Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 117 (1994)

Artikel: Végétation et stations alpines sur serpentine près de Davos

Autor: Egger, Brigitte

Kapitel: 6: Résultats : espèces et substrats

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308981

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: 24.11.2025

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

6 RESULTATS : ESPECES ET SUBSTRATS

6.1 Teneurs chimiques des plantes sur serpentine et autres substrats

L'analyse des cendres de plantes est devenue classique pour aborder le problème de la serpentine : l'hypothèse principale suggère que la particularité de la végétation sur serpentine vient de la particularité de la chimie du substrat qu'elle offre, aussi le chemin le plus évident pour saisir l'impact du substrat sur les plantes est-il d'estimer d'abord combien les plantes ont assimilé de ces éléments du sol, sans se heurter aux problèmes délicats de leur disponibilité dans ce même sol (on tue les plantes pour voir comment elles vivent). Pour citer KINZEL 1982:263 et LARCHER 1973:152, la composition chimique d'une plante est le produit de l'interaction entre sa constitution physiologique, la composition chimique du sol et l'économie d'eau, et reflète largement la particularité géochimique de la station.
Un autre chemin, empirique, est de faire croître réciproquement sur substrats différents, naturels ou modifiés, des graines ou des végétaux adultes transplantés (comme KRUCKEBERG 1951, 1954, 1957, voir aussi EGGER 1974, SCHOOP et EGGER 1980). Un troisième chemin, expérimental, consiste à mesurer la croissance radiculaire de monocotylédones (selon WILKINS), ou la réaction au trempage de coupes de dicotylédones (selon BAUMEISTER), ou encore à mesurer la vitalité des cellules (voir ERNST 1982:490) dans des solutions à teneurs variables en nutrients (en particulier en métaux lourds).

Il est clair que les analyses des teneurs des cendres de plantes entières ne font qu'effleurer les aspects qualitatifs et physiologiques, sans rien révéler des mécanismes de tolérance/résistance ou de survie (voir p. 200sq). On sait que la composition chimique des plantes varie non seulement selon les substrats, mais encore selon les espèces et les races d'espèces; à l'intérieur des plantes selon les organes et selon l'âge et les saisons. En outre, l'absorption de nutrients par les plantes dépend de la disponibilité de ceux-ci dans le sol, ainsi que de la spécificité des végétaux à l'égard de cette absorption qui peut être passive, active, sélective ou partiellement excluante; elle dépend de plus de la répartition interne des éléments et des interactions entre les divers nutrients; bref, de conditions où interfèrent phénomènes physico-chimiques et processus métaboliques.

Les analyses des cendres sont donc censées donner ici une première idée de la réponse des plantes alpines à la serpentine de Totalp. Les données brutes figurent dans l'annexe 6, et les méthodes et erreurs p. 62sq.

6.1.1 Teneurs phytochimiques moyennes selon les substrats

Les 96 populations étudiées, soit 34 espèces, proviennent de 4 substrats différents (serpentine, ophicalcite, silicates, carbonates) de l'étage alpin inférieur, vers 2300 m. Le choix des espèces s'est orienté à celles présentes sur serpentine et trouvées en outre sur un ou plusieurs des substrats adjacents, autant que possible sur une même placette restreinte (décrites fig. 69 et p. 61sq). Ces espèces sont principalement des hémicryptophytes et des chamaephytes (p. 138 et annexe 6). Les moyennes des teneurs phytochimiques selon les substrats font l'objet des fig. 70 p. 170 et 76 p. 178 : leur signification est limitée dans la mesure où leurs écarts-types s'approchent de l'ordre de grandeur des moyennes mêmes.

En résumé, les teneurs des plantes entières en macronutrients N P K, la teneur en cendres, ‹C› calculé et C/N varient très peu selon les substrats, alors que les autres nutrients reflètent assez fidèlement les teneurs des roches (p. 34-35) ou ce que l'on sait de leur disponibilité dans le sol, surtout dépendante

du pH (p. 69 et 48). K N C/N sont en outre remarquablement spécifiques des espèces, indépendamment du substrat comme dans une moindre mesure Mn (annexe 6 et p. 190sq).

Les plantes de serpentine et d'ophicalcite se distinguent de celles de silicates et carbonates par leurs valeurs hautes en Ni Cr Co Fe, connus pour leur présence justement élevée dans ces roches et, à part Fe, pour leur tendance toxique (p. 77). Alors que les plantes de serpentine et silicates se ressemblent pour Ca Mo, par opposition aux carbonates; les plantes de serpentine et carbonates pour Mg par opposition aux silicates; les plantes de serpentine n'ayant rien à envier aux carbonates pour P et K. Voir fig. 71.

