



**HAL**  
open science

# STRUCTURE ET ÉCOLOGIE DES MARÉCAGES ET DES TOURBIÈRES DU MASSIF DU CARLIT

J Rita, Mt Sebastia

► **To cite this version:**

J Rita, Mt Sebastia. STRUCTURE ET ÉCOLOGIE DES MARÉCAGES ET DES TOURBIÈRES  
DU MASSIF DU CARLIT. Vie et Milieu / Life & Environment, 1993, pp.231-239. hal-03045889

**HAL Id: hal-03045889**

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03045889v1>

Submitted on 8 Dec 2020

**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.

# STRUCTURE ET ÉCOLOGIE DES MARÉCAGES ET DES TOURBIÈRES DU MASSIF DU CARLIT

*Structure and ecology of the bogs and mires from the Carlit massif*

J. RITA<sup>(1)</sup>, M.T. SEBASTIA<sup>(2)</sup>

*Dep. Botànica, Fac. Biologia, Univ. de Barcelona, 08028 Barcelona, Espagne*

<sup>(1)</sup> *Adresse actuelle : Lab. Botànica, Fac. Ciències, Univ. des Illes Balears, 07071 Palma de Mallorca, Espagne*

<sup>(2)</sup> *Adresse actuelle : Dept. Hortofruticultura, Botànica i Jardineria, ETSEAL, Univ. de Lleida, 25006 Lleida, Espagne*

HUMIDITÉ DU SOL  
GRADIENT  
COMMUNAUTÉS  
PYRÉNÉES  
VÉGÉTATION  
DIVERSITÉ

**RÉSUMÉ** – Nous avons analysé la diversité et la structure horizontale des marécages et des tourbières du massif du Carlit (Pyrénées-Orientales) à partir de douze transects composés qui comprenaient 124 analyses linéaires. Nous avons également considéré les principaux facteurs qui forment ces communautés. Il existe un gradient des espèces déterminé par la nappe phréatique et l'eau libre du sol, avec quelquefois plusieurs changements d'espèces dans un espace très réduit. Les variations de la dominance des espèces sont liées aux changements de l'humidité du sol. Les endroits où se produit la substitution d'une espèce dominante par une autre ont une diversité élevée, montrant la présence de discontinuités intrinsèques (déterminées par les interactions entre les plantes) et extrinsèques (déterminées par les facteurs de l'environnement). Le changement d'une communauté hygrophile à une autre est graduel tout le long du gradient d'humidité, tandis que les pâturages forment des groupes plus définis et présentent une structure en mosaïque, qui peut être rattachée à une plus haute diversité de facteurs du milieu capables d'exercer leur influence sur la végétation.

SOIL HUMIDITY  
GRADIENT  
COMMUNITY  
PYRENEES  
VEGETATION  
DIVERSITY

**ABSTRACT** – We have analysed the diversity and horizontal structure of bogs and mires from the Carlit massif (Eastern Pyrenees) by twelve compound transects that include 124 linear analysis, considering at the same time the main factors that organize the plant communities. There is a gradient of species determined by soil water table and free water content, sometimes with multiple species replacements in a very reduced space. Plant dominance variations are related to soil humidity changes. Sites where dominant species replacement occurs have high diversity, indicating both extrinsic (determined by environmental factors) and intrinsic (determined by plant species interactions) community discontinuities. Hygrophilous communities replace each other gradually along the soil water table gradient, while grasslands form defined groups patchily distributed, related to a higher diversity of environmental factors expressing their influence on grassland vegetation.

## INTRODUCTION

La végétation développée au bord des lacs et des cours d'eau des montagnes pyrénéennes constitue un ensemble de communautés, souvent disposées en bandes à physionomie caractéristique le long du gradient d'humidité (Braun-Blanquet, 1948 ; Vigo, 1976 ; Grüber, 1978 ; Folch et Farras, 1979 ; Ballesteros *et al.*, 1983).

Nous avons étudié l'effet du gradient d'humidité sur le comportement des espèces et la structure de la végétation hygrophile qui peuple les

marécages et les tourbières formées sous l'influence du réseau hydrographique qui descend du Pic du Carlit (Haute Cerdagne, Pyrénées-Orientales) et aboutit dans le Sègre et dans la Têt. La Zone est proche de l'étang des Bouillouses, entre 2 000 et 2 300 m d'altitude. Les granites et les roches métamorphiques prédominent ; le pH des sols des communautés étudiées est très acide, entre 4 et 5. Le relief a été modelé par des phénomènes quaternaires glaciaires, qui sont à l'origine des cirques où l'on trouve actuellement de nombreux lacs dont beaucoup sont totalement ou partiellement comblés.

La végétation d'origine est constituée par des pinèdes à *Pinus uncinata* avec *Rhododendron ferrugineum* (*Rhododendro-Pinetum uncinatae*), lesquelles sont souvent remplacées par des pâturages établis par l'homme. Les plus fréquents sont ceux qui sont dominés par *Nardus stricta*, *Festuca eskia* et, à plus grande altitude, par *Festuca airoidis*.

## DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION HYGROPHILE

Sur le bord inondé des étangs, si le sédiment du fond est fin, on trouve des surfaces presque monospécifiques à *Carex rostrata*, accompagné quelquefois par *Menyanthes trifoliata* (Fig. 1). Au fur et à mesure que l'eau du sol devient moins libre, *Eriophorum angustifolium* devient progressivement plus abondant. Si la rive du lac est rocheuse, ces communautés sont totalement absentes. Dans les zones à nappe phréatique élevée, mais plus comblées, on trouve des communautés à *Carex nigra* (*Caricetum nigrae*), avec quelquefois une couche de mousse. Ces communautés sont les plus répandues dans l'aire étudiée. Aux endroits humides encore plus comblés, avec souvent une petite pente, apparaît une végétation très pauvre où domine *Scirpus caespitosus* (*Primulo-Scirpetum caespitosi*). Aux côtés des ruisseaux calmes on trouve quelquefois des tourbières à Sphaignes. Les parties supérieures, comblées il y a plus longtemps, sont occupées par des landes à *Calluna vulgaris*. Selon leur degré d'évolution, on peut différencier les landes humides et les landes sèches. Quand le sol devient progressivement sec, des près à *Nardus stricta* ou à *Festuca eskia* s'installent.

