

**Zeitschrift:** Botanica Helvetica  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 111 (2001)  
**Heft:** 1

**Artikel:** Effets de microperturbations expérimentales sur la dynamique de la diversité végétale d'une roselière alluviale eutrophe  
**Autor:** Touzard, Blaise / Clément, Bernard  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-73899>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Effets de microperturbations expérimentales sur la dynamique de la diversité végétale d'une roselière alluviale eutrophe

**Blaise Touzard<sup>1,\*</sup>, Bernard Clément<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> U. M. R. C. N. R. S. 6553 «Ecobio», Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes – France.  
(Tél.: + 33 (0) 2 99 28 29 97, Fax: + 33 (0) 2 99 28 16 26, mél: [bernard.clement@univ-rennes1.fr](mailto:bernard.clement@univ-rennes1.fr)).

\* Adresse et auteur correspondant  
Université de Rouen, Laboratoire d'Ecologie, UPRES-EA 1293, F-76821 Mont Saint-Aignan, France.  
(Tél.: + 33 (0) 2 35 14 66 56, Fax: + 33 (0) 2 35 14 66 55, mél: [blaise.touzard@univ-rouen.fr](mailto:blaise.touzard@univ-rouen.fr)).

Manuscrit accepté le 28 Février, 2001

### Abstract

Touzard B. and Clément B. 2001. Plant diversity dynamics in an eutrophic alluvial reed bed after experimental small-scale disturbances. Bot. Helv. 111: 45–58.

In an eutrophic alluvial reed bed in western France, artificial disturbances (mowing) and natural disturbances (cattle, roebucks, boars, voles...) are very frequent. In order to mime these disturbances, experimental small-scale disturbances of various intensities were generated in April 1996 after the end of the winter flooding. The two first intensities of disturbances (I1 and I2) were created by herbicide contact (Round-up®) associated (I2) or not (I1) with litter removal. Intensity 3 (I3) corresponded to the mechanic removal of the top of the soil. In intensity 4 (I4), seed bank was removed by exporting the top 10 cm of the soil. The size of disturbances (1m<sup>2</sup>) was chosen to mime natural disturbances. Subsequent changes in cover, species composition and some diversity indexes (species richness, species diversity, spatial heterogeneity, evenness, dominance) were observed over one following vegetation cycle from May 1996 to August 1996 and compared to undisturbed vegetation. After four months of recolonisation, disturbances removed significantly species composition in disturbed areas. Plant recolonisation and plant diversity dynamics depended on the intensity of disturbances. The results showed the role of disturbances in plant diversity dynamics and in particular in the maintenance of biological diversity at the scale of the marsh. In the context of a gradient of disturbances intensities, the results confirmed the framework of the intermediate disturbance hypothesis (Connell 1978, Grime 1979, Huston 1979) which shows that species richness or diversity is maximum at an intermediate intensity of disturbances.

*Key words:* Reed bed, wetland, small-scale disturbances, resilience, species richness, species diversity.

## Introduction

Les microperturbations constituent des mécanismes importants de maintien de la diversité dans les communautés végétales en produisant une mosaïque de taches qui varient dans leur composition spécifique (Pickett et White 1985). Sousa (1984) définit une perturbation comme «une destruction discrète, ponctuelle d'un ou de plusieurs individus qui crée directement ou indirectement une opportunité d'établissement ou d'installation pour de nouveaux individus ou de nouvelles populations». Ces taches fournissent ainsi des microsites pour l'installation d'espèces fugitives dans des espaces autrement dominés par des compétiteurs supérieurs (Collins 1989). Les écosystèmes prairiaux sont couramment dominés par une matrice d'espèces pérennes de type graminées qui contrôle la structure de ces communautés végétales. Les plantes impliquées entrent en compétition pour l'espace, ressource générale qui inclut l'eau, les nutriments et la lumière (Collins et Glenn 1988). Dans ces systèmes herbacés, la richesse spécifique et la diversité sont inversement proportionnelles au couvert des espèces dominantes de la matrice spécifique (Gibson et Hulbert 1987). Cependant, de nombreuses microperturbations se produisent et créent ainsi des «fenêtres d'invasion» (Johnstone 1986) favorables à l'établissement d'espèces issues ou non de la matrice d'origine (Collins et Uno 1983).

Un effet complémentaire des perturbations est d'augmenter l'hétérogénéité spatiale (Pickett et White 1985) qui est définie comme la variation point par point de la composition spécifique dans une communauté végétale (Inouye et al. 1987). Ces microperturbations induisent une microsuccession végétale à l'échelle de la «fenêtre d'invasion» (Rapp et Rabenowitz 1985). Les faibles compétiteurs produits par les perturbations sont très vite remplacés par des espèces dominantes issues de la matrice (Belsky 1987). La vitesse et la nature de la microsuccession dépendent de nombreux facteurs incluant la nature, la sévérité et la fréquence des perturbations, le pool d'espèces disponibles et les performances intrinsèques des espèces occupant les espaces perturbés (Pickett et al. 1987). Ainsi, les perturbations posent le problème de la résilience des écosystèmes. La résilience correspond à la vitesse de recouvrement d'un écosystème perturbé (Westman 1978). Le recouvrement d'une surface perturbée est parfois très rapide alors que le temps mis pour revenir à une composition spécifique identique avant perturbation peut être long (Lavorel 1999). Par exemple, les écosystèmes méditerranéens sont caractérisés par une forte résilience aux perturbations naturelles et causées par l'homme (Dell et al. 1986). Ces écosystèmes se revégétalisent très souvent par un processus d'autosuccession (Hanes 1971) dans lequel les premières espèces à apparaître immédiatement après l'impact régressif sont les mêmes que celles qui existaient précédemment (Tarrega et al. 1995). Il existe très peu d'études dans les écosystèmes prairiaux humides des zones atlantiques et le processus d'autosuccession n'est pas démontré. Ces écosystèmes perturbés peuvent se régénérer à partir d'organes ayant réussi à survivre (Bullock et al. 1995) ou à partir de la banque de graines du sol (Tarrega et al. 1997) et de la pluie de graines (Stockling et Baumler 1996).

L'objectif de cette étude est d'analyser les effets de microperturbations expérimentales sur la dynamique de la diversité végétale d'une communauté végétale à faible niveau de diversité. Le modèle biologique retenu est une roselière alluviale eutrophe à *Phalaris arundinacea* située dans l'Ouest de la France. Les questions posées sont les suivantes:

- (1) Quelles sont les conséquences de microperturbations expérimentales d'intensités variables sur la composition floristique?
- (2) Quelle est la vitesse de résilience suite à l'action de ces perturbations expérimentales ?
- (3) A l'échelle de la microperturbation et de la communauté végétale, quels sont les effets des perturbations sur quelques descripteurs de la biodiversité végétale ?

