown	0.267	< 10 <sup>-3</sup>	***
11-20 unmown	0.278	< 10 <sup>-3</sup>	***
21-30 mown	0.237	< 10 <sup>-3</sup>	***
21-30 unmown	0.191	0.001	**
31-40 mown	0.255	< 10 <sup>-3</sup>	***
31-40 unmown	0.207	0.07	NS
>40 mown	0.215	0.15	NS
>40 unmown	0.178	0.96	NS

**Appendix S4. Deviation from null values of the flowering overlap (all species), based on flora data.**

Age class and mowing regime	Mean flowering overlap <sub>flora</sub> observed (obs)	P (obs ≠ null expectation)	
0-10 mown	0.622	0.02	*
0-10 unmown	0.583	0.19	NS
11-20 mown	0.595	0.01	*
11-20 unmown	0.577	0.06	NS
21-30 mown	0.602	0.005	**
21-30 unmown	0.559	0.26	NS
31-40 mown	0.554	0.42	NS
31-40 unmown	0.567	0.31	NS
>40 mown	0.554	0.45	NS
>40 unmown	0.450	0.12	NS

**Annexe 1. LISTE TOTALE DES ESPECES RECENSEES SUR L'ENSEMBLE DES  
TALUS**

Cette liste présente l'ensemble des espèces identifiées sur les talus (référentiel taxonomique : TAXREF 8).

Gargominy, O. et al., 2014. TAXREF v8.0, référentiel taxonomique pour la France : méthodologie, mise en oeuvre et diffusion, Paris.

<b>Espèce</b>	<b>Famille</b>
<i>Acer monspessulanum</i> L., 1753	Sapindaceae
<i>Achillea millefolium</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Aegilops cylindrica</i> Host, 1802	Poaceae
<i>Aegilops geniculata</i> Roth, 1797	Poaceae
<i>Aegilops neglecta</i> Req. ex Bertol., 1835	Poaceae
<i>Agrimonia eupatoria</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Agrostis capillaris</i> L., 1753	Poaceae
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle, 1916	Simaroubaceae
<i>Ajuga chamaepitys</i> (L.) Schreb., 1773	Lamiaceae
<i>Ajuga iva</i> (L.) Schreb., 1773	Lamiaceae
<i>Althaea cannabina</i> L., 1753	Malvaceae
<i>Alyssum alyssoides</i> (L.) L., 1759	Brassicaceae
<i>Anacamptis pyramidalis</i> (L.) Rich., 1817	Orchidaceae
<i>Anisantha madritensis</i> (L.) Nevski, 1934	Poaceae
<i>Anisantha rubens</i> (L.) Nevski, 1934	Poaceae
<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski, 1934	Poaceae
<i>Antirrhinum majus</i> L., 1753	Plantaginaceae
<i>Anthriscus caucalis</i> M.Bieb., 1808	Apiaceae
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i> L., 1753	Asparagaceae
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L., 1753	Caryophyllaceae
<i>Argyrolobium zanonii</i> (Turra) P.W.Ball, 1968	Fabaceae
<i>Aristolochia rotunda</i> L., 1753	Aristolochiaceae
<i>Asparagus acutifolius</i> L., 1753	Asparagaceae
<i>Asperula cynanchica</i> L., 1753	Rubiaceae
<i>Asphodelus cerasiferus</i> J.Gay, 1857	Xanthorrhoeaceae
<i>Avena barbata</i> Pott ex Link, 1799	Poaceae
<i>Bellis perennis</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Biscutella laevigata</i> L., 1771	Brassicaceae
<i>Bituminaria bituminosa</i> (L.) C.H.Stirt., 1981	Fabaceae
<i>Blackstonia perfoliata</i> (L.) Huds., 1762	Gentianaceae
<i>Bothriochloa barbinodis</i> (Lag.) Herter, 1940	Poaceae
<i>Bothriochloa ischaemum</i> (L.) Keng, 1936	Poaceae
<i>Brachypodium distachyon</i> (L.) P.Beauv., 1812	Poaceae
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.) Roem. & Schult., 1817	Poaceae
<i>Brachypodium retusum</i> (Pers.) P.Beauv., 1812	Poaceae
<i>Bromopsis erecta</i> (Huds.) Fourr., 1869	Poaceae
<i>Bromus hordeaceus</i> L. subsp. hordeaceus	Poaceae
<i>Bromus racemosus</i> L., 1762	Poaceae
<i>Bromus secalinus</i> L., 1753	Poaceae
<i>Bupleurum rigidum</i> L., 1753	Apiaceae

