

# Végétation des dépendances vertes autoroutières : Influences d'un mode de gestion extensif et du milieu traversé

F. Meunier, C. Gauriat, C. Verheyden, P. Jouventin

▶ **To cite this version:**

F. Meunier, C. Gauriat, C. Verheyden, P. Jouventin. Végétation des dépendances vertes autoroutières : Influences d'un mode de gestion extensif et du milieu traversé. Revue d'Écologie, 1998, 53 (2), pp.97-121. hal-03529150

**HAL Id: hal-03529150**
**https://hal.science/hal-03529150**

Submitted on 17 Jan 2022

**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.

# VÉGÉTATION DES DÉPENDANCES VERTES AUTOROUTIÈRES : INFLUENCES D'UN MODE DE GESTION EXTENSIF ET DU MILIEU TRAVERSÉ

Francis MEUNIER, Christelle GAURIAT, Christophe VERHEYDEN & Pierre JOUVENTIN*

## INTRODUCTION

Le réseau autoroutier a connu un développement rapide au cours des dernières décennies dans les pays industrialisés ; en France, il est passé de 80 km en 1955 à plus de 8 000 km en 1996, et 2 500 km sont encore en projet (Burdeau, 1996). En plus de la perte d'habitats que représente toute construction, de nombreuses études ont démontré l'effet barrière des routes sur plusieurs groupes animaux (voir la revue de Bennett, 1991). Malgré l'enjeu pour la gestion des espaces et des espèces, la composition biologique et le fonctionnement écologique des dépendances vertes qui bordent la chaussée sont par contre très mal connus, ainsi que les relations avec les habitats environnants. Les dépendances vertes autoroutières, comme toute structure linéaire d'origine anthropique (haies, bords de routes) ou naturelle (rivières et végétation associée), sont des zones de transition où les variations spatiales de structure et fonction écologiques sont rapides relativement à l'ensemble du paysage (écotones au sens de Hansen *et al.*, 1992). Ces écotones sont des lieux privilégiés d'échanges entre les écosystèmes constitutifs des paysages (Burel, 1991) ; ils jouent un rôle essentiel dans la dynamique des écosystèmes et de la végétation (Burel & Baudry, 1995), et dans la conservation de la diversité biologique. Les développements récents de l'écologie du paysage se sont attachés à déterminer les relations entre structure du paysage et processus écologiques (Fahrig & Merriam, 1985 ; Barbault, 1995 ; Hansson *et al.*, 1995 ; Kareiva & Wennergren, 1995), et ont souligné le rôle des éléments linéaires dans les flux d'organismes (Lefeuvre & Barnaud, 1988 ; Wiens, 1992 ; Smith & Hellmund, 1993 ; Forman, 1995 ; Pickett & Cadenasso, 1995). Les emprises autoroutières constituent des milieux linéaires, relativement larges, et continus sur de très grandes distances, ce qui en fait des systèmes de grand intérêt par rapport à des linéaires plus étudiés comme les haies bocagères. Ces surfaces artificielles sont susceptibles de créer des connexions avec les autres réseaux existants (ripisylves, haies...) ou de (re)mettre en contact des écosystèmes auparavant isolés (Baudry & Merriam, 1988 ; Baudry *et al.*, 1995).

* Centre d'Etudes Biologiques de Chizé, CNRS - UPR 4701, 79360 Beauvoir sur Niort.

Dans le cas des bordures routières, plusieurs études ont relevé des effets contradictoires sur la biodiversité végétale, localement ou au niveau du paysage : perte d'espèces, banalisation, invasion par des espèces exotiques, ou au contraire valeur de l'habitat, diversification, voire même refuge dans des milieux fortement anthropisés (Froment & Joyce, 1986 ; Ullmann, 1987 ; Wilcox, 1989 ; Lewis, 1991 ; Young, 1994 ; Ullmann *et al.*, 1995). Les causes et mécanismes invoqués sont la pollution, la modification du microclimat, la fragmentation des habitats, l'effet corridor favorisant la dispersion. Pour les routes classiques à bordures étroites, quelques résultats concernant la structure de la végétation et les relations avec le milieu environnant sont connus (Ullmann & Heindl, 1989 ; Heindl & Ullmann, 1991 ; Ullmann *et al.*, 1995) : zonation en bandes parallèles à la chaussée, flore en général dominée par quelques espèces très abondantes, avec une diversité malgré tout assez importante résultant des microreliefs, des pentes, de la nature du sol et des perturbations diverses liées notamment à l'entretien, affinité souvent importante avec la flore régionale. Cette végétation subit aussi l'influence de diverses activités humaines : dispersion de diaspores lors de la construction ou transportées par les véhicules (Wace, 1977 ; Schmidt, 1989 ; Crawley & Brown, 1995), sels de déneigement (Isabelle *et al.*, 1987 ; Spencer & Port, 1988), fauchage et utilisation d'herbicides (Melman *et al.*, 1988 ; Parr & Way, 1988). Le cas des autoroutes est beaucoup moins documenté. Une synthèse récente sur le sujet (Baudry *et al.*, 1995) signalait même un besoin urgent de données de terrain.

Les dépendances vertes autoroutières du réseau français (couvrant plus de 160 $km^2$, soit 0,03 % du territoire) sont remarquables à divers titres. Elles sont relativement larges, 10 à 15 m de chaque côté en moyenne, souvent plus en talus, entre la chaussée et le grillage délimitant l'emprise. Ce dernier est destiné à limiter la fréquentation par la grande faune et à interdire le public, l'absence des deux pouvant être importante pour la dynamique de la végétation. Enfin, elles sont soumises à des aménagements paysagers. Sur le réseau étudié, la gestion est de type extensif, c'est-à-dire qu'elle vise à favoriser la recolonisation naturelle en réduisant les interventions humaines. La végétation y est fauchée normalement 2 fois par an, sur 2 à 4 m de large en bordure de chaussée, principalement pour des raisons techniques et de sécurité. Sur le reste de l'emprise, l'entretien consiste en une « aide à la végétation spontanée » (Coumoul & Chavaren, 1992) où les interventions sont limitées et localisées : si besoin, dégagement des fossés pour permettre l'écoulement de l'eau, élimination mécanique et chimique des gros ronciers pour éviter un blocage de la succession, recépage des genêts... L'utilisation d'herbicides est extrêmement réduite et se limite à quelques applications, essentiellement de glyphosate pour dégager des pieds de panneaux de signalisation, et de fosamine ammonium pour dévitaliser les souches (ronciers). Ce type d'entretien extensif (en cours depuis plus de 20 ans), se distingue de celui qui est le plus couramment pratiqué sur les autres routes et jusqu'à récemment sur autoroutes, et qui consiste à faucher sur toute la largeur de l'emprise, empêchant tout développement de végétation arborée ; il est donc à l'origine de l'organisation de surfaces nouvelles qui n'existent pas sur d'autres réseaux ou *in natura*, mais qui constituent encore des milieux jeunes lorsque l'autoroute est récente. Les dépendances vertes autoroutières assurent donc des fonctions techniques et esthétiques, avec des contraintes anthropiques très fortes (bouleversement lors de la construction, circulation importante et entretien par la suite) qui viennent éventuellement en contradiction avec la possibilité de leur conférer un rôle conservatoire (Way, 1977 ; Bennett, 1991 ; Baudry *et al.*, 1995).

Afin de répondre au besoin d'information concernant ces milieux, en particulier leur reconquête par la végétation « naturelle », nous avons tenté de réaliser un bilan des conséquences de la gestion extensive, sur une partie du réseau. Ce bilan est axé sur la végétation dont il s'attachera à connaître la richesse spécifique, la composition et la structure. Nous avons choisi trois sites d'études reflétant des milieux différents afin de cerner dans des situations variées les interactions possibles entre dépendances vertes et milieu traversé. Nous avons tout d'abord réalisé un inventaire complet de la flore phanérogamique afin d'évaluer l'influence relative du milieu traversé et de la structure de l'emprise sur la richesse spécifique. Nous avons ensuite étudié la végétation à l'aide de relevés phytoécologiques afin de caractériser les assemblages d'espèces et de déterminer les liens entre eux ; en particulier nous voulions mesurer les similitudes et les différences entre les emprises et le milieu extérieur. Enfin, au delà des différences liées à la flore locale, nous avons tenté de cerner les points communs à l'ensemble des emprises, liés aux contraintes écologiques engendrées par leur entretien et leur structure. A partir des conclusions tirées de l'étude de la végétation, nous pourrons émettre des hypothèses sur les conséquences prévisibles pour la faune, en particulier en terme de diversité spécifique.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SITES D'ÉTUDES

Les sites d'études ont été choisis en fonction de plusieurs critères (Tab. I) parmi lesquels les plus importants sont la formation végétale dominante à l'extérieur de l'emprise et le degré d'anthropisation. Ils présentent une constitution volontairement simple (un écosystème largement dominant) pour faciliter le recueil des données et leur interprétation.

Site 1 = **cultures** : situé dans la plaine de Niort, c'est un paysage d'openfield avec quelques petites haies résiduelles, où dominent les cultures céréalières (blé,

TABLEAU I

*Caractéristiques principales des sites d'études.*

| | Cultures | Forêt | Garrigue |
|---|---|---|---|
| Localisation géographique | France ouest 46°13' N 0°27' W | France sud-ouest 44°39' N 0°26' W | France sud-est 43°80' N 4°38' E |
| Domaine biogéographique | Atlantique | Atlantique | Méditerranéen |
| Formation végétale dominante à l'extérieur de l'emprise | Cultures céréalières | Forêt des Landes à *Pinus pinaster* | Garrigue à *Quercus ilex* |
| Antropisation | forte (perturbations pluri-annuelles) | moyenne (sylviculture intensive) | faible (ancienne) |
| Homogénéité du milieu traversé | 30 km | 25 km | 10 km |
| Ancienneté de la construction | 1983-A10 | 1979-A62 | 1968-A9 |

orge, maïs), le tournesol, le colza et le pois fourrager. Il existe quelques zones résiduelles de bocage où les prairies sont importantes. Enfin, quelques bosquets forestiers sont isolés ici et là.

Site 2 = **forêt** : ce site est situé en forêt des Landes, à 20 km au sud-est de Bordeaux. Ce boisement est constitué de plantations monospécifiques de Pin maritime (*Pinus pinaster*). L'enrésinement important date du XIX$^{e}$ siècle, et succède à une lande, résultant elle même d'un pâturage ancien (Werno, 1980). Le secteur choisi est formé de parcelles de chronologies différentes : de la coupe rase aux bosquets âgés de plus de 50 ans. Le sous-bois est souvent débroussaillé au rouleau, mais les arbustes se maintiennent dans les bandes de pins, et la Fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) n'est pas touchée grâce à son système de rhizomes. Par endroit, les feuillus (principalement *Quercus robur*), qui historiquement se mêlaient au pin pour former une forêt mixte, occupent encore une place importante. Dans l'emprise, il faut noter que la fréquence de fauchage est plus forte que dans les deux autres sites, de l'ordre de 5 par an au lieu de 2.