## Matériel et méthodes

### 1 – Site d'étude

Les recherches ont été réalisées dans des zones humides des bords de la rivière Vilaine localisées dans le marais de Redon (47°42'3" Nord, 1°58'56" Ouest, altitude 2 à 3 mètres). Ce marais est situé sur la commune de Sainte-Marie de Redon en Bretagne (France). Au cours de l'hiver et début de printemps, pendant quatre à six mois, la plaine alluviale est recouverte par environ un mètre d'eau suivant les précipitations et les régimes d'inondation de la Vilaine. Le climat est tempéré océanique avec une pluviométrie annuelle de 700 mm à 800 mm. La moyenne des températures minimales est comprise entre 6 °C et 9 °C et celle des maximales entre 14 °C et 16 °C. En hiver, les températures minimales quotidiennes oscillent entre 2 °C et 3 °C. En été, les températures maximales journalières varient entre 23 °C et 24 °C. Les sols (fluvisols) s'établissent en fond de vallées sur des alluvions du quaternaire. Ce sont des sols hydromorphes à pseudo-gley, de texture argilo-limoneuse, caractérisés par une humidité liée à la dynamique d'une nappe d'eau temporaire (AFES 1992). Ces zones rivulaires présentent l'intérêt de posséder à la fois des espaces en déprise agricole avec des friches d'âge successional variable (5 ans à 20 ans) et des parcelles toujours soumises aux activités agricoles locales. Dans le marais de Redon, la source majeure de perturbations provient des activités agricoles et des perturbations naturelles. Les pratiques culturales résident en des fauches de la mi-juin à la mi-juillet suivant les années et parfois un pâturage extensif du bétail à l'automne après la repousse. Des agents perturbateurs naturels (bovins, chevreuils, sangliers, campagnols), en remuant la terre, créent des microperturbations.

### 2 – Microperturbations expérimentales et relevés de végétation

Les expérimentations ont été réalisées dans une roselière eutrophe, fauchée chaque année, qui s'établit dans de légères dépressions topographiques de 10 centimètres de profondeur au sein de la plaine alluviale. La contrainte hydrodynamique est significative dans ces dépressions fermées qui génèrent une rétention d'eau en surface prolongée de quelques semaines. Cette roselière, hydromorphe, se caractérise par la dominance du petit roseau (*Phalaris arundinacea*), une graminée pérenne clonale dont la fréquence est supérieure à 75%.

Le protocole expérimental consiste en un dispositif factoriel matérialisé par une placette expérimentale permanente clôturée de 10 mètres x 10 mètres (100 m<sup>2</sup>). La répartition des carrés expérimentaux de 1 m<sup>2</sup> dans la placette a été faite de façon aléatoire. Afin de mimer les perturbations naturelles et artificielles se produisant dans le marais de Redon, 4 intensités de perturbations ont été choisies. Les traitements ont consisté en l'application en avril 1996 (après le retrait des eaux) d'un herbicide systémique (Round-up® à base de Glyphosyl Phosphate). Ce produit permet de supprimer les plantes en place en 3 semaines et la migration des molécules d'herbicide se fait des tiges vers les racines. Cet herbicide n'altère pas la viabilité de la banque de graines du sol et il n'y a pas de rémanence dans le sol. 5 réplicats par traitement ont été appliqués. Les deux premiers niveaux d'intensités de perturbation (I1 et I2) ont été réalisés par l'application de Round-up® avec (I2) ou sans (I1) exportation de la litière et de la nécromasse résultantes. L'intensité 3 (I3) a été élaborée par une application d'herbicide, une exportation de la litière et de la nécromasse et un travail mécanique du sol en surface à l'aide d'une binette. Dans les perturbations de très forte intensité (I4), la banque de graines du sol a été exportée en enlevant les 10 premiers centimètres de sol. Les perturbations consistant en l'exportation de litière (I2) simulent l'herbivorie et une fauche excessive. Les niveaux d'intensité supérieurs (I3 et I4) reconstituent un gradient de perturbations provoquées par les agents perturbateurs naturels. Afin de comparer les carrés perturbés à la dynamique d'échantillons non perturbés, des carrés témoins (T) ont été choisis au sein du dispositif factoriel.

Les relevés floristiques ont été réalisés tous les mois, de mai 1996 à août 1996, permettant ainsi un suivi phénologique précis des espèces. Ce sont les données collectées à l'optimum phénologique des espèces (juillet 1996) qui ont été utilisées dans l'analyse multivariée. La composition floristique de chaque carré expérimental de 1 m<sup>2</sup> a été inventoriée avec mention des coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (1932).

### 3 – Analyses des données

#### Analyse de la composition spécifique

Les facteurs déterminant la composition et la structure de la végétation perturbée et non perturbée ont été discriminés grâce à une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) (Hill 1973) sur les relevés floristiques réalisés dans les différents carrés de 1 m<sup>2</sup> (logiciel Praxis 4.2). L'AFC a été effectuée sur un tableau (Y) contenant des données de comptage en abondance-dominance des  $p = 29$  espèces (en colonnes) dans les  $n = 25$  relevés (en lignes). Ces données ont ensuite été croisées avec des facteurs explicatifs à l'aide d'une Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI) (ter Braak 1986) pour quantifier la part de la variation de la composition floristique du tableau Y pouvant être attribuée aux traitements (témoins et perturbations). L'AFCVI permet de coupler deux tableaux de données. Le premier tableau (Y) contient les abondances des espèces dans les relevés. Le second tableau (X) est formé des  $q = 5$  variables de traitement (T, I1, I2, I3, I4) (en colonnes) dans les mêmes  $n = 25$  relevés (en lignes). Le tableau Y, contenant des variables de composition floristique à expliquer, est ainsi comparé au second tableau X constitué des variables explicatives. Dans les deux types d'analyses (AFC et AFCVI), la variation totale de la composition en espèces est mesurée par une inertie totale ou trace. La comparaison de la trace de l'AFC ( $\lambda_1$ ) obtenue pour le premier tableau et la trace de l'AFCVI résultante ( $\lambda_2$ ) indique la part de variance du tableau Y expliquée par le tableau X de variables de milieu. Ce rapport a été calculé comme suit:  $(\lambda_2/\lambda_1) \times 100$  (Sabatier et al. 1989). L'ordination des relevés, espèces et traitements, par la lecture des cartes factorielles AFC et AFCVI, a permis de mettre en évidence des groupes de relevés signalés par des groupes d'espèces différentielles. Une fois ces groupes identifiés, un tableau synthétique des coefficients de présence des espèces dans chacun des groupes définis a été élaboré.