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

---

<i>Buxus sempervirens</i> L., 1753	Buxaceae
<i>Calendula arvensis</i> L., 1763	Asteraceae
<i>Campanula erinus</i> L., 1753	Campanulaceae
<i>Campanula rapunculoides</i> L., 1753	Campanulaceae
<i>Carduus tenuiflorus</i> Curtis, 1793	Asteraceae
<i>Carex flacca</i> Schreb., 1771	Cyperaceae
<i>Carex halleriana</i> Asso, 1779	Cyperaceae
<i>Catapodium rigidum</i> (L.) C.E.Hubb., 1953	Poaceae
<i>Centaurea paniculata</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Centaurea pectinata</i> L., 1763	Asteraceae
<i>Centranthus calcitrapae</i> (L.) Dufr., 1811	Caprifoliaceae
<i>Cephalaria leucantha</i> (L.) Schrad. ex Roem. & Schult., 1818	Caprifoliaceae
<i>Cercis siliquastrum</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Cichorium intybus</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Cirsium vulgare</i> (Savi) Ten., 1838	Asteraceae
<i>Cistus monspeliensis</i> L., 1753	Cistaceae
<i>Clematis flammula</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Clematis vitalba</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Clinopodium nepeta</i> (L.) Kuntze, 1891	Lamiaceae
<i>Convolvulus arvensis</i> L., 1753	Convolvulaceae
<i>Convolvulus cantabrica</i> L., 1753	Convolvulaceae
<i>Coriaria myrtifolia</i> L., 1753	Coriariaceae
<i>Coris monspeliensis</i> L., 1753	Primulaceae
<i>Cornus sanguinea</i> L., 1753	Cornaceae
<i>Coronilla glauca</i> L., 1755	Fabaceae
<i>Coronilla minima</i> L., 1756	Fabaceae
<i>Coronilla scorpioides</i> (L.) W.D.J.Koch, 1837	Fabaceae
<i>Cota altissima</i> (L.) J.Gay ex Guss., 1844	Asteraceae
<i>Crepis bursifolia</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Crepis foetida</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Crepis nicaeensis</i> Balb., 1807	Asteraceae
<i>Crepis pulchra</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Crepis sancta</i> (L.) Bornm., 1913	Asteraceae
<i>Crepis vesicaria</i> subsp. <i>taraxacifolia</i> (Thuill.) Thell. ex Schinz & R.Keller, 1914	Asteraceae
<i>Crupina vulgaris</i> Cass., 1817	Asteraceae
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers., 1805	Poaceae
<i>Dactylis glomerata</i> L., 1753	Poaceae
<i>Daucus carota</i> L., 1753	Apiaceae
<i>Dianthus hyssopifolius</i> L., 1755	Caryophyllaceae
<i>Dianthus longicaulis</i> Ten., 1819	Caryophyllaceae
<i>Diplotaxis eruroides</i> (L.) DC., 1821	Brassicaceae
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> (L.) DC., 1821	Brassicaceae
<i>Dipsacus fullonum</i> L., 1753	Caprifoliaceae
<i>Dittrichia viscosa</i> (L.) Greuter, 1973	Asteraceae
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop., 1772	Fabaceae
<i>Draba verna</i> L., 1753	Brassicaceae
<i>Echinaria capitata</i> (L.) Desf., 1799	Poaceae
<i>Echinops ritro</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Echium vulgare</i> L., 1753	Boraginaceae
<i>Elytrigia campestris</i> (Godr. & Gren.) Kerguélen ex Carreras, 1986	Poaceae
<i>Erigeron annuus</i> (L.) Desf., 1804	Asteraceae
<i>Erigeron sumatrensis</i> Retz., 1810	Asteraceae
<i>Erodium ciconium</i> (L.) LHér., 1789	Geraniaceae
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) LHér., 1789	Geraniaceae