Site 3 = **garrigue** : 15 km à l'ouest d'Avignon, l'autoroute traverse un plateau de garrigue bordé au sud par des coteaux occupés par des vignes. L'intervention humaine importante par le passé (principalement pâturage par les moutons) a beaucoup diminué depuis 50 ans et est aujourd'hui extrêmement limitée. Il en résulte une garrigue arbustive à chênes verts (*Quercus ilex*) plus ou moins haute et dense suivant la topographie.

## STRATÉGIES ET PROTOCOLES D'ÉCHANTILLONNAGE

Etant donné la grande diversité d'aménagements présents dans les emprises sur des distances de 10 à 30 kilomètres, nous avons retenu sur chaque site trois « zones » de 1 km en section courante, c'est-à-dire à l'exclusion des aires de repos et des échangeurs. Ces zones, « homogènes » par rapport au milieu environnant, présentent dans la partie « emprise » des caractéristiques différentes du point de vue du profil en travers de l'autoroute, de la présence d'une ou plusieurs strates végétales, et de la largeur des emprises. Seules les zones présentant une symétrie de ces caractéristiques de part et d'autre de la chaussée ont été sélectionnées afin de simplifier l'interprétation des observations (Tab. II). Les emprises étudiées se caractérisent toutes par une épaisseur de sol meuble plus faible qu'à l'extérieur et des sols extrêmement pierreux, du fait du creusement en déblai et de l'apport de matériaux grossiers en remblai. Ce phénomène est accentué dans le site de garrigue car l'autoroute entaille un plateau de calcaire compact (urgonien) et aucun apport de terre n'a été effectué lors de la construction.

### *Composition de la végétation et mesure de la richesse floristique*

Sur chaque zone, 4 transects furent déterminés parallèlement à la chaussée : 2 à l'intérieur de l'emprise (1 de chaque côté de l'axe autoroutier) et 2 à l'extérieur (de même) à une distance de 200-300 m, soit 12 transects par site (Fig. 1). L'inventaire des espèces végétales a été effectué sur chaque transect de 1 km de long et sur toute la largeur des emprises (7-30 m) et sur une largeur de 15 m à l'extérieur (largeur moyenne des emprises). Nous avons effectué 2 passages sur chaque transect en mai et juillet 1995. L'unité de mesure est donc le nombre d'espèces présentes dans chaque transect. Les parties fauchées et non fauchées de l'emprise ne sont pas distinguées à ce stade. La nomenclature suit la flore de Tutin *et al.* (1964-1980).

TABLEAU II

*Caractéristiques des emprises ; les croix indiquent une présence importante des strates herbacées (h), arbustives (a) et arborescentes (A) sur les emprises.*

| Site | Zone | Strates | | | Profil | Largeur (m) par côté | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | h | a | A | | | |
| | | | | | | est | ouest |
| Cultures | 1 | x | | | plat | 8 | 10 |
| | 2 | x | x | | déblai | 30 | 30 |
| | 3 | x | x | x | remblai | 13 | 14 |
| Forêt | 1 | x | x | x | déblai | 15 | 23 |
| | 2 | x | x | | plat | 12 | 10 |
| | 3 | x | x | | remblai | 7 | 10 |
| | | | | | | nord | sud |
| Garrigue | 1 | x | x | | déblai | 16 | 16 |
| | 2 | x | x | | déblai | 14 | 14 |
| | 3 | x | x | | remblai | 10 | 10 |

Afin d'observer un éventuel effet d'homogénéisation de la flore par la structure des emprises et leur mode d'entretien, nous avons calculé un indice de ressemblance entre les 3 sites géographiques et par compartiment (emprise ou extérieur) à partir des espèces déterminées sur chaque compartiment de chaque site, sans distinguer les parties fauchées et non fauchées des emprises. L'indice utilisé, Cs, est l'indice de similarité de Sorenson (Magurran, 1988).

*Structure horizontale des peuplements*

Afin d'analyser la structure de la végétation, nous avons effectué en juillet 1995 des relevés floristiques (appelés par la suite « relevés ») en attribuant aux espèces un coefficient d'abondance-dominance selon la méthode du relevé phytosociologique. Le fauchage dans les emprises nous a conduits à procéder sur la base d'un échantillonnage stratifié, sur les mêmes transects que pour l'inventaire (Fig. 1). Les quadrats (4 $m^2$) effectués dans les emprises étaient disposés tous les 100 m en alternance en bordure de chaussée (Bande Fauchée, BF par la suite) et contre le grillage de protection (Bande Non Fauchée, BNF). Dans le milieu extérieur (EXT), les quadrats étaient disposées en ligne droite tous les 100 m également. Dans le site de grandes cultures, les bordures de champs (bordures herbeuses, haies, chemins) ont été échantillonnées en proportion plus importante que leur surface relative, afin d'obtenir suffisamment de données. Le nombre total de relevés s'élève donc à 120 par site.

ANALYSES STATISTIQUES

*Facteurs influençant la richesse spécifique*

Nous avons choisi d'étudier les variations de richesse spécifique à l'échelle du transect. Pour l'ensemble des transects (unité = transect de 1 km de longueur,

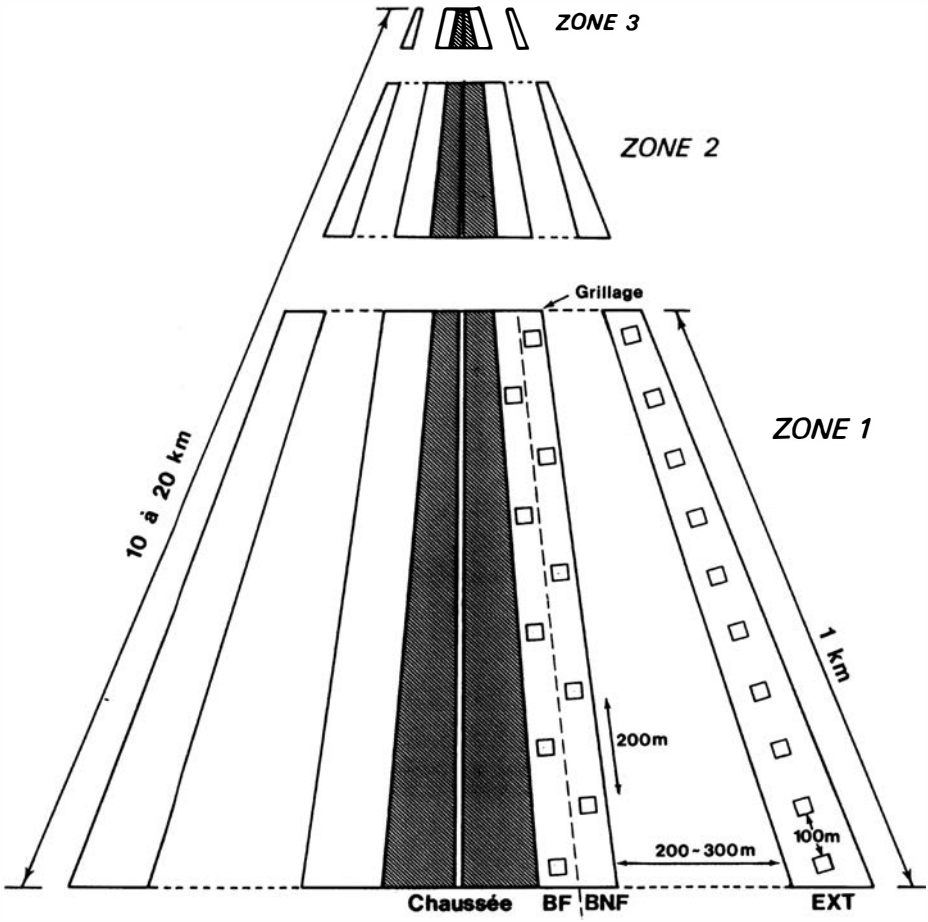



Figure 1. — Schéma du protocole d'échantillonnage pour l'inventaire de la végétation et pour les relevés floristiques. Sur chaque zone sont déterminés 4 transects : 2 sur toute la largeur des emprises (un de chaque côté de la chaussée) et 2 transects équivalents (largeur de 15 m) à l'extérieur (EXT). La bande fauchée (BF) et la bande non fauchée (BNF) ne sont pas distinguées pour l'inventaire. L'emplacement des relevés floristiques (quadrats de 4 $m^2$) permettant la caractérisation des peuplements est figuré par un □, sur un côté. Le même protocole est répété sur les 3 zones des 3 sites d'études.

n = 36) nous avons conduit une analyse de variance à 2 facteurs (site géographique et compartiment) à l'aide du logiciel SAS/STAT (SAS Institute, 1990) et un test de Bonferronni pour le classement des moyennes, après vérification de la normalité des données. Etant donné le nombre réduit de répétitions, nous avons vérifié l'ensemble des résultats significatifs avec un test non paramétrique (test de Kruskal-Wallis).

Pour les transects réalisés dans l'emprise uniquement, nous avons testés les effets « Largeur », « Exposition » et « Profil » (Tab. II) avec une analyse de

variance à 3 facteurs, puis une simple régression sur l'effet largeur, seule variable continue (SAS/STAT). L'exposition dépend à la fois du profil et du côté de l'autoroute, les emprises plates n'étant pas considérées dans ce cas.

*Organisation des peuplements*

Du fait de la variabilité floristique d'un site à l'autre, il était nécessaire de les traiter séparément pour comparer la végétation des emprises à celle de l'extérieur. Afin de trier les espèces et relevés par affinité nous avons effectué une analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les 120 relevés de chaque site (SAS/STAT). Les espèces rares, présentes une seule fois avec un +, ont été éliminées (Bonin & Tatoni, 1991). Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été effectuée, utilisant les coefficients de corrélation entre relevés et entre espèces (calculés suivant la méthode de Pearson) et la méthode de classification de Ward (Systat, Wilkinson, 1988) afin de préciser les limites des regroupements définis par l'AFC. Les exigences écologiques des espèces ont été évaluées à partir des données autécologiques disponibles (Rameau *et al.*, 1989 ; Jauzein, 1995). Ces informations sont utilisées pour aider à l'interprétation des groupements, définis par l'AFC et la CAH.

## RÉSULTATS

### INVENTAIRE FLORISTIQUE

*Richesse spécifique*

665 espèces ont été identifiées tous sites confondus. Le Tableau III indique la répartition par site et par compartiment. Les résultats de l'analyse de variance sur l'ensemble des transects (Tab. IV) démontrent l'existence d'un fort effet site et compartiment ainsi qu'une interaction entre les deux. Dans le site de garrigue, le milieu extérieur est significativement plus riche que l'emprise (test de Kruskal-Wallis, $P = 0.037$). C'est le contraire dans les deux autres sites ($P = 0.01$ en secteur forestier, $P = 0.016$ en secteur cultivé). Par contre les emprises des trois sites sont comparables sur le plan de la richesse floristique (test de K-W, $P = 0.36$), alors

TABLEAU III

*Richesse spécifique totale par site et par compartiment (nombre d'espèces présentes dans les emprises exclusivement, dans les emprises et le milieu extérieur, à l'extérieur exclusivement).*

| Site | Emprise uniquement | Emprise et extérieur | Extérieur uniquement | Total |
|---|---|---|---|---|
| Garrigue | 70 | 187 | 100 | 357 |
| Forêt | 118 | 127 | 42 | 287 |
| Cultures | 83 | 139 | 47 | 269 |

qu'à l'extérieur, la garrigue est beaucoup plus riche que les deux autres sites ($P < 0.01$). Ces résultats à l'échelle du transect (1 ha) se retrouvent à l'échelle du site (Tab. III), indiquant une relative homogénéité de la distribution spatiale des espèces à l'intérieur des deux compartiments.