#### Analyse de la capacité de résilience et de la diversité spécifique

La résilience est mesurée par la vitesse de recolonisation végétale des carrés perturbés. Le recouvrement végétal a été évalué en pourcentage (%) de mai 1996 à août 1996 après la création des perturbations et comparé aux carrés témoins. Plusieurs indices (Tableau 1) ont été retenus pour appréhender

Tableau 1. Indices utilisés pour décrire la diversité.

Indices	Formules	Abbréviations
1 – Richesse spécifique moyenne (S)	$S \text{ moy} = (\sum S)/n$	S = nombre d'espèces par carré (1 m <sup>2</sup> ) moy = moyenne n = 5 carrés par traitement
2 – Diversité spécifique (H')		
alpha (H' <sub>α</sub> )	$H'_{\alpha} = - \sum (p_{1i} \times \log_2 p_{1i})$ $H'_{\alpha} \text{ moy} = (\sum H'_{\alpha})/n$	$p_{1i}$ = fréquence de l'espèce i dans chaque carré (1 m <sup>2</sup> )
gamma (H' <sub>γ</sub> )	$H'_{\gamma} = - \sum (p_{2i} \times \log_2 p_{2i})$	$p_{2i}$ = fréquence de l'espèce i dans les 5 carrés (1 m <sup>2</sup> ) réunis de chaque traitement $p_{2i} = (\sum p_{1i})/n$
3 – Hétérogénéité spatiale (H' <sub>β</sub> )	$H'_{\beta} = H'_{\gamma} - (\sum H'_{\alpha})/n$	
4 – Equitabilité (E)	$E = H'_{\alpha}/H' \text{ max}$ $E \text{ moy} = (\sum E)/n$	$H' \text{ max} = - \log_2 (1/S)$
5 – Dominance (D)	$D = \sum p_{1i}^2$ $D \text{ moy} = (\sum D)/n$	

les effets des perturbations sur la diversité végétale. La richesse spécifique correspond au nombre moyen d'espèces par carré ( $1 \text{ m}^2$ ) pour chaque traitement. L'indice de diversité est celui de Shannon et Weaver (1949). Il rend compte de la complexité d'une communauté végétale et varie de 0 (une seule espèce présente) à  $\log_2 S$  (où toutes les espèces ont la même abondance). Trois types d'indices de diversité ont été calculés à deux échelles spatiales différentes. Le premier est l'indice de diversité alpha ( $H'_\alpha$ ) qui mesure la diversité spécifique à l'échelle du carré d'échantillonnage de  $1 \text{ m}^2$ . La diversité gamma ( $H'_\gamma$ ) évalue la diversité à l'échelle de l'ensemble des carrés de  $1 \text{ m}^2$  d'un même traitement. En comparant les valeurs de ces deux types d'indices de diversité ( $\alpha$  et  $\gamma$ ), il est possible d'évaluer la diversité bêta ( $H'_\beta$ ) ou hétérogénéité spatiale qui est définie comme la similarité moyenne de la composition spécifique entre les 5 carrés d'un même traitement. L'équitabilité (Pielou 1966) (E) reflète l'hétérogénéité des abondances entre espèces d'une communauté végétale. Ce paramètre varie de 0 à 1 et devient maximal lorsque toutes les espèces ont des abondances égales dans la surface d'étude. L'équitabilité est calculée à partir de l'indice de diversité  $H'_\alpha$ . La dominance (D) est mesurée à partir de l'inverse de l'indice de diversité de Simpson (1949). Plus le carré d'échantillonnage contient des espèces à forte abondance, plus la valeur de la dominance est alors élevée. Le calcul de ces indices a requis la fréquence des espèces dans chaque carré d'échantillonnage estimée à partir des coefficients d'abondance-dominance transformés en fréquence. Considérant qu'une espèce affectée d'un coefficient d'abondance-dominance 5 présente un recouvrement compris entre 75% et 100%, la fréquence (pi) a été établie sur la moyenne entre ces deux valeurs limites soit  $(0,75+1)/2=0,875$ . Les espèces munies d'un coefficient + ont été remplacées par la valeur 0,0125 soit la moitié du coefficient 1 (0,025).

Les effets des traitements sur ces indices ont été analysés statistiquement à l'aide d'une analyse de variance (Anova) à un facteur (logiciel JMP 2.0.4). Un test de normalité qui a conclu à la normalité des distributions a été effectué au préalable (Box 1953). Quand des effets significatifs ont été trouvés, des tests de Student (Sokal et Rohlf 1981) ont été utilisés pour comparer les moyennes des variables (richesse, diversité, équitabilité, dominance).

## Résultats

### 1 – Effets des perturbations sur la composition floristique

L'AFCVI réalisée sur les tableaux Y (relevés/espèces) et X (relevés/traitements) exprime une trace de  $\lambda_2 = 0,412$ . La comparaison de cette valeur à la trace de l'AFC ( $\lambda_1 = 0,928$ ) montre que 44% de la variance du tableau floristique est expliquée par les traitements (Tableau 2). La valeur élevée de ce pourcentage indique que les perturbations jouent un rôle déterminant dans le changement de composition spécifique en favorisant le recrutement de nouvelles espèces absentes des témoins. La carte factorielle «traitements» de l'AFCVI (Figure 1) montre une disjonction sur l'axe 1, entre les témoins et les perturbations d'intensités 1 à 3. L'axe 2 oppose les perturbations de très forte intensité (I4) aux autres traitements (T, I1, I2, I3). Le groupe A des témoins (T) (Tableau 3) se caractérise par l'abondance de plantes pérennes à capacité de multiplication végétative importante (*Poa trivialis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Carex elata*, *Epilobium tetragonum*). Le groupe B (I1 à I3) est caractérisé par des espèces annuelles absentes des témoins (*Echinochloa crus-galli*, *Panicum dichotomiflorum*, *Atriplex hastata*, *Bidens tripartita*, *Sonchus asper*) ou pérennes (*Achillea ptarmica*, *Trifolium repens*, *Myosotis scorpioides*, *Lycopus europaeus*, *Plantago lanceolata*). Le groupe C (I4) ne comprend aucune espèce différentielle mais uniquement un nombre restreint d'espèces compagnes avec A et B.