## MÉTHODOLOGIE

Nous avons effectué 12 transects composés, situés le long d'une ligne directrice parallèle au gradient d'humidité. A intervalles réguliers préférentiellement, nous avons réalisé une analyse linéaire perpendiculairement à la ligne directrice et, en conséquence, perpendiculairement au gradient (Godron, 1968 ; Masalles, 1981 ; Escarré *et al.*, 1983) Pour chaque analyse linéaire nous avons noté la présence des espèces qui touchent la verticale d'un mètre ruban, à intervalles de 10 cm.

Dans quelques transects, nous avons pris des échantillons de sol pour déterminer le pH, avec un pH-mètre, et l'humidité du sol, par différence de poids avant et après séchage des échantillons, et nous avons déterminé la microtopographie à partir de la pente calculée avec un clinomètre, pour mettre en rapport la composition floristique avec les conditions du milieu. Nous avons calculé

aussi la diversité H' (index Shannon-Wiener) pour chaque analyse linéaire. A partir de ces données est représenté graphiquement le comportement des diverses espèces le long du transect par la méthode du gradient direct. Finalement, nous avons appliqué une analyse des correspondances pour étudier l'ensemble des transects globalement, et les techniques de l'analyse indirecte de gradients pour déterminer le comportement des espèces le long du gradient reconstitué (Gauch, 1989).

## RÉSULTATS

### *Disposition des espèces sur les gradients directs*

Nous présentons les résultats graphiques de trois des transects composés effectués sur la végétation hygrophile, lesquels représentent trois situations de gradient communes dans la zone (Fig. 2, 3 et 4). Chaque espèce est associée à une bande, dont la hauteur représente la fréquence dans chacune des analyses linéaires effectuées dans le transect. En conséquence, on a la variation de la fréquence des espèces tout le long du transect et on peut comparer les fréquences des diverses espèces à chaque point et dans la totalité du transect.

Le premier transect (Fig. 2), d'une longueur totale de 3,5 m, a été effectué à partir du bord d'un ruisseau, et comprend 14 analyses linéaires réalisées chaque 25 cm. Il représente la transition d'une communauté à *Carex nigra* vers celle à *Nardus stricta* et finalement vers des pâturages plus secs de *Festuca rubra*.

Il y a une substitution progressive d'espèces sans discontinuité et un changement graduel des dominances entre *Carex nigra*, *Nardus stricta*, *Trifolium alpinum* et *Festuca rubra*, phénomène remarquable dans un espace aussi réduit. Malgré la substitution des dominances entre espèces, il y a une superposition entre *Nardus stricta* et *Carex nigra* (partiellement due à la méthode d'étude, qui considère les fréquences des espèces), et on observe un antagonisme entre *Carex echinata* et *Carex caryophyllea*.

La courbe de diversité présente un premier pic qui correspond à la zone de transition entre la dominance de *Carex nigra* et celle de *Nardus stricta*. Le déclin postérieur est déterminé par l'abondance de *Trifolium alpinum* lorsque *Nardus stricta* est encore abondante. La disparition de ces deux espèces, qui croissent en touffes épaisses, permet l'installation d'une multitude de plantes d'espèces différentes. La fin du transect arrive dans une zone très rocailleuse, où la végétation est moins dense et aucun taxon n'est dominant, et cela correspond à une diminution de la diversité.