TABLEAU IV

*Richesse spécifique moyenne (n = 6 pour chaque cas) par transect de 1 km pour les 3 sites (S) et les 2 compartiments (C). Des lettres différentes indiquent une richesse spécifique significativement différente au seuil de 5 % (test de Bonferroni) ; a, b : richesse différente entre compartiments au sein d'un même site géographique ; c, d : richesse différente entre sites au sein d'un même compartiment.*

| | Site | | | | $F_{5,30}$ | | | $P$ | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Garrigue | Forêt | Cultures | Moyenne | S | C | SXC | S | C | SXC |
| Compartiment | | | | | | | | | | |
| Emprise | $114^{ac}$ | $106^{ac}$ | $105^{ac}$ | $109^{a}$ | 18,07 | 7,77 | 11,05 | 0,0001 | 0,0091 | 0,0003 |
| Extérieur | $136^{bc}$ | $64^{bd}$ | $77^{bd}$ | $92^{b}$ | | | | | | |
| Moyenne | $125^{c}$ | $85^{d}$ | $91^{d}$ | | | | | | | |

Parmi les facteurs propres aux emprises, seule la largeur semble avoir un effet significatif ; la richesse augmente avec la largeur, jusqu'à une certaine limite que l'on peut situer vers 20-25 m. On observe en effet une régression linéaire positive ($r^2$ ajusté = 0.43, $P < 0.01$) entre la richesse spécifique et la largeur (à condition d'exclure de l'échantillon les deux relevés les plus larges, 30 m, gamme de largeur restante = 7-23 m, n = 16, tableau II).

*Comparaison des flores des emprises*

Le tableau V indique qu'il existe une certaine convergence de la composition floristique des emprises des sites cultivés et forestiers : l'indice de Sorenson Cs = 0.48 entre les emprises contre Cs = 0.36 entre les milieux extérieurs (Cs = 0.61 et 0.69 entre compartiments différents d'un même site respectivement en forêt et en culture). On n'observe pas de convergence avec les emprises du site méditerranéen : Cs reste faible et comparable entre emprises (0.23 et 0.28) et entre milieux traversés (0.20 et 0.24). Il semble donc qu'au sein d'un même domaine bioclimatique, ici atlantique, l'entretien des dépendances vertes conduise à une certaine homogénéisation de la végétation, bien que les paysages traversés soient très différents et que les facteurs locaux de différenciation soient forts (sol calcaire en culture, siliceux en pinède).

TABLEAU V

*Indice de similarité de Sorenson entre chaque groupe site géographique – compartiment (G = garrigue, F = forêt, C = culture, Emp = emprise, Ext = extérieur).*

| | G-Ext | G-Emp | F-Ext | F-Emp | C-Ext |
|---|---|---|---|---|---|
| G-Emp | 0,68 | | | | |
| F-Ext | 0,20 | 0,17 | | | |
| F-Emp | 0,22 | 0,23 | 0,61 | | |
| C-Ext | 0,24 | 0,25 | 0,36 | 0,40 | |
| C-Emp | 0,28 | 0,28 | 0,41 | 0,48 | 0,69 |

CARACTÉRISATION DES PEUPLEMENTS VÉGÉTAUX DES EMPRISES : COMPARAISON AVEC LE MILIEU TRAVERSÉ

*Garrigue*

L'observation de la végétation dominante (Tab. VI) justifie la distinction faite à priori entre la BF et la BNF. La végétation dominante de la BNF semble représenter un mélange des groupements extérieurs et de la BF ; les espèces qui, dans l'emprise, sont fréquentes sur la seule BNF le sont aussi à l'extérieur (Tab. VI). Ce sont surtout les espèces plus typiques du stade forestier qui sont moins représentées en BNF (*Quercus ilex*, *Asparagus acutifolius*), voire absentes des relevés, mais pas des emprises (*Ligustrum vulgare*). Le premier plan de l'AFC (87 espèces × 120 relevés) qui montre un nuage grossièrement parabolique (effet Guttman), indique effectivement l'existence d'un gradient depuis la végétation de la zone fauchée jusqu'à la partie boisée de l'extérieur, en zone 2 côté nord (Fig. 2). La classification complémentaire (CAH) permet cependant de déterminer 4 groupes de relevés largement chevauchants le long du gradient de l'AFC (Fig. 2). Si les groupes A et D sont principalement constitués de relevés effectués respectivement en BF et EXT, les relevés de la BNF sont dispersés dans les 4 groupes ce qui confirme encore la progressivité des changements.

De plus, les groupes d'espèces les plus riches sont les groupes intermédiaires (Tab. VII). Il existe bien des espèces propres à la BF (groupe I, Tab. VII), surtout rudérales. A l'opposé, il existe un groupe d'espèces caractéristiques des parties « boisées » de l'extérieur qui représentent moins de la moitié des relevés du groupe D (zone dense à Chêne vert de 5-6 m de haut, groupe VI - Tab. VII) ; il s'agit notamment d'espèces de boisement plus ou moins ouvert ou lianescentes. On remarque qu'en dehors de *Q. ilex* et *Rubia peregrina*, les espèces les plus fréquentes à l'extérieur (Tab. VI) ne font pas partie de ce groupe, du fait de leur large répartition y compris dans les emprises. Entre ces deux groupes d'espèces bien différenciées s'intercalent 4 groupes dont 2 représentent près de 2/3 des espèces (Tab. VII). Le premier de ces groupes (II) est représenté par des espèces présentes en BF et BNF, voire à l'extérieur : il s'agit notamment d'espèces de rocailles ou de garrigue basse. Ce groupe correspond aux relevés effectués dans les parties rocheuses de l'emprise et les zones les plus dénudées à l'extérieur. Le second groupe (III) rassemble des espèces de garrigue haute, mais plus ouverte que

## TABLEAU VI

*Fréquence des espèces dans les deux parties de l'emprise et à l'extérieur (en % d'occurrence dans les relevés), pour chaque site. Seules les espèces qui atteignent un degré de présence de 20 % dans une des colonnes sont présentées. Les fréquences inférieures à 20 % sont indiquées par +. BF = bande fauchée, BNF = bande non fauchée, EXT = milieu extérieur. Les espèces sont classées en 4 groupes suivant qu'elles sont fréquentes en BF principalement, BF et BNF, BNF et EXT, EXT principalement.*

| Garrigue | BF | BNF | EXT |
|---|---|---|---|
| *Scabiosa columbaria* | 23 | | |
| *Lactuca v. ramosissima* | 50 | + | |
| *Sedum album* | 33 | + | |
| *Avena sterilis* | 40 | + | + |
| *Urospermum picroides* | 37 | + | + |
| *Spartium junceum* | 27 | + | + |
| *Sedum sediforme* | 67 | 30 | 20 |
| *Melica ciliata* | 70 | 63 | + |
| *Euphorbia characias* | 47 | 43 | + |
| *Arrhenatherum elatius* | 43 | 50 | 37 |
| *Helianthemum sp.* | 37 | 40 | + |
| *Dorycnium rectum* | 20 | 23 | + |
| *Cistus albidus* | 23 | 87 | 40 |
| *Bituminaria bituminosa* | + | 33 | + |
| *Thymus vulgaris* | + | 43 | 40 |
| *Genista scorpius* | + | 23 | 25 |
| *Rubia peregrina* | + | 40 | 52 |
| *Rhamnus alaternus* | | 23 | 32 |
| *Brachypodium retusum* | | 43 | 67 |
| *Quercus ilex* | + | 27 | 60 |
| *Buxus sempervirens* | | | 60 |
| *Asparagus acutifolius* | | + | 35 |
| *Iris lutescens* | | + | 20 |
| *Ligustrum vulgare* | | | 22 |

| Forêt | BF | BNF | EXT |
|---|---|---|---|
| *Hypochaeris radicata* | 67 | + | |
| *Plantago lanceolata* | 60 | + | |
| *Achillea millefolium* | 37 | + | |
| *Paspalum dilatatum* | 37 | | |
| *Bromus hordaceus* | 23 | | |
| *Portulaca oleracea* | 23 | | |
| *Amaranthus hybridus* | 20 | | |
| *Sporobolus indicus* | 20 | | |
| *Holcus lanatus* | 20 | | + |
| *Ulex europaeus* | + | 87 | 37 |
| *Calluna vulgaris* | + | 77 | 42 |
| *Erica cinerea* | + | 60 | 33 |
| *Molinia caerulea* | + | 53 | 20 |
| *Erica scoparia* | | 20 | + |
| *Rubus fruticosus* | | 20 | + |
| *Pinus pinaster* | + | 20 | 48 |
| *Pteridium aquilinum* | | + | 75 |
| *Lonicera periclymenum* | | | 43 |
| *Quercus robur* | | + | 27 |
| *Quercus pyrenaica* | | | 22 |

| Cultures | BF | BNF | EXT |
|---|---|---|---|
| *Plantago lanceolata* | 50 | + | + |
| *Elymus repens* | 40 | + | + |
| *Picris echioides* | 30 | | + |
| *Lactuca serriola* | 27 | | + |
| *Convolvulus arvense* | 27 | + | 33 |
| *Hypericum perforatum* | 20 | + | |
| *Picris hieracioides* | 97 | 60 | + |
| *Daucus carota* | 77 | 43 | + |
| *Galium mollugo* | 50 | 27 | + |
| *Cirsium arvense* | 37 | 30 | + |
| *Senecio jacobaea* | 37 | 47 | + |
| *Rubus fruticosus* | 27 | 60 | 30 |
| *Arrhenatherum elatius* | 20 | 57 | + |
| *Poa pratensis* | + | 47 | + |
| *Dactylis glomerata* | + | 47 | + |
| *Rumex crispus* | + | 30 | + |
| *Centaurea thuillieri* | | 27 | + |
| *Bromus sterilis* | | 20 | |
| *Mercurialis annua* | | | 27 |
| *Triticum aestivum* | | | 27 |