### 2 – Résilience aux perturbations

Le recouvrement (Figure 2) varie à la fois dans le temps, l'espace et suivant les traitements considérés (I1 à I4). Les témoins (T) présentent un recouvrement végétal initial de 100% con-

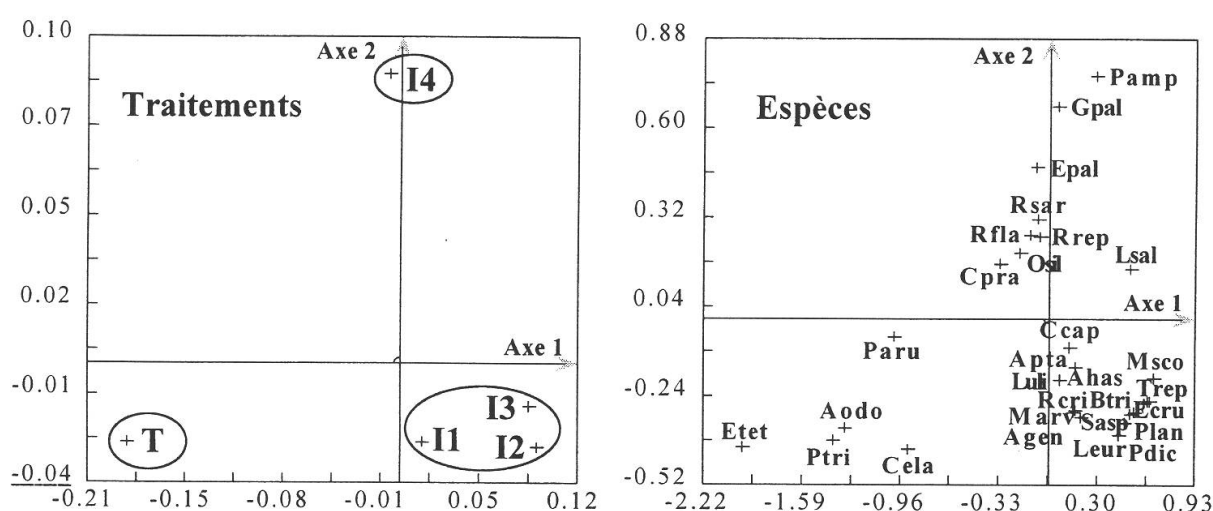


Fig. 1. Projection des traitements et des espèces dans le plan des 2 premiers axes de l'AFCVI (T: Témoins – I1, I2, I3 et I4: Gradient d'intensités de perturbations – Code des espèces: voir dans le Tableau 3).

Tableau 2. Résultats de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et de l'Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI).

Analyses	Facteur $i$	Valeur propre $\lambda_i$	Corrélation canonique $cor_i$	% inertie
AFC Y: 25 relevés $\times$ 29 espèces	1	0,260	0,510	26,66
	2	0,134	0,366	13,58
	3	0,097	0,311	10,20
	----- $\lambda_1 = \sum \lambda_1 = 0,928$			
AFCVI Effets des traitements sur la composition spécifique Y: 25 relevés $\times$ 29 espèces X: 25 relevés $\times$ 5 variables*	1	0,244	0,494	59,20
	2	0,099	0,315	24,13
	3	0,050	0,233	12,12
	----- $\lambda_2 = \sum \lambda_2 = 0,412$			
Pouvoir explicatif: $(\lambda_2/\lambda_1) \times 100 = 44,40\%$				

\* 5 traitement différents: T, I1, I2, I3 et I4

stant tout au long de l'expérimentation. Dans les zones perturbées, le recouvrement végétal augmente au cours du temps avec de grandes disparités entre les différentes intensités de perturbation. La recolonisation complète se produit en quatre mois pour les traitements (I2 et I3) avec des valeurs avoisinant les 100%. L'augmentation la plus importante se fait entre les mois de juin et juillet (transition de 20% à 90%) pour atteindre les 100% au mois d'août. De plus faibles valeurs de recouvrement sont observées pour les perturbations de faible (I1) ou de très forte intensité (I4) tant en cours (moins de 10% en juillet pour I4 et moins de 20% en juillet pour I1) qu'en fin de saison (15% pour I4 et 35% pour I1). L'analyse de variance montre un effet significatif des traitements sur le recouvrement pour les mois de juin ( $F_{(24, 4)} = 312,81$ ,  $p < 0,001$ ), juillet ( $F_{(24, 4)} = 11,36$ ,  $p < 0,001$ ) et août ( $F_{(24, 4)} = 9,64$ ,  $p < 0,001$ ).

Tableau 3. Tableau synoptique des coefficients de présence des espèces en relation avec les différents groupes A (témoin), B (intensité 1 à 3) et C (intensité 4).

Groupes de relevés:		A	B	C
Nombre de relevés:		5	15	5
Richesse spécifique par groupe:		11,6	18,4	7,8
Especes:	Code Espèces:			
<i>Poa trivialis</i>	Ptri	V*	I	.
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Aodo	III	I	.
<i>Epilobium tetragonum</i>	Etet	II	.	.
<i>Carex elata</i>	Cela	II	I	.
<i>Rumex crispus</i>	Rcri	II	III	.
<i>Alopecurus geniculatus</i>	Agen	II	IV	.
<i>Mentha arvensis</i>	Marv	III	V	.
<i>Echinochola crus-galli</i>	Ecru	.	V	.
<i>Panicum dichotomiflorum</i>	Pdic	.	V	.
<i>Achillea ptarmica</i>	Apta	I	V	I
<i>Atriplex hastata</i>	Ahas	.	IV	.
<i>Bidens tripartita</i>	Btri	.	IV	.
<i>Trifolium repens</i>	Trep	.	III	.
<i>Myosotis scorpioides</i>	Mscu	.	II	.
<i>Sonchus asper</i>	Sasp	.	II	.
<i>Lycopus europaeus</i>	Leur	.	I	.
<i>Plantago lanceolata</i>	Plan	.	I	.
<i>Lythrum salicaria</i>	Lsal	.	IV	II
<i>Polygonum amphibium</i>	Pamp	I	IV	V
<i>Cardamine pratensis</i>	Cpra	IV	III	II
<i>Crepis capillaris</i>	Ccap	IV	V	II
<i>Eleocharis palustris</i>	Epal	IV	IV	IV
<i>Galium palustre</i>	Gpal	II	III	IV
<i>Lotus uliginosus</i>	Luli	IV	V	II
<i>Oenanthe silaifolia</i>	Osil	II	II	I
<i>Phalaris arundinacea</i>	Paru	V	V	III
<i>Ranunculus flammula</i>	Rfla	III	V	IV
<i>Ranunculus repens</i>	Rrep	V	V	V
<i>Ranunculus sardous</i>	Rsar	IV	V	IV