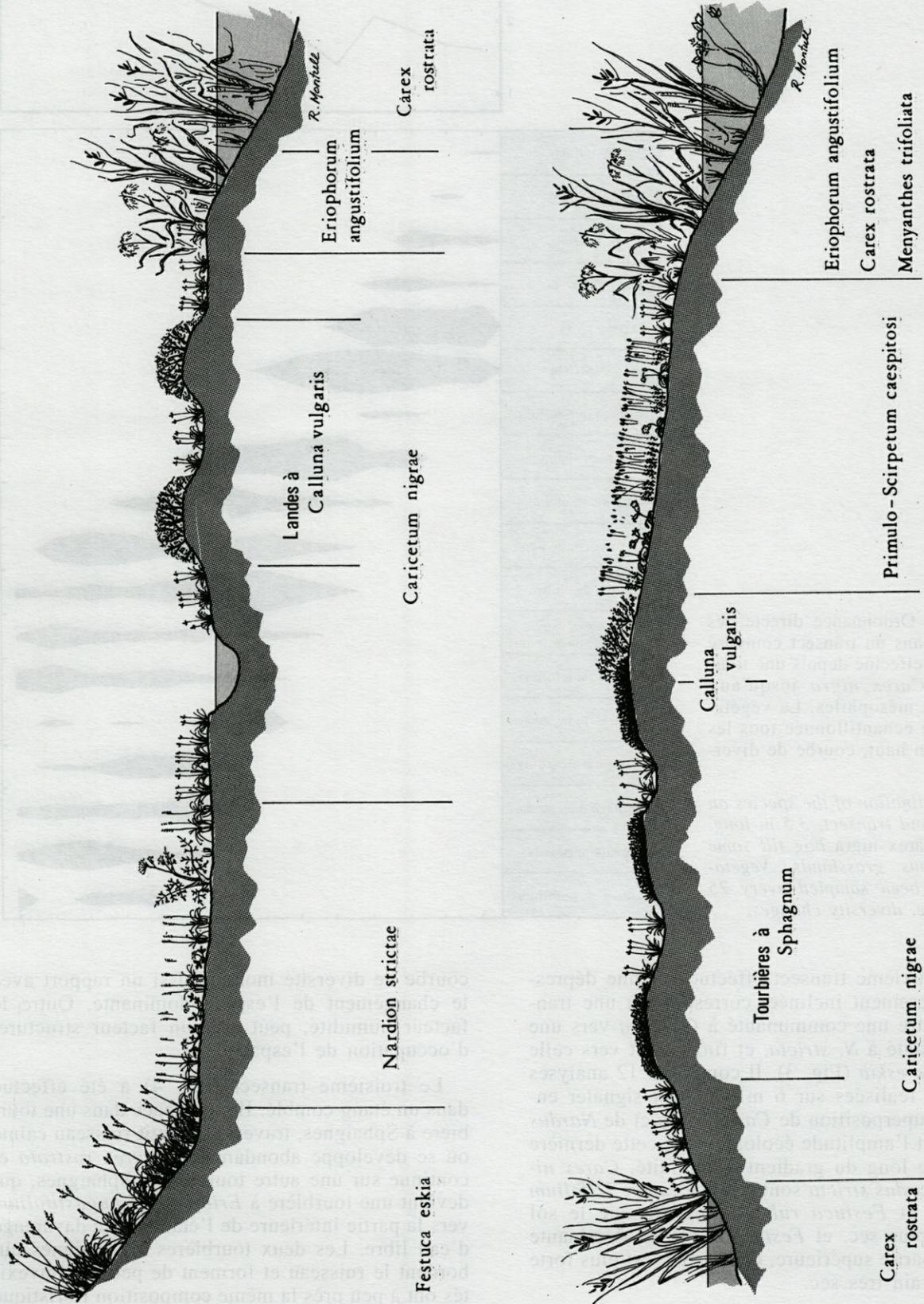


Fig. 1. - Schéma de deux catenas représentatives de la végétation des bords des étangs de la zone étudiée.  
Two representative catenas of the vegetation from the pond sides at the studied area.

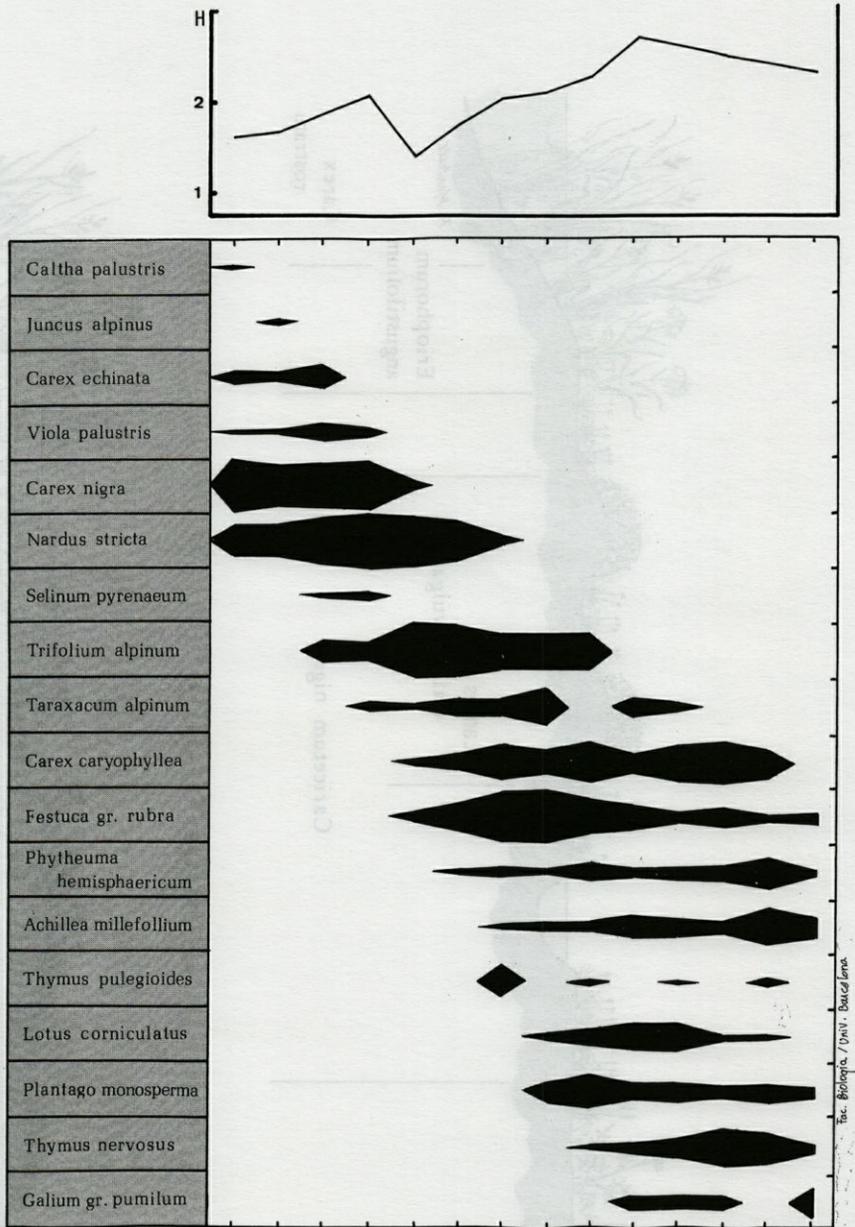


Fig. 2. - Ordonnance directe des espèces dans un transect composé de 3,5 m effectué depuis une tourbière à *Carex nigra* jusqu'aux pâturages mésophiles. La végétation a été échantillonnée tous les 25 cm. En haut, courbe de diversité.

Direct ordination of the species on a compound transect, 3.5 m long, from a *Carex nigra* bog till some mesophilous grasslands. Vegetation has been sampled every 25 cm. Above, diversity changes.

Le deuxième transect effectué sur une dépression légèrement inclinée, correspond à une transition entre une communauté à *C. nigra* vers une communauté à *N. stricta*, et finalement vers celle à *Festuca eskia* (Fig. 3). Il comprend 12 analyses linéaires réalisées sur 6 m. On peut signaler encore la superposition de *Carex nigra* et de *Nardus stricta*, et l'amplitude écologique de cette dernière espèce le long du gradient d'humidité. *Carex nigra* et *Nardus stricta* sont remplacés par *Trifolium alpinum* et *Festuca rubra* à mesure que le sol devient plus sec, et *Festuca eskia* est dominante dans la partie supérieure, où la pente est plus forte et le terrain très sec.