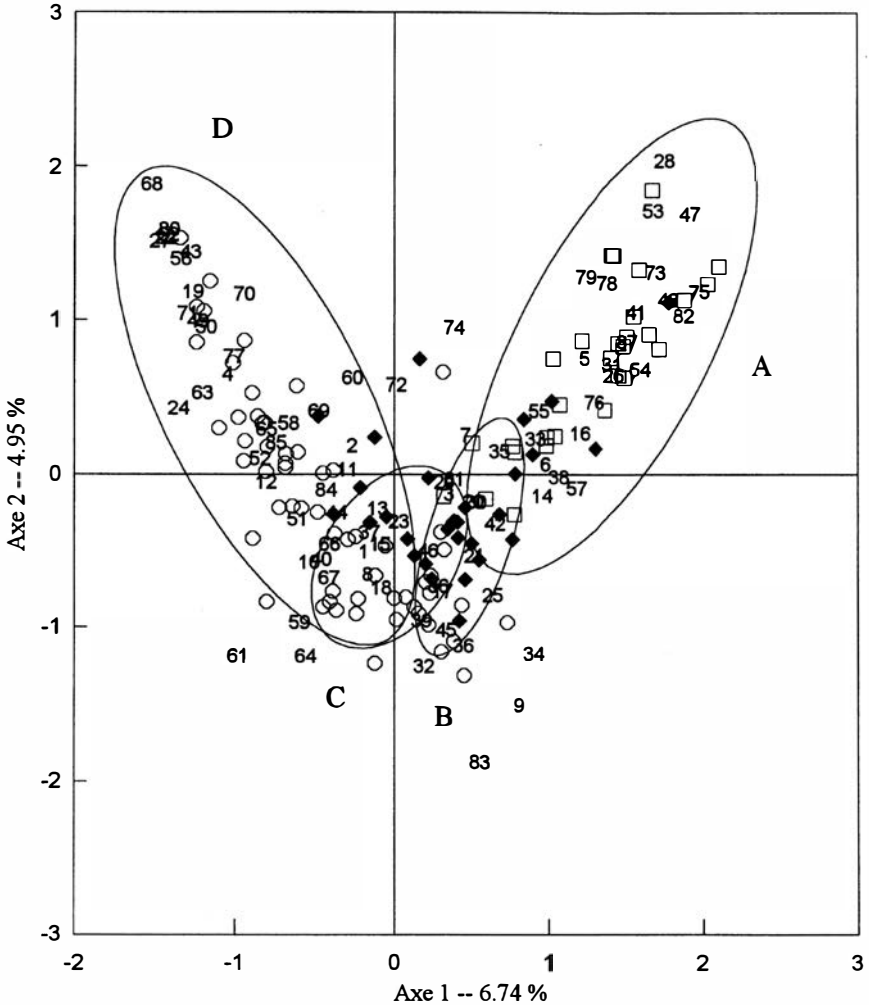



Figure 2. — Analyse factorielle des correspondances de la matrice 120 relevés (□ = BF, ◆ = BNF, ○ = EXT) × 87 espèces (nombres, les noms d'espèces sont donnés dans le tableau VII) du site de *garrigue*. Pour l'interprétation des groupes de relevés (lettres), voir texte.

le boisement, comme le prouve l'abondance des espèces arbustives méditerranéennes et de *Brachypodium retusum* ou *Iris lutescens*. Ces espèces caractéristiques des fruticées sclérophylles méditerranéennes sont abondantes à l'extérieur et ont réussi à s'implanter dans la BNF là où elle est plane et où existe un semblant de sol.

*Forêt (pinède)*

Le Tableau VI montre que la végétation de la BNF se sépare très nettement de celle de la BF, et s'apparente au stade arbustif de la végétation extérieure.

TABLEAU VII

*Communautés végétales (chiffres romains) distinguées par la CAH dans le site de* garrigue. *En caractères gras, espèces qui ont la plus forte contribution dans l'AFC.*

| I | II | III | VI |
|---|---|---|---|
| 5 ***Avena sterilis*** | 2 *Aphyllanthes monspeliensis* | 8 ***Brachypodium retusum*** | 4 ***Asparagus acutifolius*** |
| 31 *Echium vulgare* | 3 *Arrhenatherum elatius* | 9 *Bromus erectus* | 19 *Clematis vitalba* |
| 47 *Lactuca v. viminea* | 6 *Biscutella laevigata* | 10 *Bupleurum falcatum* | 22 ***Coronilla emerus*** |
| 48 ***Lactuca v. ramosissima*** | 7 *Bituminaria bituminosa* | 11 *Bupleurum fruticosum* | 27 *Salvia verbenaca* |
| 53 *Malva sylvestris* | 14 *Centaurea paniculata* | 12 ***Buxus sempervirens*** | 43 *Hypericum perforatum* |
| 73 *Scabiosa columbaria* | 17 ***Cistus albidus*** | 13 *Carduus tenuiflorus* | 49 ***Ligustrum vulgare*** |
| 78 *Sonchus oleraceus* | 23 *Coronilla minima* | 15 *Allium sphaerocephalon* | 50 *Lonicera etrusca* |
| 87 ***Urospermum picroïdes*** | 26 *Daucus carota* | 16 *Centranthus ruber* | 56 *Melittis mellisophyllum* |
| **IV** | 28 *Dittrichia viscosa* | 20 *Convolvulus cantabricus* | 65 ***Quercus ilex*** |
| 18 *Cistus monspeliensis* | 29 *Dorycnium hirsutum* | 21 *Coris monspeliensis* | 68 *Rosa canina* |
| 32 *Eryngium campestre* | 30 *Dorycnium rectum* | 24 *Crataegus monogyna* | 69 *Rubia peregrina* |
| 34 *Euphorbia serrata* | 33 ***Euphorbia characias*** | 25 *Dactylis glomerata h.* | 70 *Rubus fruticosus* |
| 83 *Tanacetum corymbosum* | 35 *Foeniculum vulgare* | 36 *Fumana procumbens* | 71 ***Ruscus aculeatus*** |
| **V** | 38 *Galium mollugo* | 39 ***Genista scorpius*** | 77 ***Smilax aspera*** |
| 1 *Anthyllis vulneraria* | 42 *Helianthemum sp.* | 40 *Geranium molle* | 80 *Stachys officinalis* |
| 37 *Fumana sp.* | 46 *Juniperus oxycedrus* | 41 *Geranium purpureum* | |
| 44 *Hypochaeris radicata* | 54 *Medicago sativa* | 45 *Iris lutescens* | |
| 52 *Lonicera periclymenum* | 55 ***Melica ciliata*** | 51 *Lonicera implexa* | |
| 84 *Teucrium chamaedrys* | 57 *Mantisalca salmantica* | 58 *Osyris alba* | |
| | 75 ***Sedum album*** | 59 ***Pistacia terebinthus*** | |
| | 76 ***Sedum sediforme*** | 60 *Plantago lanceolata* | |
| | 79 ***Spartium junceum*** | 61 Poacée *sp.* | |
| | 82 ***Cephalaria leucantha*** | 62 *Potentilla reptans* | |
| | 86 ***Thymus vulgaris*** | 63 *Prunus spinosa* | |
| | | 64 ***Quercus coccifera*** | |
| | | 66 *Rhamnus alaternus* | |
| | | 67 *Rhamnus saxatilis* | |
| | | 72 *Sanguisorba minor* | |
| | | 74 *Sedum acre* | |
| | | 81 *Stachys recta* | |
| | | 85 *Teucrium scorodonia* | |

Aucune espèce n'est fréquente dans les deux bandes de l'emprise à la fois, la BF étant caractérisée par des espèces de gazon fauché ou des espèces adventices de cultures. L'axe 1 de l'AFC (82 espèces x 120 relevés) confirme ce résultat en opposant les relevés effectués en BF (groupe A) aux autres relevés (Fig. 3). L'axe 2 permet de séparer ces derniers en 3 groupes : la majorité des relevés de BNF et des relevés EXT, constituent le groupe le plus important (B). De part et d'autre de ce groupe s'isolent des relevés EXT de la zone 1 (C) et des relevés de BNF (D). La classification complémentaire permet de subdiviser le groupe B en deux sous groupes suivant l'abondance de la Callune (*Calluna vulgaris*) d'une part (B1) et du Pin maritime (*Pinus pinaster*) d'autre part (B2).

Le groupe B correspond en fait à la végétation régionale dominante : d'une part une lande mésophile à Ericacées (IIa in Tab. VIII), d'autre part les espèces liées à la pinède plantée sur silice (IIb in Tab. VIII). IIa constitue la flore de base de la partie non fauchée des emprises, mais *Pinus pinaster* et *Pteridium aquilinum* (Cryptogame prise en compte étant donné son important recouvrement) qui dominent le milieu extérieur, colonisent aussi les emprises. Les espèces de la lande, à l'extérieur, sont plus ou moins abondantes suivant l'âge de la plantation et l'ancienneté du débroussaillement. Le groupe C montre la présence de parcelles de feuillus insérées dans la pinède. Il est caractérisé notamment par l'abondance de *Quercus robur*, *Hedera helix*, *Ruscus aculeatus* (groupe IV, Tab. VIII). Un certain nombre d'espèces (III), souvent présentes dans les relevés en forêt mixte, constituent un intermédiaire avec II du fait de leur présence non négligeable en pinède. Le groupe D enfin correspond à une partie de l'emprise où, du fait d'un changement de nature du sol (très argileux, sableux ailleurs), la lande est remplacée par une végétation de friche humide, caractérisée notamment par *Juncus effusus* et quelques arbustes (groupe V, Tab. VIII).

Le faible nombre d'espèces intermédiaires entre les groupes démontrent l'isolement de la BF par rapport aux autres habitats. La CAH apporte des informations complémentaires au sein de la partie fauchée de l'emprise. Elle isole notamment un groupe de 6 espèces (*Amaranthus hybridus*, *Convolvulus arvensis*, *Daucus carota*, *Geranium molle*, *Portulaca oleracea*, *Paspalum dilatatum*) toutes adventices communes des cultures (sauf *Paspalum*) marquant des relevés effectués derrière une glissière de sécurité. Les autres espèces sont plus caractéristiques des gazons fauchés (groupe I, Tab. VIII).