\* Selon la fréquence relative d'une espèce dans un groupe, plusieurs coefficients de présence sont attribués:

(I): fréquence relative  $\leq 20\%$

(II):  $20\% < \text{fréquence relative} \leq 40\%$

(III):  $40\% < \text{fréquence relative} \leq 60\%$

(IV):  $60\% \text{ fréquence relative} \leq 80\%$

(V): fréquence relative  $\geq 80\%$

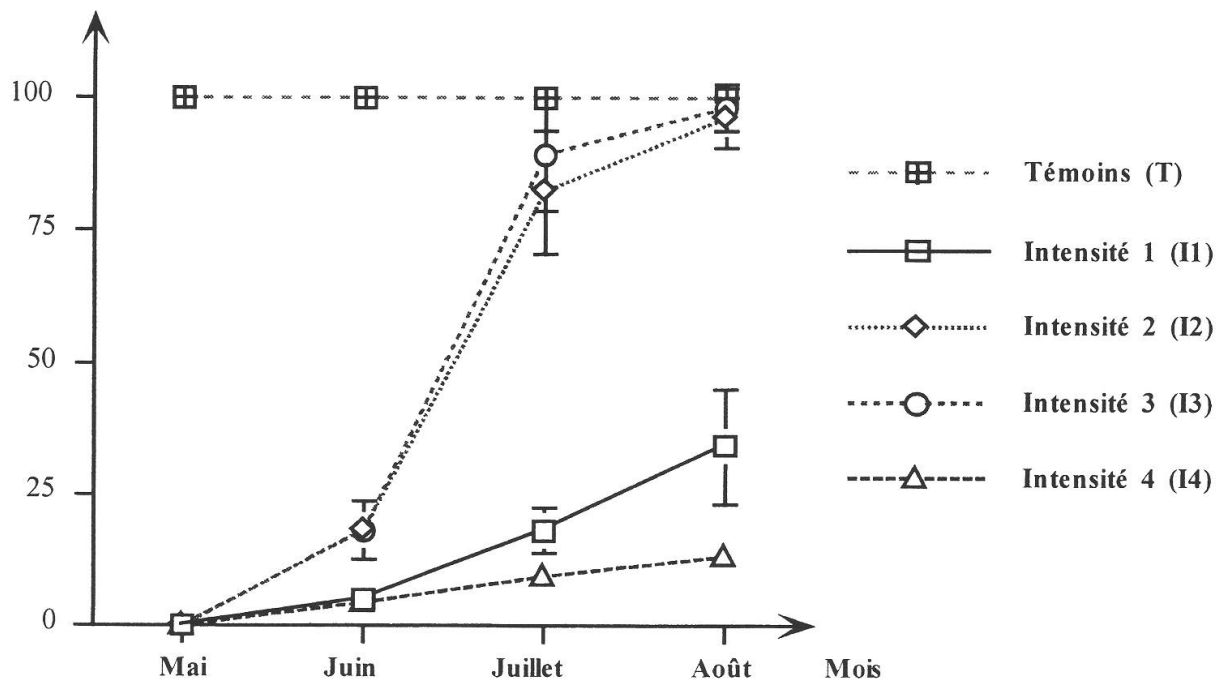


Fig. 2. Dynamique temporelle de la recolonisation végétale (en % de recouvrement) en relation avec les différents traitements (T: Témoins – I1, I2, I3 et I4: Gradient d'intensités de perturbations – Les barres d'erreurs correspondent aux valeurs des écarts types).

Tableau 4. Richesse spécifique, équitabilité, dominance et diversité spécifique ( $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ) en relation avec les différentes intensités de perturbations (I1 à I4) et les témoins (T).

Groupes de relevés:		A		B			C
Traitements:		Témoins	Intensité 1	Intensité 2	Intensité 3	Intensité 4	
Richesse spécifique:	S	11,60±2,41	14,80±2,59	19,80±2,28	20,60±1,14	7,80±3,11	
Diversité spécifique:	H' $_{\alpha}$	1,80±0,31	2,03±0,59	2,22±0,20	2,65±0,37	0,74±0,26	
	H' $_{\gamma}$	2,11	2,31	2,87	3,32	0,80	
Hétérogénéité spatiale:	H' $_{\beta}$	0,32	0,28	0,65	0,67	0,06	
Équitabilité:	E	0,51±0,08	0,53±0,18	0,52±0,05	0,61±0,08	0,25±0,04	
Dominance:	D	0,58±0,21	0,05±0,04	0,43±0,22	0,38±0,27	0,00±0,00	

### 3 – Effets des perturbations sur la diversité

Les résultats sur la diversité (Tableau 4) montrent que les témoins sont plus pauvres en espèces et moins diversifiés que les carrés perturbés I1 à I3. En revanche, pour les perturbations de très forte intensité (I4), les valeurs de la richesse spécifique et de la diversité sont inférieures à celles des autres traitements. L'analyse de variance indique un effet significatif des traitements sur la richesse spécifique ( $F_{(24, 4)} = 25,65$ ,  $p < 0,001$ ) et la diversité spécifique  $\alpha$  ( $F_{(24, 4)} = 18,63$ ,  $p < 0,001$ ). Les comparaisons de moyennes montrent des différences significatives entre tous les traitements à l'exception de I2-I3 pour la richesse et de I2-I3,

I1-I2, T-I1, T-I2 pour la diversité. L'analyse de variance montre un effet significatif des traitements sur l'équitabilité ( $F_{(24, 4)} = 9,55$ ,  $p < 0,001$ ) avec des différences localisées entre tous les traitements et les perturbations de très fortes intensités (I4) qui ont diminué l'équitabilité. Les perturbations de faible (I1) et de très forte intensité (I4) provoquent une diminution de la dominance. Ces différences sont significatives ( $F_{(24, 4)} = 9,10$ ,  $p < 0,001$ ) et situées entre les traitements T-I1, T-I4, I4-I2, I4-I3, I1-I2 et I1-I3. En référence aux témoins, l'hétérogénéité spatiale ( $H'_\beta$ ) double dans les perturbations d'intensité intermédiaire (I2 et I3), reste stable dans les perturbations de plus faible intensité (I1) et diminue sensiblement dans les perturbations de très forte intensité (I4).