On peut mettre en rapport les changements de l'espèce dominante avec les points d'inflexion de la courbe d'humidité (Fig. 3). L'inflexion de la

courbe de diversité montre aussi un rapport avec le changement de l'espèce dominante. Outre le facteur humidité, peut agir un facteur structurel d'occupation de l'espace.

Le troisième transect (Fig. 4) a été effectué dans un étang comblé. Il commence dans une tourbière à Sphaignes, traverse un petit ruisseau calme où se développe abondamment *Carex rostrata* et continue sur une autre tourbière à Sphaignes, qui devient une tourbière à *Eriophorum angustifolium* vers la partie intérieure de l'étang, avec davantage d'eau libre. Les deux tourbières à Sphaignes qui bordent le ruisseau et forment de petites convexités ont à peu près la même composition floristique phanérogamique, mais les espèces de Sphaignes changent. Après la deuxième tourbière, à *Sphagnum auriculatum*, le terrain descend, plusieurs

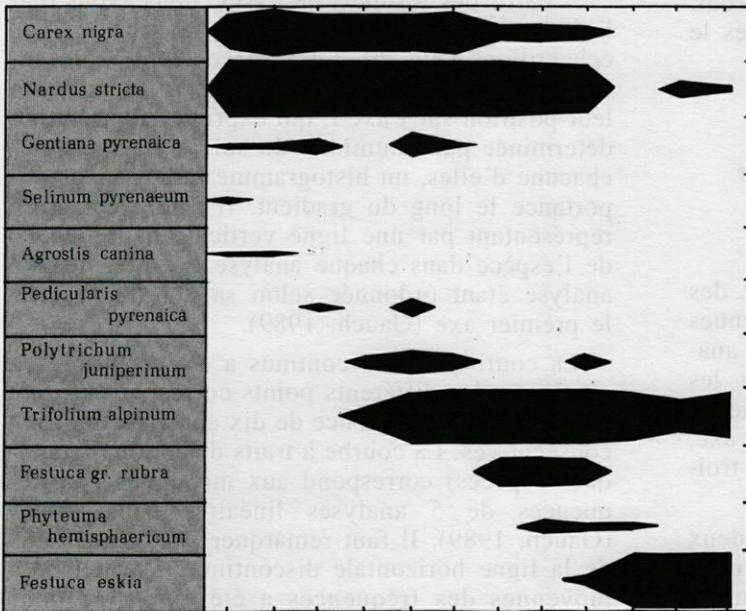
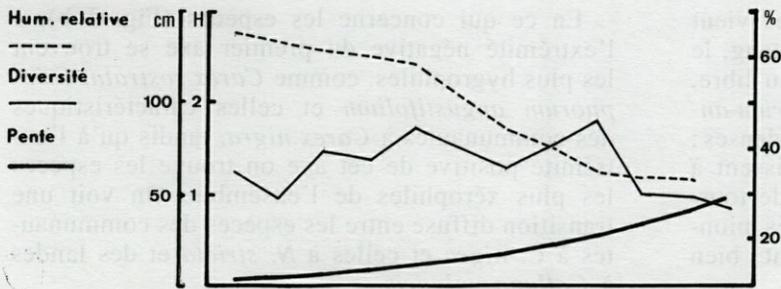
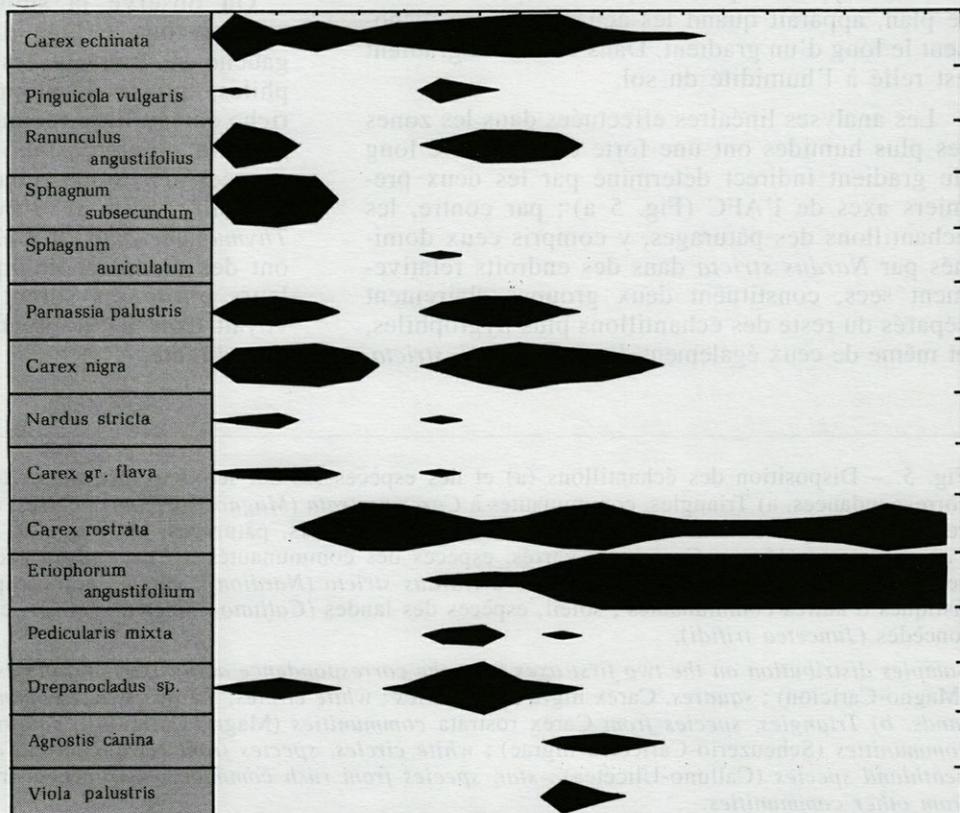


Fig. 3. - Ordonnance directe des espèces dans un transect composé de 6 m que représente la transition d'une tourbière à *Carex nigra* jusqu'aux prés secs à *Festuca skia*. En haut, la courbe de diversité (H), l'humidité relative du sol (en pourcentage) et la configuration du terrain (pente, en cm).