*Cultures*

Comme dans le site de garrigue, BF et BNF partagent plusieurs espèces fréquentes (Tab. VI). Par contre, les relevés EXT ayant été effectués dans des cultures variées, des jachères, des chemins et des haies, il n'apparaît pas un groupe d'espèces fréquentes caractéristiques du milieu extérieur, et commun avec la BNF. Le premier plan de l'AFC sur la matrice 96 espèces × 113 relevés sépare très nettement les relevés effectués dans les cultures du reste des relevés extérieurs et des emprises. A la date où ont été réalisés les relevés, le blé avait été récemment moissonné ; les adventices étaient donc très peu abondantes et le blé est isolé. Les cultures de maïs et de tournesol par contre hébergent une flore adventice classique pour ces cultures : *Amaranthus hybridus*, *Chenopodium album*, *C. rubrum*, *Mercurialis annua*, *Polygonum aviculare*, *Setaria verticillatta*, pour les principales. Seules deux autres adventices abondantes, *Convolvulus arvense* et *Reseda lutea*, forment un groupe à part du fait de leur fréquence élevée dans les emprises

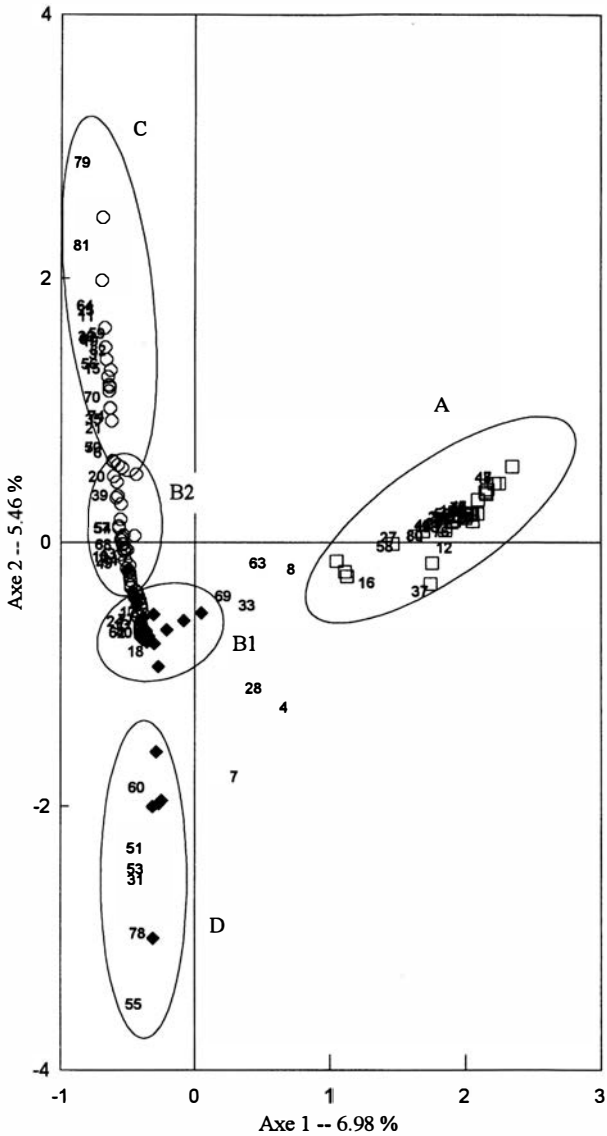



Figure 3. — Analyse factorielle des correspondances de la matrice 120 relevés (□ = BF, ◆ = BNF, ○ = EXT) × 82 espèces (nombres, les noms d'espèces sont donnés dans le tableau VIII) du site de *forêt*. Pour l'interprétation des groupes de relevés (lettres), voir texte.

également (surtout pour la première). Par contre il est particulièrement difficile d'établir des séparations nettes au sein de tous les autres relevés du fait du poids statistique des relevés des cultures.

TABLEAU VIII

*Communautés végétales (chiffres romains) distinguées par la CAH dans le site de* forêt. *En caractères gras, espèces qui ont la plus forte contribution dans l'AFC.*

| I | | IIa | | IV | | V | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | ***Achillea millefolium*** | 4 | *Blackstonia perfoliata* | 3 | *Arbutus unedo* | 7 | *Centaurium erythraea* |
| 2 | ***Amaranthus hybridus*** | 5 | ***Calluna vulgaris*** | 6 | *Castanea sativa* | 31 | ***Juncus effusus*** |
| 9 | *Convolvulus arvensis* | 13 | *Cytisus scoparius* | 10 | *Corylus avellana* | 51 | ***Populus tremula*** |
| 12 | *Cynodon dactylon* | 17 | *Erica cinerea* | 11 | *Crataegus monogyna* | 53 | ***Prunus spinosa*** |
| 14 | *Daucus carota* | 18 | *Erica scoparia* | 15 | *Deschampsia cespitosa* | 55 | ***Pulicaria dysenterica*** |
| 22 | *Geranium molle* | 24 | *Halimium alyssoides* | 19 | *Euphorbia amygdaloides* | 60 | *Rosa canina* |
| 23 | *Geranium rotundifolium* | 28 | *Hypericum perforatum* | 21 | *Frangula alnus* | 62 | *Rubus fruticosus* |
| 26 | *Hieracium pilosella* | 32 | *Juncus conglomeratus* | 25 | ***Hedera helix*** | 78 | ***Ulex minor*** |
| 27 | *Holcus lanatus* | 40 | ***Molinia caerulea*** | 30 | *Ilex aquifolium* | | |
| 29 | ***Hypochaeris radicata*** | 77 | ***Ulex europaeus*** | 35 | ***Lonicera periclymenum*** | **VI** | |
| 34 | *Lolium multiflorum* | | | 56 | ***Quercus robur*** | 8 | *Chenopodium rubrum* |
| 36 | *Lotus corniculatus* | **IIb** | | 59 | ***Robinia pseudoacacia*** | 16 | *Digitaria ischaemum* |
| 37 | *Malva sylvestris* | 43 | *Phytolacca americana* | 61 | *Rubia peregrina* | 33 | *Leucanthemum vulgare* |
| 38 | *Medicago sativa* | 44 | ***Pinus pinaster*** | 64 | ***Ruscus aculeatus*** | 63 | *Senecio jacobea* |
| 41 | *Oxalis acetosella* | 49 | *Poa nemoralis* | 70 | *Sorbus torminalis* | 69 | *Solidago virgaurea* |
| 42 | ***Paspalum dilatatum*** | 54 | ***Pteridium aquilinum*** | 74 | *Teucrium scorodonia* | | |
| 45 | ***Plantago coronopus*** | 57 | *Quercus pyrenaica* | 79 | ***Urtica dioica*** | | |
| 46 | ***Plantago lanceolata*** | 68 | *Simethis planifolia* | 81 | *Tamus communis* | | |
| 47 | *Plantago major* | | | 82 | *Viola sp.* | | |
| 48 | ***Bromus h. hordaceus*** | **III** | | | | | |
| 52 | ***Portulaca oleracea*** | 20 | *Fragaria vesca* | | | | |
| 58 | *Reynoutria japonica* | 39 | *Melampyrum pratense* | | | | |
| 65 | *Salvia verticillata* | 50 | *Polygonatum multiflorum* | | | | |
| 66 | *Scabiosa columbaria* | 72 | *Stachys officinalis* | | | | |
| 67 | *Silene gallica* | | | | | | |
| 71 | ***Sporobolus indicus*** | | | | | | |
| 73 | *Taraxacum sect. officinale* | | | | | | |
| 75 | *Trifolium pratense* | | | | | | |
| 76 | *Trifolium repens* | | | | | | |
| 80 | *Tuberaria guttata* | | | | | | |

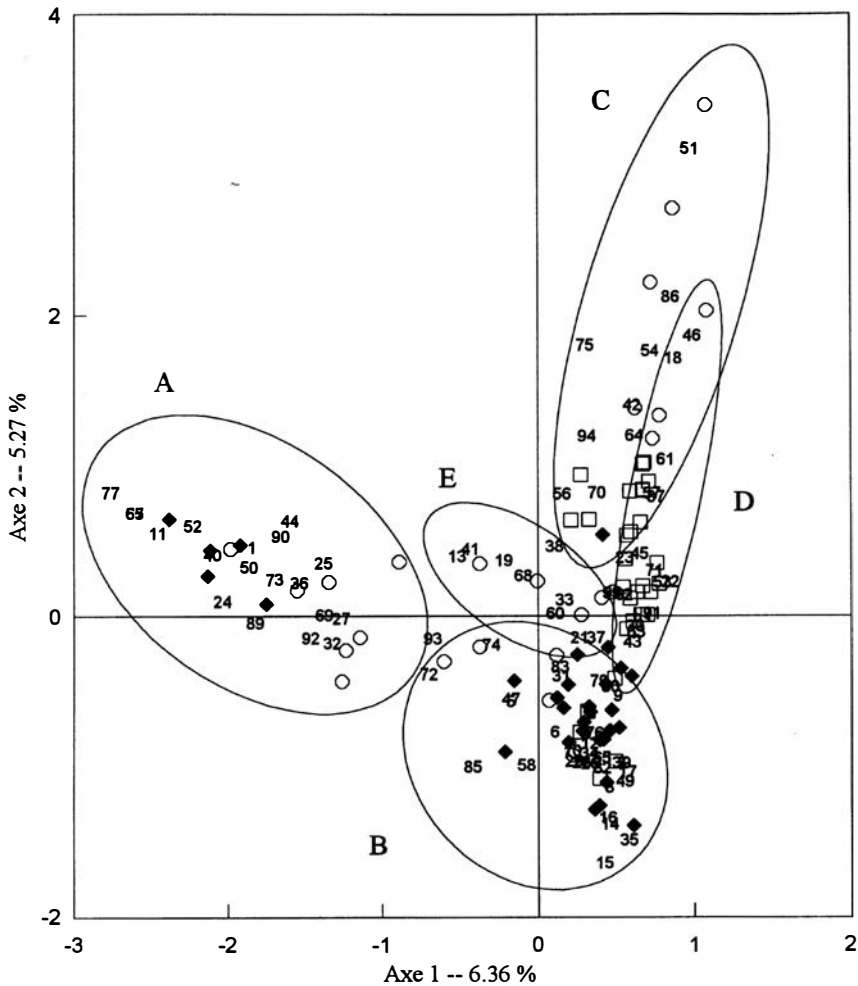



Figure 4. — Analyse factorielle des correspondances de la matrice 84 relevés (□ = BF, ◆ = BNF, ○ = EXT) × 86 espèces (nombres, les noms d'espèces sont donnés dans le tableau IX) du site de *cultures*. Pour l'interprétation des groupes de relevés (lettres), voir texte.

Pour poursuivre l'analyse plus finement, il était donc nécessaire de réaliser une nouvelle AFC excluant les relevés des cultures ; 84 relevés sont donc retenus : tous les relevés des emprises et 40 % des relevés extérieurs. Dix espèces cultivées ou adventices se sont ainsi retrouvées exclues de l'analyse. Cette seconde analyse et la CAH correspondante permettent d'identifier cinq groupes de relevés dans le plan des axes 1 et 2, dans chacun desquels figurent à la fois des relevés extérieurs et des relevés des emprises (Fig. 4). Cette analyse démontre la forte ressemblance des emprises en zone cultivée avec les milieux annexes des cultures : haies avec de nombreux ligneux, bordures herbeuses des champs à graminées hautes de milieux prairiaux, prairies temporaires, jachères, bordures de champs à adventices