*

Les populations des quatre substrats ont bien une teneur en cendres assez semblable, mais la répartition dans la minéralomasse entre macronutrients (Ca Mg K), micronutrients (reste des cations métalliques) et silicium (approximatif), en mmoles, distingue clairement les populations sur carbonates de celles sur les

sols		m		%				%			ppm		
	coordonnées	alt.	exp.	rec.	F'	pHA	pHC	C	N	C/N	NH4+	NO3-	P
se1 98 IVb	782.40/189.90	2280	E	15	21.	7.3	6.9	.2	.02	10.	12.	2.7	.5
se2 109 V	782.31/189.96	2290	NEE	20	36.	6.8	6.2	2.7	.24	11.	2.	62.	1.6
se3 129 VIIa	782.38/190.39	2260	E	65	53.	6.1	5.5	7.3	.55	13.	2.	100.	3.1
op1	780.49/190.19	2570	SSE	15	12.	7.4	7.1	.7	.046	15.			5.2
op2 125 VIIa	782.08/190.97	2250	E	80	37.	5.8	5.5	8.4	.54	16.	10.	4.	3.1
si1	781.15/189.44	2530	NNE	60		6.5	6.	.5	.017	29.			1.2
si2	781.24/188.03	2330	SE	85	22.	6.2	5.9	4.2	.30	14.	<.1	3.1	9.1
si3	782.03/188.46	2340	S	90	36.	4.8	4.3	15.	.94	16.	53.	3.	19.
ca1	780.00/187.40	2350	S	20	17.	7.9	7.3	.15	.01	11.			2.8
ca2	781.22/187.42	2350	SSE	40	34.	7.5	7.2	7.3	.61	12.	<.1	4.4	15.

		mval/100g sol							%	mval	mval/100g	
		Ca2+	Mg2+	K+	Na+	S	T	H+	V	Ca/Mg	Al3+	Ni2+
se1 Totalphorn E	TE	1.2	4.1	.026	.027	5.3	6.4	1.1	83.	.28	2.	.022
se2 Totalphorn E	TE	2.8	7.9	.095	.051	11.	24.	13.	46.	.35	2.	.068
se3 Totalphorn E	TE	6.6	9.6	.44	.030	17.	49.	32.	34.	.69	2.	.089
op1 Wasserscheidi	WS	4.1	4.5	.056	.038	8.7	14.	5.0	63.	.93	1.6	.041
op2 Totalphorn E	TA	10.	20.	.35	.054	30.	60.	30.	50.	.51		.062
si1 Mittelgrat du Salezerhorn	MG	3.8	1.6	.030	.048	5.5	6.4	.87	86.	2.4	2.	
si2 Grüenturm	GT	7.0	1.2	.93	.058	5.2	26.	16.	36.	5.8	2.	.014
si3 Salezerhorn, paravalanches	SA	6.7	2.5	.79	.071	10.	47.	37.	21.	2.7	2.2	.014
ca1 Strela	ST	17.	15.	.013	.021	32.	12.	«	»	1.2	«	.012
ca2 Schiawang	SH	34.	13.	.19	.034	47.	61.	14.	78.	2.7	«	

Fig. 69
Caractéristiques des sols de provenance des plantes analysées quant à leurs cendres. Comparé à la serpentine (se) :
- l'ophicalcite (op) a un rapport Ca/Mg plus élevé, autant de Ni échangeable et éventuellement plus de P (voir légende p. 176);
- les silicates (si) ont un pH inférieur, plus de Ca que de Mg et des teneurs plus hautes de P et K;
- les carbonates (ca) un pH plus élevé et plus de Ca et Mg.

Le fait que les plantes communes à se et si croissent plutôt dans les gazons, celles communes à se et ca dans les éboulis, se reflète dans le choix des placettes (détails p. 61sq, légende pédologique annexe 1).
Characteristics of the soils of origin of the plants used for ash analysis : se = serpentine, op = ophicalcite, si = silicates, ca = carbonates. (Details p. 61sq, pedological legend annex 1; for ophicalcite see legend p. 176).

3 autres substrats fig. 79 p. 189: à l'absorption excessive en Ca et Mg sur carbonates correspond en grande partie une absorption excessive en Si sur roches éruptives. Plus précisément cependant les populations sur ophiolites tendent à une place intermédiaire entre celles sur silicates et carbonates, à cause de leur proportion élevée en Mg et basse en K. Ca Mg K sont discutés p. 182sq.