Direct ordination of the species on a 6 m long compound transect from a *Carex nigra* bog to a *Festuca skia* dry grassland. Above, diversity (H), relative soil humidity percent and microtopography (slope, in cm).

Fig. 4. - Ordonnance directe des espèces dans un transect composé réalisé sur deux tourbières à *Sphagnum* situées de chaque côté d'un ruisseau, et qui continue vers le centre d'un étang comblé.

Species direct ordination on a compound transect made through two *Sphagnum* bogs placed at each side of a creek, continuing toward the center of a pond.



espèces disparaissent, mais aucun taxon ne vient s'y ajouter. Plus loin, vers le centre de l'étang, le sol en légère dépression a davantage d'eau libre, et deux espèces, *Carex rostrata* et *Eriophorum angustifolium*, forment de larges touffes peu denses; *Agrostis canina* et *Viola palustris* apparaissent à la limite de la transition des deux sortes de tourbières. Dans ce transect, les communautés pionnières du comblement des étangs sont bien représentées.

Les variations du pH de l'eau et du sol ne sont, dans aucun des cas analysés, trop importantes le long des transects, et oscillent entre 4 et 5.

### Ordonnance des communautés et disposition des espèces sur le gradient indirect

Nous avons appliqué l'analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les données obtenues à partir des fréquences de 49 espèces sur 124 analyses linéaires. La variabilité exprimée par les trois premiers axes était de 31,33 %, répartie de la manière suivante : 13,00 % pour le premier axe, 10,96 % pour le second, et 7,37 % pour le troisième.

Quand on représente graphiquement les deux premiers axes, on observe l'existence d'un effet Guttman aussi bien pour les relevés que pour les espèces (Fig. 5). Cet effet, caractérisé par une disposition hyperbolique des points représentés sur le plan, apparaît quand les échantillons se disposent le long d'un gradient. Dans ce cas, le gradient est relié à l'humidité du sol.

Les analyses linéaires effectuées dans les zones les plus humides ont une forte continuité le long du gradient indirect déterminé par les deux premiers axes de l'AFC (Fig. 5 a) ; par contre, les échantillons des pâturages, y compris ceux dominés par *Nardus stricta* dans des endroits relativement secs, constituent deux groupes clairement séparés du reste des échantillons plus hygrophiles, et même de ceux également dominés par *N. stricta*.

En ce qui concerne les espèces (Fig. 5 b), à l'extrémité négative du premier axe se trouvent les plus hygrophiles, comme *Carex rostrata*, *Eriophorum angustifolium* et celles caractéristiques des communautés à *Carex nigra*, tandis qu'à l'extrémité positive de cet axe on trouve les espèces les plus xérophiles de l'ensemble. On voit une transition diffuse entre les espèces des communautés à *C. nigra* et celles à *N. stricta* et des landes à *Calluna vulgaris*.

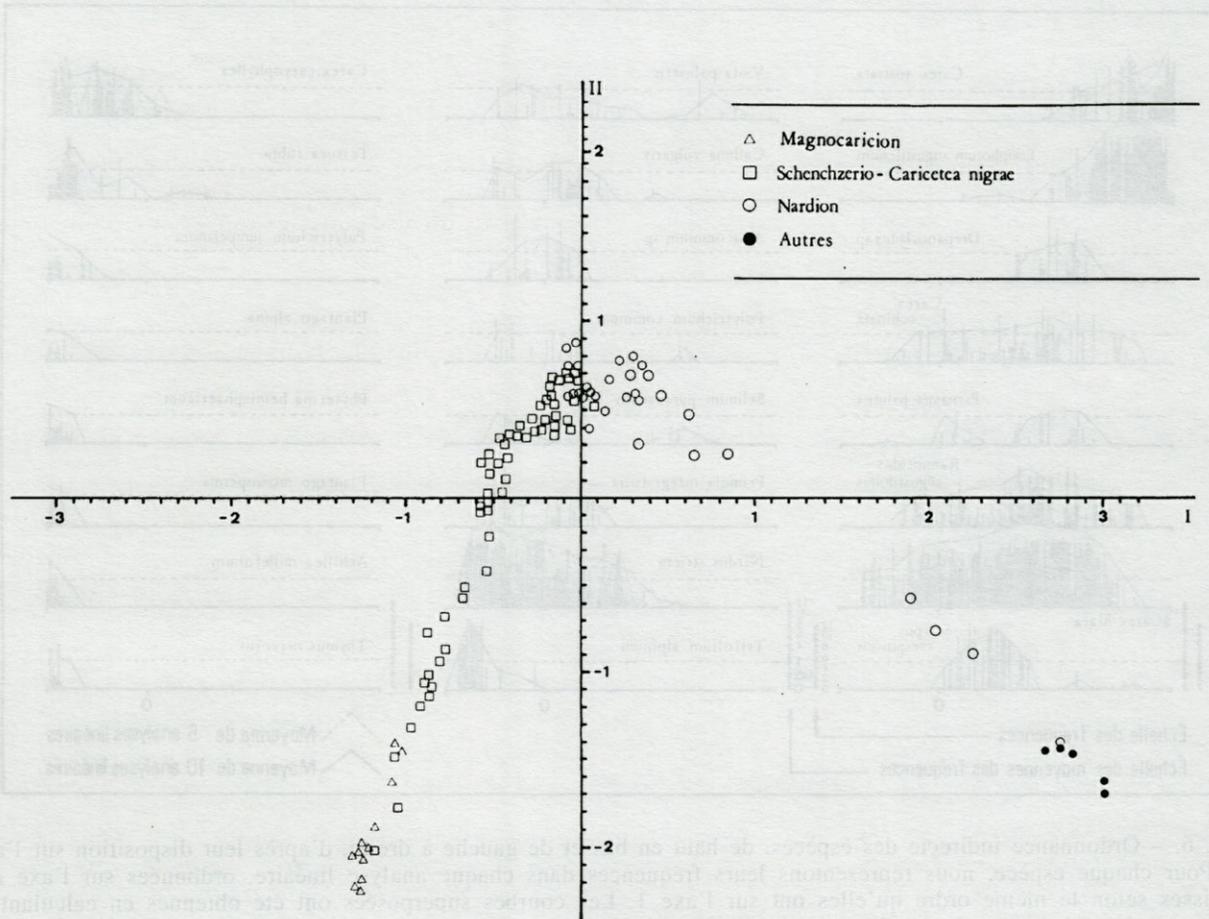
A partir des résultats de l'AFC nous avons réalisé une ordination indirecte des espèces et des échantillons (Fig. 6). Les espèces sont représentées de haut en bas et de gauche à droite selon leur position sur l'axe I, qui exprime la variabilité déterminée par l'humidité du sol. À côté, et pour chacune d'elles, un histogramme indique leur importance le long du gradient. Il a été réalisé en représentant par une ligne verticale la fréquence de l'espèce dans chaque analyse linéaire, chaque analyse étant ordonnée selon sa coordonnée sur le premier axe (Gauch, 1989).