TABLEAU IX

*Communautés végétales (chiffres romains) distinguées par la CAH dans le site de* cultures. *En caractères gras, espèces qui ont la plus forte contribution dans l'AFC.*

| | I | | II | | III |
|---|---|---|---|---|---|
| | **Ia** | 2 | *Achillea millefolium* | 18 | *Chenopodium album* |
| 1 | ***Acer campestre*** | 3 | *Alopecurus pratensis* | 42 | *Holcus lanatus* |
| 24 | *Cornus mas* | 5 | *Anthriscus cerefolium* | 51 | ***Lolium multiflorum*** |
| 25 | *Cornus sanguinea* | 6 | ***Arrhenatherum elatius*** | 54 | *Medicago sativa* |
| 27 | ***Crataegus monogyna*** | 8 | *Avena sterilis* | 61 | ***Picris echioides*** |
| 32 | *Eryngium campestre* | 9 | *Blackstonia perfoliata* | 64 | ***Elymus repens*** |
| 36 | ***Fraxinus excelsior*** | 10 | *Brachypodium pinnatum* | 86 | *Taraxacum sect. officinale* |
| 40 | ***Hedera helix*** | 12 | *Bromus sterilis* | | |
| 50 | ***Ligustrum vulgare*** | 14 | *Carduus tenuiflorus* | | **IV** |
| 52 | *Lonicera periclymenum* | 15 | *Carex demissa* | 30 | ***Daucus carota*** |
| 69 | ***Prunus spinosa*** | 16 | ***Scleropoa hemipoa*** | 43 | *Hypericum perforatum* |
| 72 | *Rosa canina* | 17 | ***Centaurea thuillieri*** | 45 | *Lactuca serriola* |
| 73 | *Rubia peregrina* | 22 | *Clematis vitalba* | 46 | *Lactuca viminea* |
| 74 | *Rubus fruticosus* | 26 | *Coronilla minima* | 53 | *Medicago lupulina* |
| 89 | ***Ulmus minor*** | 28 | *Cruciata laevipes* | 62 | ***Picris hieracioides*** |
| 90 | *Urtica dioica* | 29 | ***Dactylis glomerata*** | 63 | *Plantago lanceolata* |
| 92 | *Viburnum lantana* | 31 | *Dipsacus fullonum* | 91 | *Verbena officinalis* |
| 93 | *Vicia cracca* | 34 | *Falcaria vulgaris* | | |
| | | 35 | ***Festuca sp.*** | | **V** |
| | **Ib** | 37 | *Galium mollugo* | 13 | *Calystegia sepium* |
| 11 | *Bromus racemosus* | 39 | *Geum urbanum* | 19 | *Chenopodium rubrum* |
| 44 | ***Juncus effusus*** | 47 | *Lathyrus latifolius* | 21 | *Cirsium arvense* |
| 55 | *Mentha aquatica* | 49 | *Leucanthemum vulgare* | 33 | *Euphorbia helioscopa* |
| 67 | ***Populus alba*** | 57 | *Mycelis muralis* | 38 | *Geranium molle* |
| 77 | ***Salix atrocinerea*** | 58 | *Odontites vernus* | 41 | *Helianthus annuus* |
| | | 65 | ***Poa pratensis*** | 56 | *Mercurialis annua* |
| | | 68 | *Potentilla reptans* | 59 | *Ononis repens* |
| | | 70 | *Pulicaria dysenterica* | 60 | *Parapholis filiformis* |
| | | 71 | *Reseda lutea* | 75 | *Rumex acetosella* |
| | | 76 | *Rumex crispus* | 95 | *Vitis vinifera* |
| | | 79 | *Coronilla varia* | | |
| | | 80 | *Senecio jacobaea* | | espèce commune à tous les groupes |
| | | 82 | *Silene alba* | 23 | *Convolvulus arvense* |
| | | 83 | *Solanum dulcamara* | | |
| | | 85 | *Stachys sylvatica* | | |
| | | 87 | *Teucrium scorodonia* | | |
| | | 94 | *Viola sp.* | | |

(respectivement groupes A, B, C, D, E de la Fig. 4, et I à V du Tab. IX). Au sein du groupe A, la CAH et l'axe 3 de l'AFC permettent d'isoler 2 relevés effectués dans les emprises à proximité d'une petite rivière passant sous l'autoroute ; ils sont caractérisés par des espèces de milieux plus humides (Ib - Tab. IX). Les relevés de la BNF sont surtout représentés dans les groupes A (« boisés ») et B (herbacés), ceux de la BF en C et D (Fig. 4). En BF, il apparaît un effet « zone », les relevés de la zone 3 (groupe C) étant séparés de ceux des zones 1 et 2 (groupe D), et la moitié des relevés de la zone 2 associés aux relevés BNF.

Par contre il faut remarquer la faible présence des adventices dans les emprises, à l'exception de *Cirsium arvense*, *Convolvulus arvense* et *Elymus repens*

qui ne sont d'ailleurs pas strictement des espèces de grandes cultures. On peut donc distinguer plusieurs ensembles de végétation différents, montrant notamment le rôle des plantations (haies, emprises boisées), ou du fauchage (BF, prairies), mais il persiste un assez fort recouvrement spécifique entre les différents groupes.

## DISCUSSION

### Effets de l'entretien et de la constitution des emprises

Dans les milieux perturbés par l'homme, les dépendances vertes autoroutières sont un facteur de diversification et d'enrichissement de la flore qu'on peut expliquer par le faible niveau de perturbation des emprises (une fois la construction terminée) relativement à l'extérieur, ce qui permet aux processus de succession de s'initier (voir par exemple Southwood *et al.*, 1979 ; Pickett, 1982). De plus la juxtaposition d'au moins deux habitats (BF et BNF), mais souvent plus puisqu'on a montré qu'il existait d'autres subdivisions dans certains sites, augmente la biodiversité. Par ailleurs, sur les sites étudiés, la flore des emprises reste dans l'ensemble banale. De plus, la richesse spécifique n'est pas plus forte quand le milieu traversé est riche, ce qui confirme que les contraintes stationnelles interviennent de façon déterminante dans les processus de colonisation (Pickett *et al.*, 1987). Cette richesse est probablement limitée en partie par la largeur des emprises, qui impose des contraintes particulières de forme et de surface ; il en résulte une homogénéité de la richesse dans les emprises quel que soit le site géographique. Ces résultats confirment que la taille des habitats est un élément important dans les processus de succession dans les paysages fragmentés (Holt *et al.*, 1995).

Au-delà d'une certaine homogénéisation de la végétation des emprises, observée également dans d'autres études (Heindl & Ullmann, 1991), les sites sont trop différents (climat, sol) pour que l'on puisse comparer directement leurs flores. Cependant, pour tous les sites, la BF est caractérisée par la faible représentation des espèces typiques des milieux extérieurs évolués et par l'abondance des espèces à large répartition. Comme l'ont déjà observé d'autres auteurs (Ullmann & Heindl, 1989 ; Heindl & Ullmann, 1991 ; Ullmann *et al.*, 1995), la végétation des bordures routières (notamment la partie fauchée) est difficilement comparable à des unités d'un référentiel phytosociologique en raison de la variété des influences anthropiques auxquelles elle est soumise : fauchage, apport de diaspores (Wace, 1977 ; Schmidt, 1989 ; Crawley & Brown, 1995), enrichissement du sol (Spencer & Port, 1988). Cela entraîne la présence de nombreuses espèces mais à une faible fréquence.

Ainsi, en site cultivé, il ne se dégage pas de groupement spécifique typique de toute la BF ; seul le groupe IV (Tab. IX) constitué d'espèces très communes peut être rapproché des friches denses des bordures routières sur sol calcaire maigre (Baron, 1996). La variabilité du profil de l'emprise, qui modifie la circulation de l'eau et l'éclairement, est une explication possible à la différenciation de la végétation suivant les zones.

En site forestier, les fauchages plus fréquents (en moyenne 5 par an au lieu de 2) conduisent à la transformation de ce qui pourrait être comparé à une prairie mésophile à mésohygrophile en une « pelouse d'agrément » où dominent les

hémicryptophytes tolérantes aux fauchages répétés. De ce fait, la flore de la BF s'écarte fortement de celle de la BNF qui s'est développée rapidement et reste marquée par l'influence du type de sol et de la flore locale.

En garrigue, la faible profondeur du sol en bordure de chaussée, sa forte « pierrosité », les fortes pentes et une faible intensité de fauchage (une fois par an, à cause d'une faible croissance) font que la végétation de la BF est peu différenciée, représentée notamment par des espèces rudérales. D'autres études en milieux secs, méditerranéens à désertiques, ont abouti à la conclusion que la diversité et la productivité étaient augmentées en bordure de route du fait des apports hydriques du ruissellement (Johnson *et al.*, 1975 ; Holzapfel & Schmidt, 1990 ; Lightfoot & Whitford, 1991 ; Lamont *et al.*, 1994). On peut penser qu'il ne s'agit pas là d'une situation courante et générale pour les autoroutes : en effet la végétation de la BF, particulièrement sur les deux sites sous climat océanique, se caractérise au contraire par une proportion plus importante d'espèces indicatrices mésoxérophiles voire xérophiles (Tableaux VII, VIII, IX). On peut à cela proposer deux explications propres aux voies à grand gabarit : d'une part, il existe systématiquement une cunette (« caniveau ») dans les zones en déblai qui canalise le ruissellement depuis la chaussée et l'empêche d'atteindre la végétation ; d'autre part, le sol généralement très mince et pierreux (résultant des travaux de terrassement) est probablement très filtrant et lessivable. De plus, l'apport de terre, quand il y en a eu, est resté très faible et les pentes souvent importantes en déblai ou remblai facilitent le drainage et l'écoulement de l'eau.

En zone cultivée et surtout forestière, les espèces nitrophiles semblent aussi mieux représentées en bordure de chaussée (Tableaux VIII, IX). Deux éléments d'explication sont possibles : l'effet des résidus de fauchage qui ne sont pas exportés, particulièrement sensible sur un sol sableux pauvre comme celui des Landes (Tanghe, 1986 ; Melman *et al.*, 1988 ; Parr & Way, 1988 ; Legrand *et al.*, 1989), et l'apport d'azote par les gaz d'échappement piégés dans le sol (Spencer & Port, 1988 ; Spencer *et al.*, 1988).

L'effet de l'entretien s'observe aussi de manière particulière en zone forestière. Sur ce site, l'utilisation d'herbicides pour traiter les dessous de glissière de sécurité s'est poursuivie jusqu'en 1995. Les espèces adventices des cultures sont beaucoup mieux représentées dans ces emprises (BF) que dans celles du site cultivé où ces espèces sont très abondantes dans les champs adjacents. L'impact des herbicides sur l'évolution de la végétation des bords de routes est bien connu (Legrand *et al.*, 1989), il favorise toujours les espèces annuelles résistantes.

### Comparaison des emprises avec le milieu extérieur

La structure des communautés végétales varie de façon importante en réponse aux variations spatiales et temporelles de l'environnement physique (Pacala, 1989), et on a vu l'importance des caractéristiques techniques des emprises et du fauchage. Cependant, sur tous les sites, la végétation non fauchée des emprises s'apparente à la végétation « naturelle » extérieure, y compris lorsque le paysage est anthropisé, ce qui rend possible un rôle de corridor pour les espèces autochtones (Noss, 1987 ; Bennett, 1991 ; Baudry *et al.*, 1995). Nous ne disposions jusqu'à présent que d'informations très partielles et sans comparaison directe sur ce sujet (Tanghe, 1986 ; Ullmann & Heindl, 1989).