## Discussion

### 1 – Composition floristique et perturbations

Cette analyse souligne l'importance des microperturbations expérimentales dans le changement de la composition floristique de la roselière à *Phalaris arundinacea*. En permettant l'invasion de nouvelles espèces, les perturbations déterminent une composition taxonomique différente de celle existant dans les espaces non perturbés. Comment expliquer ces remaniements floristiques engendrés par les perturbations? Les perturbations ont pour effet de libérer des ressources spatiales (Armesto et Pickett, 1985, Reader et Buck 1991). Les espèces nouvellement apparues, qualifiées d'espèces «opportunistes» ou «fugitives» (Collins 1989) tirent ainsi profit de l'ouverture du tapis végétal par les perturbations. La création de «trouées» par les perturbations est jugée importante pour la structure et la diversité de nombreuses communautés végétales (Pickett et White, 1985, Hobbs et Huenneke, 1992). Avant perturbation, les communautés herbacées sont dominées par des espèces en compétition pour l'espace (Collins et Glenn 1988). Ces «trouées» ou «fenêtres d'invasion» offrent ainsi des opportunités de régénération en fournissant des habitats favorables pour les espèces qui sont des compétiteurs inférieurs ou pour des espèces ne rencontrant pas d'environnement propice dans les espaces non perturbés (Kotanen 1997). Dans la roselière, les perturbations favorisent des espèces spécialistes peu compétitives, présentes dans la banque de graines du sol, majoritairement des annuelles (*Atriplex hastata*, *Bidens tripartita*, *Sonchus asper*, *Solanum nigrum*, *Panicum dichotomiflorum* ... etc. ...) et quelques pérennes (*Lythrum salicaria*, *Trifolium repens*, *Myosotis scorpioides* ... etc. ...). Des études similaires montrent que les trouées de la canopée et les diverses perturbations sont associées aux espèces annuelles à courte durée de vie (Diaz et al. 1994, McIntyre et al. 1995, Aguiar et al. 1996) qui proviennent en général de la banque de graines du sol (Lavorel et al. 1998). A ces espèces spécialistes des perturbations s'ajoutent les espèces indifférentes (*Phalaris arundinacea*, *Ranunculus repens*, *Galium palustre* ... etc. ...) présentes à la fois dans la végétation perturbée et non perturbée. Ces écosystèmes herbacés sont parmi les systèmes dont les dynamiques spatiale et temporelle sont fortement influencées par les régimes de création et de fermeture de «microsites» (Kotanen 1997). Dans notre étude, la dynamique végétale de la roselière repose sur une matrice d'espèces pérennes prépondérantes (dominance de *Phalaris arundinacea*) où des «trouées» sont nécessaires pour le recrutement d'espèces spécialistes.

### 2 – Résilience aux perturbations

La résilience aux perturbations d'intensités intermédiaires (I2 et I3) s'est faite très rapidement (moins de trois mois) avec la restitution d'un couvert végétal proche de 100% en fin de saison de croissance. Cette rapide saturation de l'espace est attribuée à la diversité des mo-

des de colonisation des espèces impliquées. Dans ces zones perturbées coexistent simultanément des espèces issues de la banque de graines du sol (*Echinochloa crus-galli*, *Panicum dichotomiflorum*, *Atriplex hastata* ... etc. ...), de la pluie de graines (*Lythrum salicaria*, *Achillea ptarmica*, *Ranunculus sardous* ... etc. ...) et des espèces arrivées par multiplication végétative (*Phalaris arundinacea*, *Alopecurus geniculatus*, *Ranunculus repens* ... etc. ...).

Les perturbations de plus faible intensité (I1) montrent une résilience plus lente avec un recouvrement végétal n'atteignant pas les 35% à la fin de l'expérimentation. Dans ce type de perturbations, la persistance au sol de litière et de nécromasse ralentit voire empêche le recrutement et la colonisation d'espèces issues de la banque ou de la pluie de graines. Cette faible vitesse de recolonisation provient de l'accumulation au sol de litière et de nécromasse qui sont connues pour modifier les conditions du milieu (Facelli et Pickett 1991). L'effet le plus important d'une telle accumulation est la diminution de la quantité de lumière qui arrive au sol inhibant ainsi le recrutement et la croissance des espèces (Goldberg et Miller 1990, Willem et al. 1993).

La résilience des perturbations de forte intensité (I4) est significativement plus lente par rapport aux autres perturbations (10% de recouvrement). La présence d'eau qui séjourne assez longtemps dans ces perturbations empêche les germinations de graines arrivées par dissémination et retarde l'établissement de plantes par la voie de la multiplication végétative. Dans la roselière, ces perturbations constituent des dépressions profondes de 10 cm soit 20 cm de profondeur par rapport au niveau de la plaine alluviale. De telles perturbations dont la résilience est plus faible constituent des «fenêtres d'invasion» (Johnstone 1986) ouvertes sur un laps de temps plus long que les autres perturbations. Ces fenêtres sont ouvertes durant toute la période de disponibilité des semences dans la pluie de graines (juin à octobre) (Touzard 1999). Ainsi, les recrutements potentiels d'espèces peuvent se produire grâce à des germinations après les pluies d'automne.

### 3 – Diversité et perturbations

Les paramètres de la diversité sont discutés à deux niveaux: celui des complexes des «microtaches» (exemple: un type de perturbation dans la roselière) et celui de la communauté végétale intégrant (roselière + un type de perturbation donnée) ou non (roselière témoin non perturbé) ces perturbations. De nombreuses sources bibliographiques ne précisent pas ces différents niveaux d'interactions et rendent ainsi difficiles les comparaisons. Suivant l'intensité (I1 à I4) des perturbations, les conséquences sur la diversité spécifique sont différenciées: augmentation, maintien ou baisse de la diversité sont autant de réponses observées. En référence aux témoins (T), les sites perturbés renferment une richesse et une diversité spécifique plus élevée (I1, I2, I3) ou plus faible (I4). Suivant le nombre d'espèces recrutées, les microperturbations sont à l'origine d'une augmentation ou d'une diminution de la richesse et de la diversité spécifique à l'échelle de la surface perturbée, alors qu'elles augmentent dans tous les cas la diversité à l'échelle de la communauté présentant l'une ou l'autre de ces perturbations. Des travaux antérieurs montrent que les microperturbations augmentent la richesse et la diversité (Inouye et al. 1987, Lavorel et al. 1994). Les microperturbations constituent un facteur de l'accroissement ou du maintien de la diversité prairiale (Clément et Maltby 1996) notamment si le sol est peu stable comme c'est souvent le cas dans les zones humides. D'autres études sous climat méditerranéen montrent, au contraire, une diminution de la richesse ou de la diversité spécifique dans des communautés végétales régulièrement perturbées (Lavorel et Rochette 1999).