---

---

<i>Erodium malacoides</i> (L.) LHér., 1789	Geraniaceae
<i>Ervum gracile</i> (Lois.) DC., 1813	Fabaceae
<i>Eryngium campestre</i> L., 1753	Apiaceae
<i>Euphorbia cyparissias</i> L., 1753	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia falcata</i> L., 1753	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia exigua</i> L., 1753	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia helioscopia</i> L., 1753	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia nicaeensis</i> All., 1785	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia serrata</i> L., 1753	Euphorbiaceae
<i>Festuca ovina</i> L., 1753	Poaceae
<i>Festuca rubra</i> L., 1753	Poaceae
<i>Ficaria verna</i> Huds., 1762	Ranunculaceae
<i>Filago pyramidata</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Foeniculum vulgare</i> Mill., 1768	Apiaceae
<i>Fraxinus angustifolia</i> Vahl, 1804	Oleaceae
<i>Fumana ericifolia</i> Wallr., 1840	Cistaceae
<i>Fumana thymifolia</i> (L.) Spach ex Webb, 1838	Cistaceae
<i>Galactites tomentosus</i> Moench, 1794	Asteraceae
<i>Galium album</i> Mill., 1768	Rubiaceae
<i>Galium aparine</i> L., 1753	Rubiaceae
<i>Galium mollugo</i> L., 1753	Rubiaceae
<i>Galium mollugo subsp. erectum</i> Syme, 1865	Rubiaceae
<i>Galium parisiense</i> L., 1753	Rubiaceae
<i>Genista scorpius</i> (L.) DC., 1805	Fabaceae
<i>Geranium columbinum</i> L., 1753	Geraniaceae
<i>Geranium dissectum</i> L., 1755	Geraniaceae
<i>Geranium molle</i> L., 1753	Geraniaceae
<i>Geranium robertianum</i> L., 1753	Geraniaceae
<i>Gladiolus italicus</i> Mill., 1768	Iridaceae
<i>Hedera helix</i> L., 1753	Araliaceae
<i>Helianthemum apenninum</i> (L.) Mill., 1768	Cistaceae
<i>Helianthemum hirtum</i> (L.) Mill., 1768	Cistaceae
<i>Helianthemum salicifolium</i> (L.) Mill., 1768	Cistaceae
<i>Helichrysum italicum</i> (Roth) G.Don, 1830	Asteraceae
<i>Helleborus foetidus</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Helminthotheca echioides</i> (L.) Holub, 1973	Asteraceae
<i>Himantoglossum hircinum</i> (L.) Spreng., 1826	Orchidaceae
<i>Himantoglossum robertianum</i> (Loisel.) P.Delforge, 1999	Orchidaceae
<i>Hippocrepis comosa</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Hordeum murinum</i> L., 1753	Poaceae
<i>Hypericum perforatum</i> L., 1753	Hypericaceae
<i>Hypochaeris maculata</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Hypochaeris radicata</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Jasminum fruticans</i> L., 1753	Oleaceae
<i>Juniperus oxycedrus</i> L., 1753	Cupressaceae
<i>Knautia integrifolia</i> (L.) Bertol., 1836	Caprifoliaceae
<i>Lactuca serriola</i> L., 1756	Asteraceae
<i>Lactuca viminea</i> (L.) J.Presl & C.Presl, 1819	Asteraceae
<i>Lamium amplexicaule</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Lamium purpureum</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Lathyrus annuus</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Lathyrus aphaca</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Lathyrus cicera</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Lavandula latifolia</i> Medik., 1784	Lamiaceae