En garrigue, on retrouve en BNF une communauté typique de la végétation méditerranéenne (garrigue basse ouverte), quoique dégradée, à *Brachypodium*

*retusum* et ligneux bas (Heindl & Ullmann, 1991 ; Tatoni *et al.*, 1994). Cette végétation reste très ouverte, surtout dans les sites de forte pente quasiment sans sol qui rendent la colonisation difficile, mais elle est très comparable à ce qu'on observe à l'extérieur en dehors des bois. De plus les observations dans les zones planes à sol plus profond et la présence déjà importante du Chêne vert font penser que c'est un milieu qui évolue vers le boisement (Barbero *et al.*, 1992). Dans ce site de garrigue, les emprises restent cependant moins riches que l'extérieur, probablement du fait de la quasi absence de sol qui ralentit considérablement la colonisation et réduit l'hétérogénéité des situations topographiques. En secteur de pinède, la végétation de la BNF représente la végétation naturelle secondaire du site (Werno, 1980), masquée en grande partie par la sylviculture monospécifique du Pin maritime. En secteur cultivé, les plantations et la dynamique naturelle aboutissent à la reconstitution de haies devenues rares dans le paysage agricole local, et les zones herbacées constituent des friches et des prairies hautes qui, sans être exceptionnelles, restent plus diversifiées que la végétation engendrée par l'agriculture intensive (voir aussi Way, 1977 ; Froment & Joyce, 1986 ; Tanghe, 1986). La gestion extensive menée sur les secteurs étudiés permet donc aux processus dynamiques naturels de s'effectuer, rapprochant ainsi la végétation des emprises de celle de l'extérieur.

## Implications en matière de gestion

La végétation des dépendances vertes dans les secteurs d'agriculture ou de sylviculture intensives présente un intérêt écologique certain, qui va au delà de sa richesse spécifique plus forte qu'à l'extérieur. En effet la gestion extensive a permis de reconstituer grossièrement et de manière empirique des habitats « naturels » pour ces régions, au moins en BNF. Il serait intéressant sur le site forestier de diminuer le nombre de fauchages annuels pour tenter de revenir en BF à une végétation herbacée moins banale et moins coupée du milieu naturel. Il faudrait aussi expérimenter l'intérêt écologique d'un apport de sol d'origine locale (afin d'avoir une banque de graines locale) pour étudier la vitesse de recolonisation des groupements naturels. Marks & Mohler (1985) ont montré l'importance de cette banque de graines et des éléments végétatifs viables dans la rapidité de colonisation d'un champs cultivé après abandon. Cependant, Milberg & Persson (1994) ont montré que la banque de graines du sol des bords de routes est un faible prédicteur de la composition future de la végétation, ce qui s'accorde avec la règle générale de l'imprévisibilité de colonisation en milieux initiaux et l'importance des processus de dispersion (Moore, 1980 ; Beatty, 1991). La diversification végétale observée dans ces secteurs n'est pas forcément synonyme d'augmentation de la qualité biologique du milieu, car elle est susceptible d'accroître l'effet barrière, particulièrement dans une zone forestière (Oxley *et al.*, 1974 ; Räty, 1979 ; Baudry *et al.*, 1995). En zone cultivée, la gestion extensive a permis que se constituent des milieux comparables aux haies. Cet intérêt particulier en paysage agricole (rôle potentiel de corridor) est susceptible d'être limité si les aménagements extérieurs aux emprises, comme le remembrement, détruisent le réseau de haies et donc réduisent la densité de connexions.

Malgré ces restrictions, on observe, quel que soit le site, que se constitue une végétation de lisière, au plan floristique (diversité relativement forte, imbrication de groupements différents) et structural (largeur modérée, plusieurs strates). Or, les lisières sont potentiellement riches en elles-mêmes et comme zones d'échanges,

bien que les avis soient partagés (Laurance & Yensen, 1991 ; Dunning *et al.*, 1992 ; Merriam & Wegner, 1992 ; Hansen *et al.*, 1992 ; Taylor *et al.*, 1993 ; Wiens *et al.*, 1993 ; Murcia, 1995). La gestion extensive des dépendances vertes autoroutières pourrait donc favoriser des flux d'individus utilisant les emprises comme ressource principale, temporaire ou annexe.

La gestion actuelle conduira probablement à terme à un boisement plus continu, quel que soit le secteur, sur l'ensemble de la partie non fauchée de l'emprise. Or il peut être intéressant de maintenir des zones ouvertes à un stade herbacé ou arbustif intermédiaire de la succession végétale, favorable à la diversité animale (Southwood *et al.*, 1979). La diversification floristique et structurale alors produite est favorable à la diversification et à l'abondance de plusieurs groupes animaux : Orthoptères (Fielding & Brusven, 1995), Lépidoptères (Gonseth, 1992 ; Munguira & Thomas, 1992), Micromammifères (Adams & Geis, 1983 ; Merriam & Lanoue, 1990 ; Bennett *et al.*, 1994), Oiseaux en zone d'agriculture intensive (Arnold & Weeldenburg, 1990 ; Haas, 1995). Les résultats d'une recherche conduite sur divers groupes faunistiques semblent aller dans ce sens (Meunier *et al.*, *in prep.*). Le fait de favoriser des niveaux différents de biodiversité (richesse spécifique, diversité des peuplements) n'est pas l'unique objectif possible de gestion des emprises : on peut aussi chercher à conserver des milieux spécifiques mais pauvres ou renforcer certaines espèces clés ou rares (Ehrlich & Wilson, 1991 ; Angermeier & Karr, 1994). Il serait alors intéressant, en gardant les mêmes principes de gestion, de faire varier les actions suivant les secteurs géographiques, afin de favoriser le développement d'une flore moins banale. Ces objectifs restent encore à préciser dans l'espace et dans le temps.

## REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une expertise financée par la société des Autoroutes du Sud de la France (ASF). F. Meunier est cofinancé par le Centre National de la Recherche Scientifique et le Conseil Régional de Poitou-Charentes dans le cadre d'une thèse de Docteur-Ingénieur. Les auteurs tiennent à remercier tout particulièrement MM. H. Coumoul et P. Chavaren, responsables du Service Nature et Paysages d'ASF pour leur aide permanente et efficace dans la réalisation de ce travail. Nous remercions également le personnel des districts de Langon, Niort et Orange qui a toujours facilité notre travail de terrain. M. Barbero et deux « referees » anonymes ont porté un avis critique précieux sur une précédente version de ce manuscrit. Il nous est agréable de remercier L. Ruchon pour la réalisation de la figure 1.

## RÉSUMÉ

Dans le but d'évaluer les relations fonctionnelles entre une structure linéaire artificielle - les autoroutes - et le milieu traversé, nous avons décrit la végétation des dépendances vertes autoroutières en comparaison avec trois milieux différents, sur la base d'un inventaire de la richesse spécifique et de relevés floristiques. Nous nous sommes situés dans le cadre d'une gestion extensive de ces dépendances qui a pour objectif de favoriser la colonisation par la végétation naturelle. Les résultats montrent que la richesse spécifique de ces emprises est indépendante de celle du milieu traversé, mais corrélée positivement à leur largeur. La diversité végétale est plus forte que celle du milieu extérieur quand ce dernier est appauvri par l'anthropisation. Quel que soit le site, la végétation autochtone a globalement

réussi à s'installer, favorisant ainsi la connectivité d'un milieu au départ bouleversé (construction) avec les paysages traversés. Cependant des différences de flore persistent dues au moins en partie à la gestion (maintien d'une bande de végétation fauchée) et à la structure des emprises, communes à tous les sites d'études. Les dépendances vertes autoroutières sont donc susceptibles d'être gérées en complémentarité avec le milieu traversé afin d'assurer un certain nombre de fonctions écologiques au sein des paysages, notamment corridor ou habitat, qui devront être précisées par l'étude de la faune.

Mots-clés : Biodiversité, Dépendances vertes autoroutières, Gestion extensive, Paysage, Végétation.

## SUMMARY

In order to assess the functional relations between a linear and artificial structure - motorways - and adjacent habitats, species richness and plant communities of motorway verges were compared to three different habitats. Motorway verges are managed extensively in order to favour spontaneous dynamics of vegetation. Species richness of motorway verges is independent of adjacent habitat richness and is positively correlated with width. Verges are more diversified than adjacent habitat when the latter is impoverished by human use. In all cases studied, verges are colonized by native vegetation, which seems favourable to the connectedness of verges (disrupted at the building) with adjacent habitats. Nevertheless some differences in flora existed, especially because of verge management (mowing regime) and structure, identical in all sites. It seems possible to manage motorway verges in order to maintain or restore ecological functions in a landscape, like corridor or habitat, which will have to be verified with data on fauna.

Key words: Biodiversity, Extensive management, Landscape, Motorway verges, Vegetation.

## RÉFÉRENCES

ADAMS, L. W. & GEIS, A. D. (1983). — Effects of roads on small mammals. *J. Appl. Ecol.*, 20 : 403-415.

ANGERMEIER, P. L. & KARR, J. R. (1994). — Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience*, 44 : 690-697.

ARNOLD, G. W. & WEELDENBURG, J. R. (1990). — Factors determining the number and species of birds in road verges in the wheatbelt of Western Australia. *Biol. Conserv.*, 53 : 295-315.

BARBAULT, R. (1995). — Biodiversity dynamics : from population and community ecology approaches to a landscape ecology point of view. *Landscape Urban Plann.*, 31 : 89-98.

BARBERO, M., LOISEL, R. & QUÉZEL, P. (1992). — Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio*, 99-100 : 19-34.

BARON, Y. (1996). — *Les plantes sauvages et leurs milieux en Poitou-Charentes. Un guide écologique régional pour l'approche des groupements végétaux.* Atlantique éditions de l'actualité scientifique. Poitiers.

BAUDRY, J. & MERRIAM, G. (1988). — Connectivity and connectedness : functionnal versus structural patterns in landscapes, pp. 23-28. *In* : K. F. Schreiber (ed.). *Connectivity in landscape ecology.* Proc. 2nd IALE seminar, Münstersche Geographische Arbeiten.

BAUDRY, J., ROULLEAU, J.-N. & BUREL, F. (1995). — Les dépendances vertes des autoroutes : du verdissement à l'intégration dans le fonctionnement écologique des paysages. *Nature-Sciences-Sociétés,* Hors série, 77-83.