Nos expérimentations dévoilent également que les perturbations d'intensité faible à forte (I1 à I3) augmentent l'hétérogénéité spatiale et diminuent la dominance spécifique sans mo-

dification de l'équitabilité. A l'inverse, les perturbations de très forte intensité (I4) provoquent une diminution de l'équitabilité, de la dominance et de l'hétérogénéité spatiale. Un élément remarquable de ces perturbations I4 est de présenter une grande variabilité temporelle dans la composition floristique. Après perturbation, les possibilités de résilience de ces espaces perturbés sont faibles; compte tenu de l'absence de la banque de graines sous-jacente et de la dissémination des graines dans le marais qui ne commence qu'en juin, juillet (Touzard 1999). Il n'y a donc que les espèces à multiplication végétative déjà présente à proximité qui peuvent, dans un premier temps, s'installer ce qui réduit les probabilités de converger vers des niveaux élevés de richesse ou de diversité spécifiques. Les carrés expérimentaux de ces perturbations sont ainsi tous très similaires en raison du faible nombre d'espèces qui les colonisent; ce qui explique le faible degré d'hétérogénéité spatiale observé. Nos résultats, pour les perturbations I1 à I3, corroborent l'hypothèse de Pickett et White (1985) selon laquelle les perturbations augmentent l'hétérogénéité spatiale des communautés végétales. L'hétérogénéité est définie comme la variation point par point de la composition floristique dans la communauté (Collins 1989). La variation de la composition floristique intra-traitement dans les perturbations I1 à I3 peut s'expliquer par l'hétérogénéité existant dans la banque de graines (Touzard 1999). Tarrega et al. (1997) expliquent la plus forte hétérogénéité spatiale dans les zones perturbées par des processus aléatoires et par l'aptitude à la dissémination des espèces. Une forte hétérogénéité spatiale peut créer des opportunités pour le futur recrutement d'espèces qui exigent des conditions écologiques différentes pour s'installer (Palmer et Maurer 1997). Au niveau de chaque «microsite», les conditions microenvironnementales sont différentes et constituent ainsi des niches écologiques potentielles pour des espèces occupant des «niches de régénération» (Grubb 1977) variables.

### Conclusion

Dans le contexte d'un gradient d'intensité de perturbation, ces résultats peuvent être rattachés à la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell 1978, Grime 1979, Huston 1979), qui prévoit que la richesse ou la diversité spécifiques sont maximales à un niveau intermédiaire de perturbation en terme d'intensité. Les perturbations d'intensité I2 et I3 se trouvent à l'interface d'une situation où il n'y a pas de perturbation (témoins) et d'une situation caractérisée par des perturbations de très forte intensité (I4). Quand les perturbations sont peu intenses (I1), les nouvelles espèces ne peuvent pas s'établir en raison de la litière et de la nécromasse qui s'accumulent au sol. A l'inverse, de trop fortes perturbations (perturbations I4) réduisent les capacités de résilience diminuant de fait la richesse et la diversité spécifique. Les plus hauts niveaux de richesse et de diversité obtenus pour les intensités intermédiaires (I2 et I3) de perturbations sont dus à la coexistence à la fois de nouvelles espèces et d'espèces issues de la matrice non perturbée.

Un autre élément intéressant est la dépendance d'échelle des effets des perturbations. Même si les perturbations n'augmentent pas toujours la richesse et la diversité spécifique à l'échelle de la microperturbation, elles remanient significativement la composition taxonomique et augmentent la diversité à l'échelle de la communauté végétale toute entière.

Le projet européen PROTOWET («Procedural Operationalisation of Techniques for the Functional Analysis of European Wetland Ecosystems» E. U. – D. G. XII) a fourni les fonds nécessaires à la réalisation de ce travail. Cette étude a également reçu le soutien du Ministère Français de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, DPST5, Action Biodiversité. Nous remercions un reviewer anonyme pour sa lecture constructive du manuscrit.

## Résumé

Touzard B. et Clément B. 2001. Effets de microperturbations expérimentales sur la dynamique de la diversité végétale d'une roselière alluviale eutrophe. *Bot. Helv.* 111: 45–58.

Dans une roselière alluviale eutrophe de l'Ouest de la France, les perturbations artificielles d'origine agricole (fauche) et les perturbations naturelles (bovins, chevreuils, sangliers, campagnols ...) sont très fréquentes. Afin de mimer de telles sources perturbatrices, des microperturbations expérimentales d'intensités variables ont été créées au printemps 1996 après le retrait des eaux. Les deux premiers niveaux d'intensité de perturbations (I1 et I2) ont consisté en l'application d'un herbicide systémique (Round-up®) avec (I2) ou sans (I1) exportation de la litière et de la nécromasse résultantes. L'intensité 3 (I3) a été réalisée par une application d'herbicide, une exportation de la litière et de la nécromasse et un travail mécanique du sol en surface. Dans l'intensité 4 (I4), la banque de graines du sol a été exportée en enlevant les 10 premiers centimètres de sol. Les tailles de perturbations retenues (1m<sup>2</sup>) permettent de s'inscrire dans la gamme des perturbations naturelles d'origine animale. Les changements ultérieurs du couvert végétal, de la composition taxonomique et de quelques descripteurs de la biodiversité (richesse spécifique, diversité spécifique, hétérogénéité spatiale, équitabilité, dominance) ont été suivis durant un cycle de végétation (mai 1996 à août 1996) et comparés à la dynamique d'échantillons non perturbés (témoins). Après 4 mois de recolonisation, les perturbations ont modifié de façon significative la composition floristique des zones perturbées. Les dynamiques de la recolonisation végétale et de la diversité végétale sont étroitement dépendantes de l'intensité de la perturbation. Les résultats confirment le rôle des perturbations dans la dynamique de la diversité végétale et en particulier dans le maintien de la diversité biologique à l'échelle du marais. Dans le contexte d'un gradient d'intensités de perturbations, ils valident la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell 1978, Grime 1979, Huston 1979) qui prévoit que la richesse ou la diversité spécifique est maximale à un niveau intermédiaire de perturbations en terme d'intensité.