---

---

<i>Leontodon tuberosus</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Lepidium draba</i> L., 1753	Brassicaceae
<i>Limodorum abortivum</i> (L.) Sw., 1799	Orchidaceae
<i>Linaria simplex</i> (Willd.) DC., 1805	Plantaginaceae
<i>Linum perenne</i> L.	Linaceae
<i>Linum strictum</i> L., 1753	Linaceae
<i>Lithodora fruticosa</i> (L.) Griseb., 1844	Boraginaceae
<i>Lolium perenne</i> L., 1753	Poaceae
<i>Lonicera etrusca</i> Santi, 1795	Caprifoliaceae
<i>Lonicera periclymenum</i> L., 1753	Caprifoliaceae
<i>Lotus corniculatus</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Lysimachia foemina</i> (Mill.) U.Manns & Anderb., 2009	Primulaceae
<i>Malva sylvestris</i> L., 1753	Malvaceae
<i>Medicago lupulina</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Medicago minima</i> (L.) L., 1754	Fabaceae
<i>Medicago monspeliaca</i> (L.) Trautv., 1841	Fabaceae
<i>Medicago orbicularis</i> (L.) Bartal., 1776	Fabaceae
<i>Medicago polymorpha</i> var. <i>denticulata</i> (Willd.) Kerguélen, 1993	Fabaceae
<i>Medicago praecox</i> DC., 1813	Fabaceae
<i>Medicago sativa</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Melica ciliata</i> L., 1753	Poaceae
<i>Melilotus albus</i> Medik., 1787	Fabaceae
<i>Melilotus neapolitanus</i> Ten., 1815	Fabaceae
<i>Melilotus spicatus</i> (Sm.) Breistr., 1956	Fabaceae
<i>Minuartia hybrida</i> subsp. <i>tenuifolia</i> (L.) Kerguélen, 1993	Caryophyllaceae
<i>Muscari comosum</i> (L.) Mill., 1768	Asparagaceae
<i>Muscari neglectum</i> Guss. ex Ten., 1842	Asparagaceae
<i>Myosotis ramosissima</i> Rochel, 1814	Boraginaceae
<i>Nigella damascena</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Oloptum miliaceum</i> (L.) Röser & Hamasha, 2012	Poaceae
<i>Onobrychis viciifolia</i> Scop., 1772	Fabaceae
<i>Ononis minutissima</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Ophrys apifera</i> Huds., 1762	Orchidaceae
<i>Ophrys aranifera</i> Huds., 1778	Orchidaceae
<i>Ophrys lutea</i> Cav., 1793	Orchidaceae
<i>Ophrys virescens</i> Philippe, 1859	Orchidaceae
<i>Orchis anthropophora</i> (L.) All., 1785	Orchidaceae
<i>Orchis purpurea</i> Huds., 1762	Orchidaceae
<i>Ornithogalum umbellatum</i> L., 1953	Asparagaceae
<i>Orobanche minor</i> Sm., 1797	Orobanchaceae
<i>Osyris alba</i> L., 1753	Santalaceae
<i>Pallenis spinosa</i> (L.) Cass., 1825	Asteraceae
<i>Papaver rhoeas</i> L., 1753	Papaveraceae
<i>Parapholis incurva</i> (L.) C.E.Hubb., 1946	Poaceae
<i>Petrorhagia prolifera</i> (L.) P.W.Ball & Heywood, 1964	Caryophyllaceae
<i>Phillyrea angustifolia</i> L., 1753	Oleaceae
<i>Phillyrea latifolia</i> L., 1753	Oleaceae
<i>Phleum phleoides</i> (L.) H.Karst., 1880	Poaceae
<i>Picris hieracioides</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Pilosella officinarum</i> Vaill., 1754	Asteraceae
<i>Pinus halepensis</i> Mill., 1768	Pinaceae
<i>Pistacia lentiscus</i> L., 1753	Anacardiaceae
<i>Pistacia terebinthus</i> L., 1753	Anacardiaceae
<i>Plantago coronopus</i> L., 1753	Plantaginaceae