BEATTY, S. W. (1991). — Colonization dynamics in a mosaic landscape : the buried seed pool. *J. Biogeogr.*, 18 : 553-563.
BENNETT, A. F. (1991). — Roads, roadsides and wildlife conservation : a review, pp. 107-117. *In* : D. A. Saunders & R. J. Hobbs (eds). *Nature Conservation 2. The role of corridors.* Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.
BENNETT, A. F., HENEIN, K. & MERRIAM, G. (1994). — Corridor use and the elements of corridor quality : chipmunks and fencerows in a farmland mosaic. *Biol. Conserv.*, 68 : 155-165.
BONIN, G. & TATONI, T. (1991). — Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement. *Ecologia Mediterranea*, 16 : 403-414.
BUREL, F. (1991). — *Dynamique d'un paysage, réseaux et flux biologiques.* Thèse d'Etat, Rennes.
BUREL, F. & BAUDRY, (1995). — Species biodiversity in changing agricultural landscapes : a case study in the pays d'Auge, France. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 55 : 193-200.
BURDEAU, M. (1996). — L'expérience française de la concession d'autoroutes à péage : bilan et perspectives. *Les cahiers des autoroutes françaises*, 13. Association des Sociétés Françaises d'Autoroutes, Paris.
COUMOUL, H. & CHAVAREN, P. (1992). — *Guide d'entretien des dépendances vertes.* Autoroutes du Sud de la France.
CRAWLEY, M. J. & BROWN, S. L. (1995). — Seed limitation and the dynamics of feral oilseed rape on the M25 motorway. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 259 : 49-54.
DUNNING, J. B., DANIELSON, B. J. & PULLIAM, H. R. (1992). — Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65 : 169-175.
EHRLICH, P. R. & WILSON, E. O. (1991). — Biodiversity studies : science and policy. *Science*, 253 : 758-762.
FARIG, L. & MERRIAM, G. (1985). — Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66 : 1762-1768.
FIELDING, D. J. & BRUSVEN, M. A. (1995). — Grasshopper densities on grazed and ungrazed rangeland under drought conditions in southern Idaho. *Great Basin Nat.*, 55 : 352-358.
FORMAN, R. T. T. (1995). — Some general principles of landscape and regional ecology, *Agric. Ecosyst. Environ.*, 10 : 133-142.
FROMENT, A. & JOYCE, C. (1986). — Vers une gestion écologique des espaces verts routiers. *Les Naturalistes belges*, 67 : 97-116.
GONSETH, Y. (1992). — La faune des Lépidoptères diurnes (*Rhopalocera*) des talus routiers et ferroviaires du Jura neuchâtelois. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, 65 : 413-430.
HAAS, C. A. (1995). — Dispersal and use of corridors by birds in wooded patches on an agricultural landscape. *Cons. Biol.*, 9 : 845-854.
HANSEN, A. J., RISSER, P. G. & DI CASTRI, F. (1992). — Epilogue : biodiversity and ecological flows across ecotones, pp. 424-438. *In* : A. J. Hansen and F. di Castri (eds). *Ecological Studies – Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows.* Springer-Verlag.
HANSSON, L., FAHRIG, L. & MERRIAM, G. (eds). (1995). — *Mosaic landscapes and ecological processes.* Chapman & Hall, London.
HEINDL, B. & ULLMANN, I. (1991). — Roadside vegetation in mediterranean France. *Phytocoenologia*, 20 : 111-141.
HOLT, R. D., ROBINSON, G. R. & GAINES, M. S. (1995). — Vegetation dynamics in an experimentally fragmented landscape. *Ecology*, 76 : 1610-1624.
HOLZAPFEL, C. & SCHMIDT, W. (1990). — Roadside vegetation along transects in the Judean Desert. *Isr. J. Bot.*, 39 : 263-270.
ISABELLE, P. S., FOOKS, L. J., KEDDY, P. A. & WILSON, S. D. (1987). — Effects of roadside snowmelt on wetland vegetation : an experimental study. *J. Environ. Manage.*, 25 : 57-60.
JAUZEIN, P. (1995). — *Flore des champs cultivés.* SOPRA, INRA Editions, Paris.
JOHNSON, H. B., VASEK, F. C. & YONKERS, T. (1975). — Productivity, diversity and stability relationships in Mojave Desert roadside vegetation. *Bull. Torrey Bot. Club*, 102 : 106-115.
KAREIVA, P. & WENNERGREN, U. (1995). — Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 373 : 299-302.
LAMONT, B. B., WHITTEN, V. A., WITKOWSKI, E. T. F., REES, R. G. & ENRIGHT, N. J. (1994). — Regional and local (road verge) effects on size and fecundity in *Banksia menziesii*. *Aust. J. Ecol.*, 19 : 197-205.
LAURANCE, W. F. & YENSEN, E. (1991). — Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biol. Conserv.*, 55 : 77-92.
LEFEUVRE, J. C. & BARNAUD, G. (1988). — Ecologie du paysage : mythe ou réalité. *Bulletin d'Ecologie*, 19 : 493-522.

LEGRAND, A., KEIME, M. P. & GENARD, M. (1989). — *Entretien des bords de route : influence sur la flore et la faune.* Ministère de l'Environnement, Sretie, Paris.

LEWIS, S. A. (1991). — The conservation and management of roadside vegetation in South Australia, pp. 313-318. *In* : D. A. Saunders & R. J. Hobbs (eds). *Nature Conservation 2. The role of corridors.* Survey Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia.

LIGHTFOOT, D. C. & WHITFORD, W. G. (1991). — Productivity of creasotebush foliage and associated canopy Arthropods along a desert roadside. *Am. Midl. Nat.*, 125 : 310-322.

MAGURRAN, A. E. (1988). — *Ecological diversity and its measurement.* Chapman & Hall, London.

MARKS, P. L. & MOHLER, C. L. (1985). — Succession after elimination of buried seeds from a recently plowed field. *Bull. Torrey Bot. Club*, 112 : 376-382.

MELMAN, P. J. M., VERKAAR, H. J. & HEEMSBERGEN, H. (1988). — Species diversity of road verge vegetation and mowing regime in the Netherlands, pp. 165-170. *In* : H. J. During, M. J. A. Werger & J. H. Willems (eds). *Diversity and pattern in plant communities.* SPB Academic Publishing, The Netherlands.

MERRIAM, G. & LANOUE, A. (1990). — Corridor use by small mammals : field measurement for three experimental types of *Peromyscus leucopus. Agric. Ecosyst Environ.*, 4 : 123-131.

MERRIAM, G. & WEGNER, J. (1992). — Local extinctions, habitat fragmentation and Ecotones, pp. 151-169. *In* : A. J. Hansen and F. di Castri (eds). *Ecological Studies – Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows.* Springer-Verlag.

MILBERG, P. & PERSSON, T. S. (1994). — Soil seed bank and species recruitment in road verge grassland vegetation. *Ann. Bot. Fennici*, 31 : 155-162.

MOORE, P. D. (1980). — Soil seed banks. *Nature*, 284 : 123-124.

MUNGUIRA, M. L. & THOMAS, J. A. (1992). — Use of road verges by butterfly and burnet populations, and the effect of roads on adult dispersal and mortality. *J. Appl. Ecol.*, 29 : 316-329.

MURCIA, C. (1995). — Edge effect in fragmented forests : implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.*, 10 : 58-62.

NOSS, R. F. (1987). — Corridors in real landscapes : a reply to simberloff and cox. *Consrv. Biol.*, 1 : 159-164.

OXLEY, D. J., FENTON, M. B. & CARMODY, G. R. (1974). — The effects of roads on population of small mammals. *J. Appl. Ecol.*, 2 : 51-59.

PACALA, S. W. (1989). — Plant population dynamic theory, pp. 54-57. *In* : J. Rougharden, R. M. May & S. A. Levin (eds). *Perspectives in Ecological Theory.* Princeton Univ. Press.

PARR, T. W. & WAY, J. M. (1988). — Management of roadside vegetation : the long-term effects of cutting. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 1073-1087.

PICKETT, S. T. A. (1982). — Population patterns through twenty years of oldfield succession. *Vegetatio*, 49 : 45-59.

PICKETT, S. T. A., COLLINS, S. L. & ARMESTO, J. J. (1987). — A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, 69 : 109-114.

PICKETT, S. T. A. & CADENASSO, M. L. (1995). — Landscape ecology : spatial heterogeneity in ecological systems. *Science*, 269 : 331-334.

RAMEAU, J. C., MANSION, D. & DUME, G. (1989). — *Flore forestière française. 1. plaines et collines.* Institut pour le Développement Forestier. Lavoisier, Paris.

RÄTY, M. (1979). — Effect of higway traffic on tetraonid densities. *Ornis Fennica*, 56 : 169-170.

SAS INSTITUTE (1990). — *SAS/STAT user's guide, version 6.* SAS Institute Inc. Cary, N.C., USA.

SCHMIDT, W. (1989). — Plant dispersal by motor cars. *Vegetatio*, 80 : 147-152.

SMITH, D. S.. & HELLMUND, P. C. (eds) (1993). — *Ecology of greenways : design and function of linear conservation areas.* University of Minnesota Press, Minneapolis.

SOUTHWOOD, T. R. E., BROWN, V. K. & READER, P. M. (1979). — The relationships of plant and insect diversities in succession. *Biol. J. Linn. Soc.*, 12 : 327-348.

SPENCER, H. J. & PORT, G. R. (1988). — Effects of roadside conditions on plants and insects. II. Soil conditions. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 709-715.

SPENCER, H. J., SCOTT, N. E., PORT, G. R.. & DAVISON, A. W. (1988). — Effects of roadside conditions on plants and insects. I. Atmospheric conditions. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 699-707.

TANGHE, M. (1986). — Approche floristique et phytoécologique des espaces verts autoroutiers de la moyenne Belgique (Brabant-Hainaut). *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 119 : 22-34.

TATONI, T., MAGNIN, F., BONIN, G. & VAUDOUR, J. (1994). — Secondary successions on abondoned cultivation terraces in calcareous Provence. I. Vegetation and soil. *Acta Oecol.*, 15 : 431-447.

TAYLOR, P. D., FAHRIG, L., HENEIN, K. & MERRIAM, G. (1993). — Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, 68 : 571-573.

TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGES, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. & WEBB, D. A. (1964-1980). — *Flora Europea.* Cambridge University Press, Cambridge.

ULLMANN, I. (1987). — Alien plants in semi-natural plant communities along traffic lines in Northern Bavaria, pp. 402, 6-52-6. *In* : W. Greuter, B. Zimmer & A. D. Behuke (eds). *Abstracts XIV Int. Bot. Congr. Berlin.*

ULLMANN, I. & HEINDL, B. (1989). — Geographical and ecological differentiation of roadside vegetation in temperate Europe. *Bot. Acta*, 102 : 261-269.

ULLMANN, I., BANNISTER, P. & WILSON, J. B., (1995). — The vegetation of roadside verges with respect to environmental gradients in southern New Zealand. *J. Veg. Sci.*, 6 : 131-142.

WACE, N. (1977). — Assessment of dispersal of plant species : the car-borne flora in Canberra. *Proc. Ecol. Soc. Aust.*, 10 : 167-186.

WAY, J. M. (1977). — Roadside verges and conservation in Britain : a review. *Biol. Conserv.*, 12 : 65-74.

WERNO, J. (1980). — *Phytoécologie des landes de Gascogne : biomasse et phénologie de la lande mésophile.* DEA, Université de Bordeaux I.

WIENS, J. A. (1992). — Ecological flows across landscape boundaries : a conceptual overview, pp. 217-235. *In* : A. J. Hansen and F. di Castri (eds). *Ecological Studies – Landscape boundaries : consequences for biotic diversity and ecological flows.* Springer-Verlag.

WIENS, J. A., STENSETH, N. C., VAN HORNE, B. & IMS, R. A. (1993). — Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, 66 : 369-380.

WILCOX, D. A. (1989). — Migration and control of purple Loosestrife (*Lythrum salicaria* L.) along highway corridors. *Environ. Manage.*, 13 : 365-370.

WILKINSON, L. (1988). — *SYSTAT : the system for statistics.* Systat Inc., Evanston, Illinois.

YOUNG, K. R. (1994). — Roads and the environmental degradation of tropical montane forests. *Conserv. Biol.*, 8 : 972-976.