La courbe à traits continus a été construite en réunissant les différents points correspondant à la moyenne de la fréquence de dix analyses linéaires consécutives. La courbe à traits discontinus (quelques espèces) correspond aux moyennes des fréquences de 5 analyses linéaires consécutives (Gauch, 1989). Il faut remarquer que, au-dessous de la ligne horizontale discontinue, l'échelle des moyennes des fréquences a été amplifiée pour faciliter la visualisation des fréquences basses.

On observe la substitution progressive des espèces tout le long du gradient d'humidité. À gauche se trouvent les espèces les plus hygrophiles, qui se développent dans un milieu plus riche en eau libre (comme *Carex rostrata* et *Eriophorum angustifolium*). À droite on trouve les espèces des prés subalpins, plutôt mésophiles (*Plantago alpina*, *Phyteuma hemisphaericum*, *Thymus nervosus*...). *Carex nigra* et *Nardus stricta* ont des niches écologiques imbriquées, bien que leurs optimums soient déplacés, comme on le voyait dans les transects analysés selon l'ordination directe.

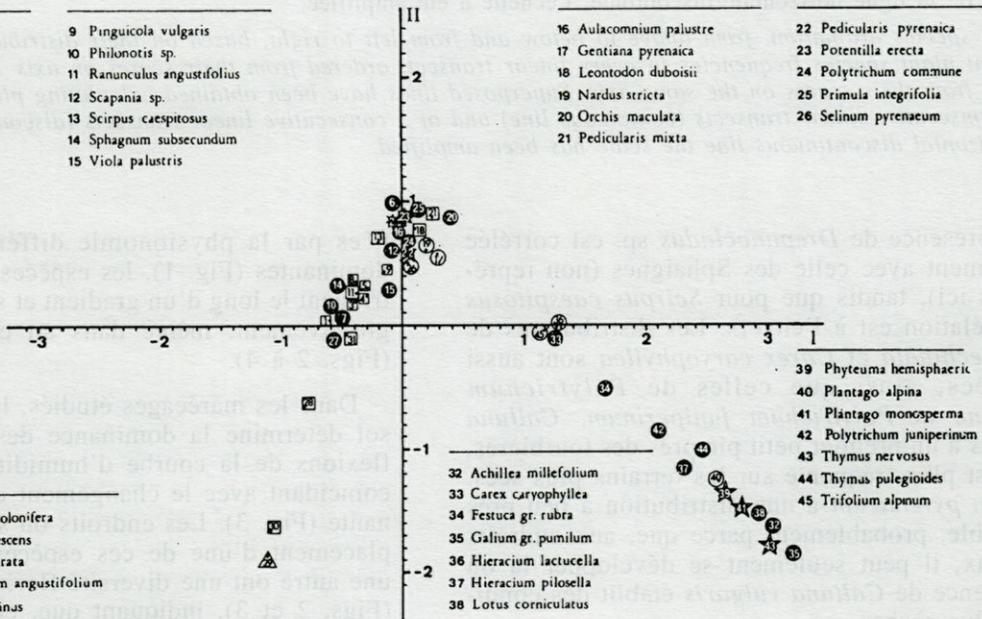
Fig. 5. – Disposition des échantillons (a) et des espèces (b) sur les deux premiers axes obtenus par l'analyse des correspondances. a) Triangles, communautés à *Carex rostrata* (Magno-Caricion) ; carrés, communautés à *Carex nigra* ; cercles blancs, communautés à *Nardus stricta* ; cercles noirs, pâturages. b) Triangles, espèces des communautés à *Carex rostrata* (Magno-Caricion) ; carrés, espèces des communautés à *Carex nigra* (Scheuzerio-Caricetea nigrae) ; cercles blancs, espèces des communautés à *Nardus stricta* (Nardion) ; cercles noirs, espèces compagnes ou caractéristiques d'autres communautés ; soleil, espèces des landes (Calluno-Ulicetea) ; étoile, espèces des communautés des joncèdes (*Juncetea trifidi*).

Samples distribution on the two first axes from the correspondence analysis. a) Triangles, *Carex rostrata* communities (Magno-Caricion) ; squares, *Carex nigra* communities ; white circles, *Nardus stricta* communities ; black circles, grasslands. b) Triangles, species from *Carex rostrata* communities (Magno-Caricion) ; squares, species from *Carex nigra* communities (Scheuzerio-Caricetea nigrae) ; white circles, species from *Nardus stricta* communities (Nardion) ; sun, heathland species (Calluno-Ulicetea) ; star, species from rush communities (*Juncetea trifidi*) ; black circles, species from other communities.