---

---

<i>Plantago lanceolata</i> L., 1753	Plantaginaceae
<i>Poa bulbosa</i> L., 1753	Poaceae
<i>Poa compressa</i> L., 1753	Poaceae
<i>Poa pratensis</i> L., 1753	Poaceae
<i>Podospermum laciniatum</i> (L.) DC., 1805	Asteraceae
<i>Populus alba</i> L., 1753	Salicaceae
<i>Populus nigra</i> L., 1753	Salicaceae
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) Beck ex Fritsch, 1897	Rosaceae
<i>Potentilla reptans</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Potentilla verna</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Poterium verrucosum</i> Link ex G.Don, 1832	Rosaceae
<i>Prunus spinosa</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Pyrus spinosa</i> Forssk., 1775	Rosaceae
<i>Quercus coccifera</i> L., 1753	Fagaceae
<i>Quercus ilex</i> L., 1753	Fagaceae
<i>Quercus pubescens</i> Willd., 1805	Fagaceae
<i>Ranunculus acris</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Ranunculus bulbosus</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Ranunculus monspeliacus</i> L., 1753	Ranunculaceae
<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All., 1785	Brassicaceae
<i>Reichardia picroides</i> (L.) Roth, 1787	Asteraceae
<i>Reseda phyteuma</i> L., 1753	Resedaceae
<i>Rhamnus alaternus</i> L., 1753	Rhamnaceae
<i>Rhamnus saxatilis</i> subsp. <i>infectoria</i> (L.) P.Fourn., 1936	Rhamnaceae
<i>Rosa canina</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Rosa sempervirens</i> L., 1953	Rosaceae
<i>Rosmarinus officinalis</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev, 1971	Poaceae
<i>Rubia peregrina</i> L., 1753	Rubiaceae
<i>Rubus caesius</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Rubus fruticosus</i> L., 1753	Rosaceae
<i>Rumex acetosa</i> L., 1753	Polygonaceae
<i>Rumex intermedius</i> DC., 1815	Polygonaceae
<i>Rumex obtusifolius</i> L., 1753	Polygonaceae
<i>Ruscus aculeatus</i> L., 1753	Asparagaceae
<i>Ruta angustifolia</i> Pers., 1805	Rutaceae
<i>Satureja montana</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Scabiosa atropurpurea</i> L., 1753	Caprifoliaceae
<i>Scandix pecten-veneris</i> L., 1753	Apiaceae
<i>Sedum acre</i> L., 1753	Crassulaceae
<i>Sedum sediforme</i> (Jacq.) Pau, 1909	Crassulaceae
<i>Senecio vulgaris</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Sherardia arvensis</i> L., 1753	Rubiaceae
<i>Sideritis hyssopifolia</i> L. Sennen & Pau ex Sennen	Lamiaceae
<i>Sideritis romana</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Silene italica</i> (L.) Pers., 1805	Caryophyllaceae
<i>Silene latifolia</i> Poir., 1789	Caryophyllaceae
<i>Silene nocturna</i> L., 1753	Caryophyllaceae
<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke, 1869	Caryophyllaceae
<i>Smilax aspera</i> L., 1753	Smilacaceae
<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill, 1769	Asteraceae
<i>Sonchus oleraceus</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Spartium junceum</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Staehelina dubia</i> L., 1753	Asteraceae

---

*Succession écologique et influence de la fauche dans des communautés végétales de talus routiers en région méditerranéenne française*