Parmi les micronutrients, sur tous les substrats, Fe Al Mn sont les plus importants, auxquels s'ajoute Ni sur les ophiolites, où sa teneur dans les plantes rejoint 1/5 de celle de K et 1/10 de celle de P. Ni et Cr sont discutés p. 177. La teneur en Mo des plantes sur carbonates est 7 à 8 fois supérieure à celle sur les autres substrats (sans qu'on dispose de données sur le sol). On sait que Mo est nettement plus soluble dans les sols basiques qu'acides (DUCHAUFOUR e.a. 1979:411), bien que les roches sédimentaires soient d'habitude plus pauvre en Mo que les silicates, et celles-ci plus pauvres que les ultramafites (cf p. 35).

CENDRES DES PLANTES DE DAVOS : moyennes ± écarts-types selon les substrats					
substrat	(nb échant.)	serpentine (32)	ophicalcite (26)	silicates (18)	carbonates (20)
% m.s.	cendres	13.1 ± 7.1	15.7 ± 9.0	12.1 ± 8.8	14.0 ± 6.2
ppm matière sèche	N	18800. ±6040.	21000. ±7060.	19800. ±7890.	18900. ±5390.
	P	1280. ± 735.	1120. ± 527.	1410. ± 605.	1160. ± 452.
	Mg (II)	11500. ±5780.	11800. ±6600.	3000. ±1410.	13800. ±8630.
	Ca (II)	4220. ±2520.	5400. ±5540.	7210. ±4680.	24900.±13500.
	K (I)	9960. ±5040.	10300. ±5350.	11700. ±7640.	10300. ±6280.
	Fe (II)	6190. ±4260.	10800. ±8900.	4120. ±2820.	1600. ±1200.
	Al (III)	1300. ± 869.	2090. ±1620.	2150. ±1690.	808. ± 666.
	Mn (II)	239. ± 162.	267. ± 209.	329. ± 219.	200. ± 216.
	Ni (II)	208. ± 109.	262. ± 177.	44.3 ± 42.3	45.0 ± 29.2
	Na (I)	72.4 ± 35.5	48.0 ± 18.7	119. ± 72.	78.0 ± 43.4
	Zn (II)	66.9 ± 44.2	51.3 ± 30.6	101. ± 79.	65.8 ± 27.3
	Cr (III)	63.2 ± 40.0	128. ± 104.	7.60 ± 5.39	3.43 ± 3.39
	Ti (II)	22.9 ± 11.8	51.3 ± 5.3	110. ± 108.	15.3 ± 2.6
	Co (II)	15.7 ± 7.7	23.3 ± 18.3	5.56 ± 2.79	3.29 ± 1.40
	Cu (II)	8.04 ± 2.72	7.79 ± 2.71	10.7 ± 4.1	6.95 ± 2.97
	V (III)	3.35 ± 1.74	9.19 ± 4.33	5.13 ± 3.82	7.69 ± .97
	Cd (II)	1.15 ± .57	.779 ± .364	1.33 ± .92	1.00 ± .90
	Mo (VI)	.365 ± .268	.367 ± .158	.324 ± .238	2.26 ± 1.93
mval/mval	Ca/Mg	.319 ± .332	.373 ± .429	1.43 ± .63	1.49 ± 1.42
	Ca/K	1.16 ± 1.09	1.29 ± 1.60	1.63 ± 1.32	7.66 ±10.7
	Ca+Mg/K+Na	4.24 ± 4.17	5.86 ± 4.27	2.59 ± 2.49	13.9 ± 16.2
% m.s.	C	50.4 ± 4.3	48.9 ± 5.4	51.0 ± 5.1	49.9 ± 3.6
	C/N	28.7 ± 12.0	25.9 ± 8.5	29.5 ± 11.8	28.6 ± 8.5
% cendres	⟨SiO2⟩	41.9 ± 17.2	41.6 ± 20.4	45.9 ± 18.3	10.9 ± 5.5
	Σ oxydes OXI	45.4 ± 12.9	45.0 ± 12.3	41.7 ± 12.3	54.9 ± 12.3
	perte COS	12.7 ± 5.8	13.3 ± 12.9	12.3 ± 7.2	30.8 ± 8.2
mval/100g matière sèche	Σ Mg Ca K Na	141. ± 60.3	152. ± 67.8	91.1 ± 42.4	264. ± 122.
	Σ cations CAT	180. ± 76.	218. ± 94.	132. ± 58.	280. ± 125.
	Σ anions AN	146. ± 48.	167. ± 58.	155. ± 61.	145. ± 41.
	C-A	34.1 ± 69.2	60.9 ±110.8	-14.9 ± 69.3	135. ± 132.
	C/A	1.27 ± .63	1.54 ± 1.03	.908 ± .458	2.08 ± 1.15

Fig. 70
Teneurs phytochimiques moyennes sur serpentine et substrats de comparaison alpins de Davos, voir légende phytochimique annexe 1.
Average phytochemical contents on alpine serpentine and on compared substrata near Davos, see phytochemical legend annex 1.