- |                              |                                    |
|------------------------------|------------------------------------|
| 1 <i>Agrostis canina</i>     | 9 <i>Pinguicula vulgaris</i>       |
| 2 <i>Calluna vulgaris</i>    | 10 <i>Philonotis</i> sp.           |
| 3 <i>Carex echinata</i>      | 11 <i>Ranunculus angustifolius</i> |
| 4 <i>Carex flava</i>         | 12 <i>Scapania</i> sp.             |
| 5 <i>Carex nigra</i>         | 13 <i>Scirpus caespitosus</i>      |
| 6 <i>Cetraria islandica</i>  | 14 <i>Sphagnum subsecundum</i>     |
| 7 <i>Dicranum bonjeani</i>   | 15 <i>Viola palustris</i>          |
| 8 <i>Parnassia palustris</i> |                                    |

- |                                |                                 |
|--------------------------------|---------------------------------|
| 16 <i>Aulacomnium palustre</i> | 22 <i>Pedicularis pyrenaica</i> |
| 17 <i>Gentiana pyrenaica</i>   | 23 <i>Potentilla erecta</i>     |
| 18 <i>Leontodon duboisii</i>   | 24 <i>Polytrichum commune</i>   |
| 19 <i>Nardus stricta</i>       | 25 <i>Primula integrifolia</i>  |
| 20 <i>Orchis maculata</i>      | 26 <i>Selinum pyrenaicum</i>    |
| 21 <i>Pedicularis mixta</i>    |                                 |



- |                                    |
|------------------------------------|
| 27 <i>Agrostis stolonifera</i>     |
| 28 <i>Carex canescens</i>          |
| 29 <i>Carex rostrata</i>           |
| 30 <i>Eriophorum angustifolium</i> |
| 31 <i>Juncus alpinus</i>           |

- |                                |
|--------------------------------|
| 32 <i>Achillea millefolium</i> |
| 33 <i>Carex caryophylla</i>    |
| 34 <i>Festuca gr. rubra</i>    |
| 35 <i>Galium gr. pumilum</i>   |
| 36 <i>Hieracium lactucella</i> |
| 37 <i>Hieracium pilosella</i>  |
| 38 <i>Lotus corniculatus</i>   |

- |                                   |
|-----------------------------------|
| 39 <i>Phyteuma hemisphaeric</i>   |
| 40 <i>Plantago alpina</i>         |
| 41 <i>Plantago monosperma</i>     |
| 42 <i>Polytrichum juniperinum</i> |
| 43 <i>Thymus nervosus</i>         |
| 44 <i>Thymus pulegioides</i>      |
| 45 <i>Trifolium alpinum</i>       |

R. MONTAUDO

- |   |                              |   |  |
|---|------------------------------|---|--|
| △ | Magnocaricion                | ● | Compagnes ou caracteristiques d'autres communautés |
| □ | Schencherio-Caricetca nigrae | ★ | Calluno-ulicetca                                   |
| ○ | Nardion                      | ☆ | Juncetca trifidi                                   |

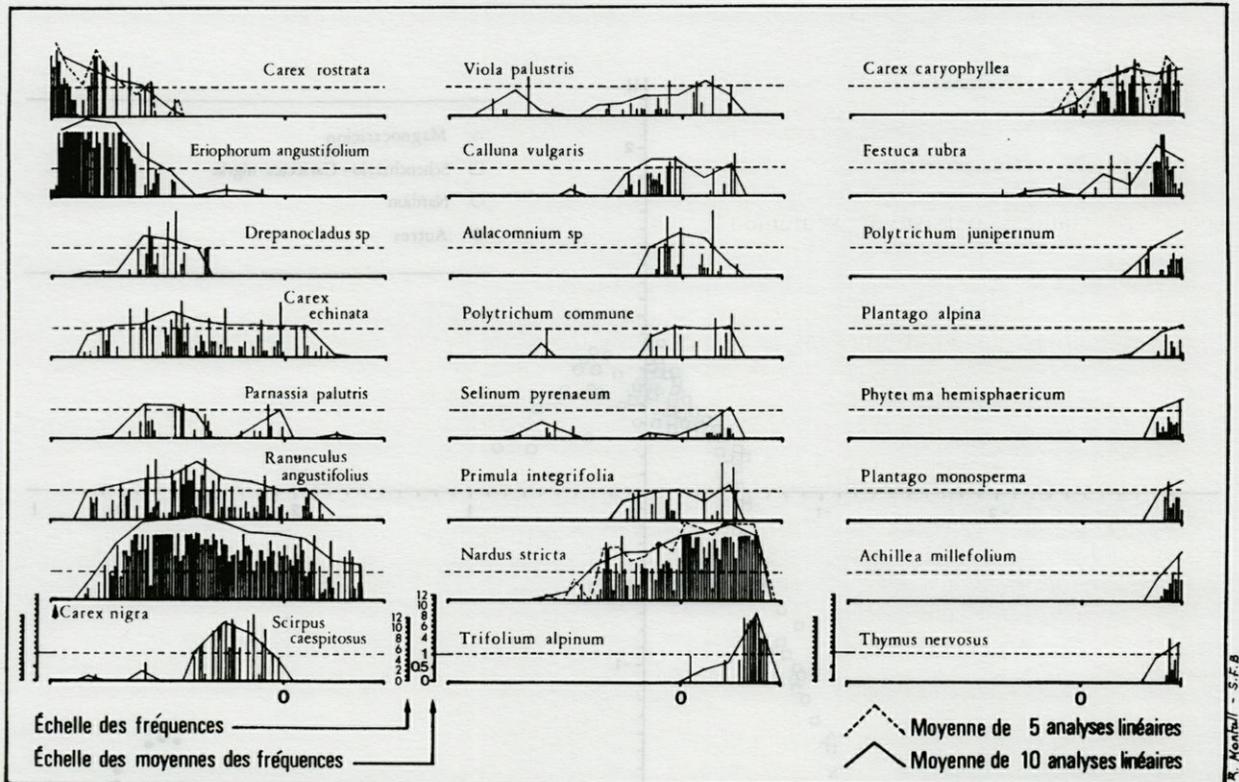


Fig. 6. — Ordonnance indirecte des espèces, de haut en bas et de gauche à droite, d'après leur disposition sur l'axe 1. Pour chaque espèce, nous représentons leurs fréquences dans chaque analyse linéaire, ordonnées sur l'axe des abscisses selon le même ordre qu'elles ont sur l'axe 1. Les courbes superposées ont été obtenues en calculant la moyenne des fréquences de 10 (lignes continues) et de 5 (lignes discontinues) analyses linéaires consécutives. Au-dessous de la ligne horizontale discontinue, l'échelle a été amplifiée.