---

<i>Taraxacum officinale</i> F.H.Wigg., 1780	Asteraceae
<i>Teucrium chamaedrys</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Thesium humifusum</i> DC., 1815	Santalaceae
<i>Thymus vulgaris</i> L., 1753	Lamiaceae
<i>Tordylium apulum</i> L., 1753	Apiaceae
<i>Tordylium maximum</i> L., 1753	Apiaceae
<i>Torilis arvensis</i> (Huds.) Link, 1821	Apiaceae
<i>Torilis nodosa</i> (L.) Gaertn., 1788	Apiaceae
<i>Tragopogon porrifolius</i> L., 1753	Asteraceae
<i>Trifolium arvense</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Trifolium bocconei</i> var. <i>tenuifolium</i> (Ten.) Griseb., 1843	Fabaceae
<i>Trifolium campestre</i> Schreb. 1804	Fabaceae
<i>Trifolium scabrum</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Trifolium stellatum</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Tyrimnus leucographus</i> (L.) Cass., 1826	Asteraceae
<i>Ulmus glabra</i> Huds., 1762	Ulmaceae
<i>Ulmus minor</i> Mill., 1768	Ulmaceae
<i>Urospermum dalechampii</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt, 1795	Asteraceae
<i>Urospermum picroides</i> (L.) Scop. ex F.W.Schmidt, 1795	Asteraceae
<i>Valerianella locusta</i> (L.) Laterr., 1821	Caprifoliaceae
<i>Verbascum densiflorum</i> Bertol., 1810	Scrophulariaceae
<i>Verbascum sinuatum</i> L., 1753	Scrophulariaceae
<i>Verbena officinalis</i> L., 1753	Verbenaceae
<i>Veronica arvensis</i> L., 1753	Plantaginaceae
<i>Veronica cymbalaria</i> Bodard, 1798	Plantaginaceae
<i>Veronica hederifolia</i> L., 1753	Plantaginaceae
<i>Veronica persica</i> Poir., 1808	Plantaginaceae
<i>Viburnum tinus</i> L., 1753	Adoxaceae
<i>Vicia amphicarpa</i> L., 1763	Fabaceae
<i>Vicia hybrida</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Vicia pannonica</i> var. <i>purpurascens</i> (DC.) Ser., 1825	Fabaceae
<i>Vicia sativa</i> L., 1753	Fabaceae
<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>cordata</i> (Wulfen ex Hoppe) Batt., 1889	Fabaceae
<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>nigra</i> (L.) Ehrh., 1780	Fabaceae
<i>Viola odorata</i> L., 1753	Violaceae
<i>Vitis vinifera</i> L., 1753	Vitaceae
<i>Vulpia alopecuros</i> (Schousb.) Dumort., 1824	Poaceae
<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel., 1805	Poaceae

---

**Annexe 2. SERVICE D'AGREMENT PAYSAGER RENDU PAR LA VEGETATION  
DES TALUS ROUTIERS EN REGION MEDITERRANEENNE : ANALYSE  
EXPLORATOIRE.**