*Mots clés:* Roselière, zone humide, microperturbations, résilience, richesse spécifique, diversité spécifique.

## Bibliographie

- AFES, 1992. Association Française d'Etudes des sols – Référentiel pédologique français. Ouvrage collectif. Editions Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France.
- Aguiar M. R., Paruelo J. M., Sala O. E. and Lauenroth W. K. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *J. Veget. Sci.* 7: 381–390.
- Armesto J. J. and Pickett S. T. A. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. *Ecology* 66: 230–240.
- Belsky A. J. 1987. Revegetation of natural and human caused disturbances in the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio* 70: 51–60.
- Box, G. E. P. 1953. Non-normality and tests on variances. *Biometrika* 40: 318–335.
- Braun-Blanquet J. 1932. Plant sociology: the study of plant communities. In: Fuller G.D and Conard H. S. (eds.). Transl. Mc Graw Hill Book Co. New York, USA.
- Bullock J. M., Clear Hill B., Silvertown J. and Sutton M. 1995. Gap colonisation as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos* 72: 273–282.
- Clément B. et Maltby E. 1996. Quelques facteurs de la biodiversité végétale dans les prairies humides des corridors fluviaux. *Acta Botanica Gallica* 143: 309–316.

- Collins S. L. 1989. Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. *Vegetatio* 85: 57–66.
- Collins S. L. and Glenn S. M. 1988. Disturbance and community structure in north American prairies. In: During H. J., Werger M. J. A. and Willems H. J. Diversity and pattern in plant communities. SPB Acad. Publ. The Hague, The Netherlands, 131–143.
- Collins S. L. and Uno G. E. 1983. The effects of early spring burning on vegetation in buffalo wallows. *Bull. Torr. Bot. Club* 110: 474–481.
- Connell J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Dell B., Hopkins. A. J. M. and Lamont B. B. 1986. Resilience in Mediterranean-type Ecosystem. Dr. W. Junk Publ. Dordrecht.
- Diaz S., Acosta., A. and Cabido M. 1994. Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos* 70: 287–295.
- Facelli J. M. and Pickett S. T. A. 1991. Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: 1–32.
- Gibson D. J. and Hulbert L. C. 1987. Effects of fire, topography and year to year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio* 72: 175–185.
- Goldberg D. E. and Miller T. E. 1990. Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology* 71: 213–225.
- Grime J. P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley et Sons. Chichester.
- Grubb P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* 52: 107–145.
- Hanes T. L. 1971. Succession after fire in the Chaparral of southern California. *Ecological Monographs* 41: 27–52.
- Hill M. O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Eco.* 61: 237–249.
- Hobbs R. J. and Huenneke L. F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: Implications for conservation. *Conservation Biol.* 6: 324–327.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of diversity. *Amer. Naturalist* 113: 81–101.
- Inouye R. S., Huntly N. J., Tilman D., Tester J. R., Stillwell M. and Zinnel K. C. 1987. Old-field succession on a Minnesota sand-plain. *Ecology* 68: 12–26.
- Johnstone I. M. 1986. Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biol. Rev.* 61: 369–394.
- Kotanen P. M. 1997. Effects of gap area and shape on recolonisation by grassland plants with differing reproductive strategies. *Canad. J. Bot.* 75: 352–361.
- Lavelle S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean ecosystems to disturbance. *Diversity and Distributions* 5: 3–13.
- Lavelle S., Lepart J., Debussche M., Lebreton J. D. and Beffy J. L. 1994. Small scale disturbance and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos* 70: 455–473.
- Lavelle S. and Rochette C. 1999. Functional groups of response to disturbance in Mediterranean old fields. *Oikos* 84: 470–484.
- Lavelle S., Touzard B., Lebreton J. D. and Clément B. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica* 19: 227–240.
- McIntyre S., Lavelle S. and Tremont, R. M. 1995. Plant life-history attributes – their relationship to disturbance responses in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 83: 31–44.
- Palmer M. W. and Maurer T. A. 1997. Does diversity beget diversity? A case study of crops and weeds. *J. Veget. Sci.* 8: 235–240.
- Pickett S. T. A., Collins S. L. and Armesto J. J. 1987. A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio* 69: 109–114.
- Pickett S. T. A. and White P. S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, U.S.A.
- Pielou E. C. 1966. The measures of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.* 13: 131–144.
- Rapp J. K. and Rabinowitz D. 1985. Colonisation and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. I. Dynamics of forb and graminoid seedlings and shoot. *Amer. J. Bot.* 72: 1618–1628.

- Reader R. J. and Buck J. 1991. Community response to experimental soil disturbance in a midsuccessional, abandoned pasture. *Vegetatio* 92: 151–159.
- Sabatier R., Lebreton J. D. and Chessel D. 1989. Principal Component Analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. In: Coppi R. and Balasco S. (eds.). *Multiway data analysis*, Elsevier, Amsterdam, 341–352.
- Shannon C. E. and Weaver W. 1949. *The Mathematical Theory of Communication*. Univ. Illinois Press. Urbana.
- Simpson E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman and Co., San Francisco, CA, USA.
- Sousa W. P. 1984. Intertidal mosaics: patch size, propagule availability, and spatially variable patterns of succession. *Ecology* 65: 1918–1935.
- Stocklin J. and Baumler E. 1996. Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *J. Veget. Sci.* 7: 45–56.
- Tarrega R., Luis-Calabuig E. and Alonso I. 1997. Space-time heterogeneity in the recovery after experimental burning and cutting in a *Cistus laurifolius* shrubland. *Plant Ecology* 129: 179–187.
- Tarrega R., Luis-Calabuig E. and Alonso I. 1995. Comparison of the regeneration after burning, cutting and ploughing in a *Cistus ladanifer* shrubland. *Vegetatio* 120: 59–67.
- ter Braak C. F. J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167–1179.
- Touzard B. 1999. *Dynamique de la diversité végétale en milieu herbacé humide après abandon des pratiques culturales*. PhD. Dissertation. University of Rennes 1, France.
- Westman W. E. 1978. Measuring the inertia and resilience of ecological systems. *Bioscience* 28: 705–710.
- Willems J. H., Peet R. M. and Bik L. 1993. Change in chalk-grassland structure and species richness resulting from selective nutrient addition. *J. Veget. Sci.* 4: 203–212.