*Indirect species ordination, from above to below and from left to right, based on their distribution on axis 1. We represent plant species frequencies in every linear transect, ordered from their scores on axis 1; species are also ordered from their scores on the same axis. Superposed lines have been obtained calculating plant frequency mean of 10 consecutive linear transects (continuous line) and of 5 consecutive linear transects (discontinuous line). Under the horizontal discontinuous line the scale has been amplified.*

La présence de *Drepanocladus* sp. est corrélée directement avec celle des Sphaignes (non représentées ici), tandis que pour *Scirpus caespitosus* la corrélation est à l'envers. Les distributions de *Carex echinata* et *Carex caryophylla* sont aussi opposées, ainsi que celles de *Polytrichum commune* et *Polytrichum juniperinum*. *Calluna vulgaris* a un premier petit pic près des tourbières, mais est plus fréquente sur les terrains plus secs. *Selinum pyrenaicum* a une distribution à peu près semblable, probablement parce que, aux endroits tourbeux, il peut seulement se développer là où la présence de *Calluna vulgaris* établit des conditions plus sèches.

## DISCUSSION

Même si la végétation des bords des étangs et des ruisseaux présente souvent une disposition caractéristique en bandes très apparentes, détermi-

nées par la physionomie différente des plantes dominantes (Fig. 1), les espèces végétales se distribuent le long d'un gradient et se substituent progressivement, même dans un espace très réduit (Figs. 2 à 4).

Dans les marécages étudiés, la teneur d'eau du sol détermine la dominance des espèces, les inflexions de la courbe d'humidité relative du sol coïncidant avec le changement de l'espèce dominante (Fig. 3). Les endroits où se produit le remplacement d'une de ces espèces dominantes par une autre ont une diversité floristique plus élevée (Figs. 2 et 3), indiquant que, en plus du facteur humidité, il existe des facteurs associés à la forme de croissance des espèces et aux rapports compétitifs qui déterminent la structure de ces communautés. Outre les discontinuités extrinsèques de la végétation déterminées par les variations microtopographiques (Fig. 3), une partie des discontinuités de la végétation étudiée sont donc intrinsèques (Whittaker, 1967; Lieth, 1968).

Dans chaque transect, on reconnaît un optimum d'humidité du sol moyen où la diversité est maximale. Quand il y a beaucoup d'eau dans le sol peu d'espèces peuvent s'y développer (partie distale de la Fig. 4). D'autre part, si les conditions deviennent trop sèches et si le terrain est pierreux, la densité de la végétation diminue et quelques espèces résistantes persistent seulement; en conséquence, la diversité diminue (Fig. 3). Il est déjà connu que la diversité est maximale quand la perturbation et les ressources disponibles sont moyennes et il y a un équilibre dans la disponibilité de ces ressources (Begon *et al.*, 1988).

La forte dépendance du processus de structuration des marécages et des tourbières sur un seul facteur d'environnement (l'eau du sol, souvent associée à la microtopographie; Casanovas, 1991), qui agit très fortement sur la végétation et qui masque l'action d'autres facteurs du milieu, fait que ces communautés se disposent le long d'un gradient déterminé par ce facteur. Par contre, dans les prés plus secs, ce facteur permet la manifestation des effets d'autres facteurs du milieu, souvent aussi dépendants des caractéristiques microtopographiques. Des effets aléatoires des perturbations biotiques, comme le pâturage, déterminent une disposition de la végétation des prés en mosaïque plutôt qu'en gradient, et une différenciation plus claire des groupes de communautés (Fig. 5; Sebastià, 1991).

REMERCIEMENTS – Nous tenons à remercier vivement les Drs. Vigo et Chocarro, qui ont bien voulu examiner ce travail et nous faire des suggestions, Mme Sanz, qui a déterminé les Mousses, R. Montull pour les dessins et Mme Florence qui a révisé le français.

## BIBLIOGRAPHIE

- BALLESTEROS E., X. BAULIES, V. CANALIS & T. SEBASTIA, 1983. Les landes, les mulleres i les turberes de l'Alta Ribagorça. *Collect. Bot.* **14** : 55-84.
- BEGON M., J.H. HARPER & C.R. TOWNSEND, 1988. *Ecologia. Individuos, poblaciones y comunidades.* Ed. Omega, Barcelona.
- BRAUN-BLANQUET J., 1948. La végétation alpine des Pyrénées-Orientales. Monogr. Est. Est. Pir. Barcelona.
- CASANOVAS L., 1991. Estudi sobre l'estructura i l'ecologia de la mulleres pirinenques. Tesi doctoral, Univ. Barcelona.
- ESCARRE J., C. HOUSSARD, M. DEBUSSCHE & J. LEPART, 1983. Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne: étude de la succession dans les garrigues du Montpelliérain (France). *Oecol. Plant.* **4** (18) : 221-239.
- FOLCH R. and A. FARRAS, 1979. El patrimoni natural d'Andorra. Ed. Ketres, Barcelona.
- GAUCH H.G., 1989. Multivariate analysis in community ecology. Cambridge Studies in Ecology. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- GODRON M., 1968. Quelques applications de la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. Plant.* **3** : 185-212.
- GRUBER M., 1978. La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. Thèse, Univ. Aix-Marseille, III. 305 p. Marseille.
- LIETH H., 1968. Continuity and discontinuity in ecological gradients and plant communities. *Bot. Rev.* **34** : 291-302.
- MASALLES R., 1981. Estudi sobre la flora i la dinàmica de la vegetació a la Conca de Barbera. Thèse, Univ. Barcelona, Résumé. 35 p. Barcelona.
- SEBASTIA M., 1991. Els prats subalpins prepirinencs i els factors ambientals. Tesi doctoral, Univ. Barcelona.
- VIGO J., 1976. L'alta muntanya catalana. Flora i vegetació. Ed. Ketres. 421 p. Barcelona.
- WHITTAKER R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biol. Rev.* **42** : 207-263.

Reçu le 7 avril 1992; received April 7, 1992

Accepté le 4 décembre 1992; accepted December 4, 1992