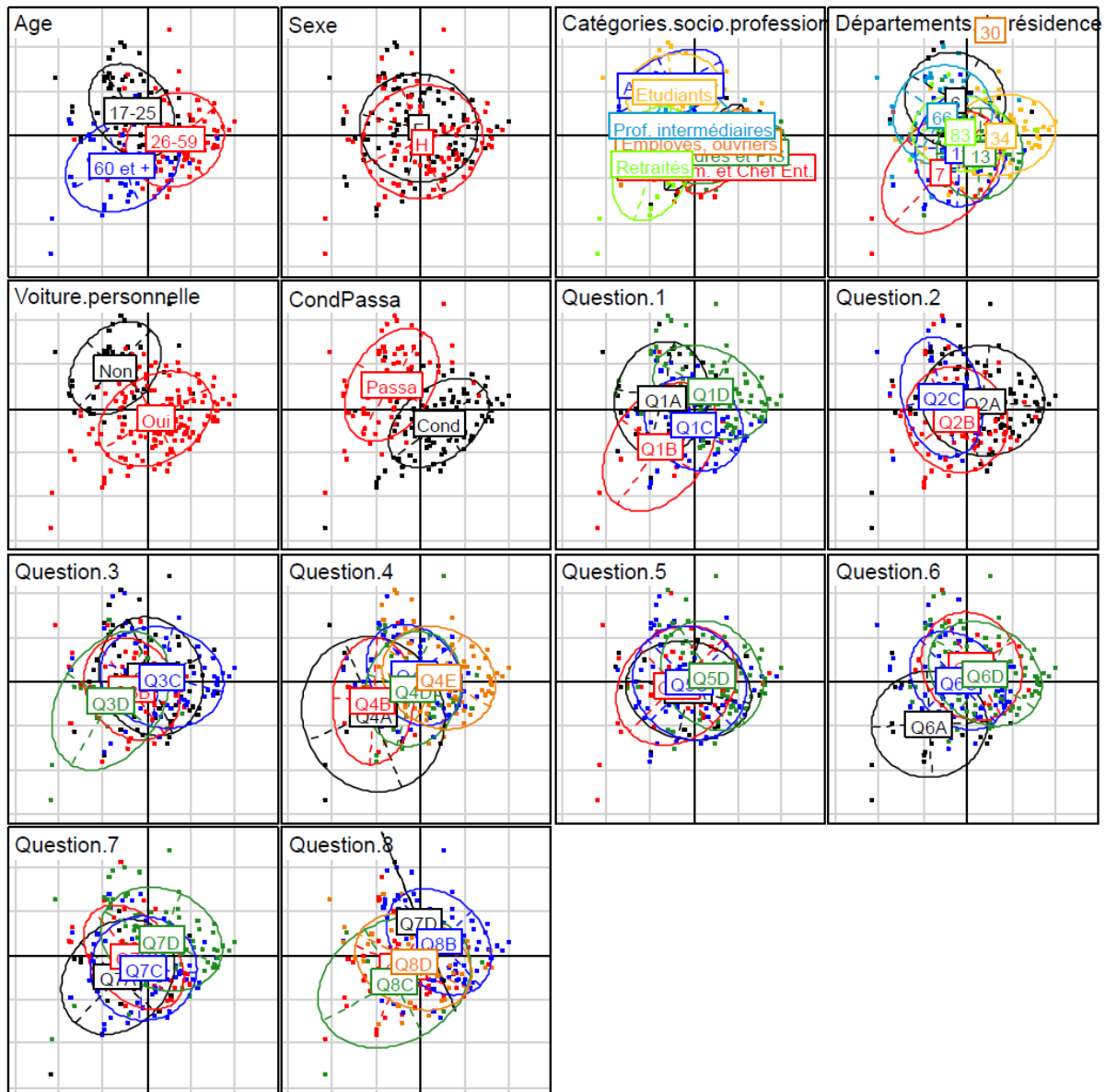
Cette annexe présente les résultats d'un sondage réalisé par Damien Palet, stagiaire recruté au sein du projet TAFER dans le cadre de son M1 à l'Université de Perpignan en 2014. Ce sondage avait pour objectif de déterminer les aspects visuels de la végétation des talus routier qui s'avéraient agréables aux usagers de la route en région méditerranéenne.

Les 182 personnes interrogées résidaient sur le pourtour méditerranéen (Alpes-Maritimes, Ardèche, Aude, Aveyron, Bouches-du-Rhône, Drôme, Gard, Hérault, Lozère, Pyrénées orientales, Tarn, Var) et étaient âgées de 17 ans et plus (67 de 17 à 25 ans, 73 de 26 à 59 ans et 42 âgées de 60 ans et plus). Il s'agissait de 91 femmes et 91 hommes, appartenant à des catégories socioprofessionnelles variées. Parmi ces personnes, 38 seulement n'étaient pas propriétaires d'une voiture personnelles et 69 se considéraient plutôt comme passager que conducteur.

Plusieurs séries de photographies de talus routiers, avec des variations entre photographies pour un ou plusieurs attributs visuels différents, étaient présentées aux personnes sondées, qui devaient indiquer la photographie qu'ils préféraient par série.

Une analyse des correspondances multiples a été réalisée sur l'ensemble des réponses afin de discerner des éventuelles tendances dans les réponses par rapport aux catégories de personnes (Figure 1). On observe un léger effet de la catégorie d'âge, de la catégorie socioprofessionnelle et du département de résidence et une influence notable de l'appartenance à la catégorie conducteur ou passager (en lien avec le fait de posséder une voiture personnelle ou non).





**Figure 1. Analyse des correspondances multiples du tableau de réponses au sondage concernant l'agrément paysager des talus routiers en région méditerranéenne française.**

Les photographies proposées par série représentaient les attributs présentés dans le tableau 1. Pour chaque série, un test du Chi2 a été réalisé afin d'évaluer si le nombre de fois où chaque photographie avait été choisie comme préférée était réparti de façon équitable par série ou non (test d'homogénéité).

**Tableau 1. Attributs représentés par chacune des photographies de chaque série.** Entre parenthèse, le nombre de fois où chaque photographie a été désignée comme préférée par série.

<p>Série 1 :</p> <p>A = absence totale de végétation, aménagement artificiel de blocs rocheux (26)</p> <p>B = absence de végétation, substrat terreux (13)</p> <p>C = végétation herbacée (65)</p> <p>D = végétation arborée (78)</p>	<p>Série 5 :</p> <p>A = fauche très intense, pente entièrement fauchée et décapée, arbres ratiboisés (18)</p> <p>B = fauche intense, pente entièrement fauchée (41)</p> <p>C = fauche partielle (bande adjacente à la route uniquement), herbacées et herbacées hautes (61)</p> <p>D = totalement non fauché, herbacées (62)</p>
<p>Série 2 :</p> <p>A = arboré buissonnant, gestion humaine faible (86)</p> <p>B = buissonnant, gestion humaine forte (76)</p> <p>C = herbacé (20)</p>	<p>Série 6 :</p> <p>A = absence de végétation, terreux (21)</p> <p>B = végétation naturelle, herbacées, non fleuri (14)</p> <p>C = végétation naturelle, fleuri monochrome (fleurs blanches) (69)</p> <p>D = végétation naturelle, herbacées, fleuri polychrome (fleurs jaunes, rouges, roses) (78)</p>
<p>Série 3 :</p> <p>A = buissons très fleuris (62)</p> <p>B = herbacées non fleuries (44)</p> <p>C = végétation arborée non fleuri (62)</p> <p>D = peu de végétation, non fleuri (14)</p>	<p>Série 7 :</p> <p>A = végétation herbacée sèche (fleurs fanées et feuilles sèches ou tombées) (15)</p> <p>B = végétation naturelle, herbacée, fleurie monochrome (fleurs blanches) (33)</p> <p>C = végétation artificielle, buissonnante, fleurie bicolore (fleurs blanches et roses) (59)</p> <p>D = végétation naturelle, herbacée, fleuri polychrome (fleurs jaunes, rouges, roses) (77)</p>
<p>Série 4 :</p> <p>A = environ 40% de sol nu terreux visible à 5m, herbacées et buissons (10)</p> <p>B = environ 10% de sol nu légèrement rocailleux visible à 5m, herbacées et buisson (6)</p> <p>C = absence totale de sol nu visible à 5m, mélange herbacées et buissons (58)</p> <p>D = environ 30% de sol nu terreux visible à 5m, herbacées et petits buissons (34)</p> <p>E = absence totale de sol nu visible à 5m, herbacées, buissons et arbres (74)</p>	<p>Série 8 :</p> <p>A = végétation artificielle, buissonnante, fleurie bicolore (fleurs blanches et roses) (54)</p> <p>B = végétation naturelle, herbacée, fleuri polychrome (fleurs jaunes, rouges, roses) (79)</p> <p>C = végétation naturelle, buissonnante, non fleurie, 50% de sol nu environ, substrat rocailleux de type éboulis (7)</p> <p>D = végétation artificielle, herbacée et buissonnante, non fleurie (42)</p>

Tous les tests du Chi2 effectués indiquent une distribution non uniforme des choix préférentiels par série ( $P < 0.001$  pour l'ensemble des tests).

Malgré la non indépendance des séries de photos en terme d'attributs représentés et de photographies utilisées, les résultats de ces tests suggèrent que les usagers de la route, préfèrent les talus avec un couvert plutôt arboré ou buissonnant, très verdoyants, avec peu de sol nu, faisant l'objet d'un fauchage partiel ou non fauchés et présentant une floraison massive et colorée.

Les talus formés de bloc rocheux ou présentant des éboulis semblent particulièrement dépréciés par les usagers de la route en région méditerranéenne française, qui préfèrent largement les bords de route végétalisés.

Il serait intéressant de confirmer ces tendances à l'aide d'un sondage sur un plus large échantillon de personnes et à l'aide de séries de photographies qui ne seraient pas susceptibles de présenter des effets confondants entre attributs.