Les plantes de la station d'ophicalcite ont des teneurs encore plus extrêmes que celles de serpentine, les différences restant très constantes (annexe 6) : elles contiennent ainsi plus d'Al Co Cr Fe Ti V (rapporté aux cendres cf fig. 79) pour une minéralomasse plus élevée. Le rapport Ca/Mg des plantes n'y est guère plus élevé, alors que la roche compte plus de Ca que la serpentine (p. 34). Au niveau de la végétation cette station abrite, en plus de la végétation typique de la serpentine, quelques espèces surtout calcicoles n'apparaissant sur serpentine clairement qu'en cas d'influence étrangère (surtout carbonatée) : parmi les premières il y a Sesleria coerulea et Galium anisophyllum, puis Gentiana Clusii, Pinguicula alpina et Primula integrifolia (cf p. 132).
Il apparaît surprenant que les différences qu'on peut taxer de minimes dans la composition de la roche et de la végétation s'accompagnent, avec autant de conséquence, de différences dans la phytochimie. Cela semble bien souligner l'importance de la chimie du substrat immédiat (qui peut varier d'un mètre à l'autre sur la Totalp) et mettre en valeur l'analyse de différentes espèces provenant d'une placette restreinte (par opposition à l'analyse d'individus isolés pris au hasard dans une vaste région, comme c'est systématiquement le cas dans les travaux sur la serpentine). Cela suggère également des réserves quant à la comparaison des analyses d'échantillons végétaux avec celles de roche ne provenant pas exactement du même emplacement.

*

Contrairement à BROOKS (1987:51 et p. 201) selon qui bien des chercheurs auraient trouvé sur serpentine des teneurs basses en macronutrients N P K dans la végétation (en fait la plupart du temps dans les feuilles, p.ex. HOHNE 1978, K et P bas), les plantes de la serpentine de Davos ne se distinguent guère de celles des substrats voisins à ce sujet, les valeurs (ici des plantes entières) dépendant plutôt des espèces, fig. 70, annexe 6, bien que l'accumulation de K et P dans les plantes par rapport à la teneur de la roche diffère beaucoup, p. 176.

La teneur en cendres de même est largement semblable sur tous les substrats à Davos. Alors que p.ex. DUVIGNEAUD 1966:325 trouve moins de cendres chez les

plantes sur	valeurs élevées	valeurs basses
SE serpentine	Co Cr Fe Ni <Si> (Cd)	Ca Mo Ca/Mg (Al K V)
OP ophicalcite	Co Cr Fe Ni <Si> (Al V)	Mo Ca/Mg (Ca Cd Na Zn)
SI silicates	Al Ti Zn Ca/Mg <Si>(Cd Cu K Mn Na)	Co Cr Mg Mo Ni Ca/Mg C-A (Ca)
CA carbonates	Ca Mo Ca/Mg C-A (Mg)	Al Co Cr Fe Ni Ti <Si>(Cd Mn)
plants on	high values	low values

plantes sur	semblables par rapport à	par opposition à
SE + OP	Co Cr Fe Ni	SI + CA
SE + SI	Ca Mo (Fe <Si> C-A)	CA
OP + SI	Mo Al (<Si>)	CA
SE + CA	Mg (K Mn Na Zn)	SI
OP + CA	Mg (K Mn)	SI
SE + OP + SI + CA	K N P <C> cendres (Cd Cu Mn V Zn)	-
plants on	similars in regard to	in opposition to

Fig. 71
Différences phytochimiques selon les substrats (d'après les moyennes autant de la matière sèche que des cendres; éléments par ordre alphabétique; voir similitudes p. 172sq).
Phytochemical differences depending on the substrata (according to the average of the dry matter as well as of the ash contents; elements in alphabetic order; see similitudes p. 172sq).

plantes sur serpentine que sur les sites voisins. En général les espèces herbacées des sols pauvres en nutrients, surtout acides, sont pauvres en cendres (1-3 % matière sèche LARCHER 1973:150,151), alors que la teneur globale en éléments minéraux tend à augmenter avec la teneur croissante en calcaire du sol (PAUL 1975:73) jusqu'à être élevée chez les habitants des sols salés (10-25 % m.s.). On peut se demander ici le lien qu'il y a entre l'efficacité à produire de la biomasse et la teneur en cendres.
Il semble donc que les végétaux sur serpentine et plus généralement alpins étudiés ici, mis à part quelques buissons nains, contiennent beaucoup de cendres, en particulier parmi les caryophyllacées (cf p. 190sq).

6.1.2 Similitudes entre teneurs phytochimiques

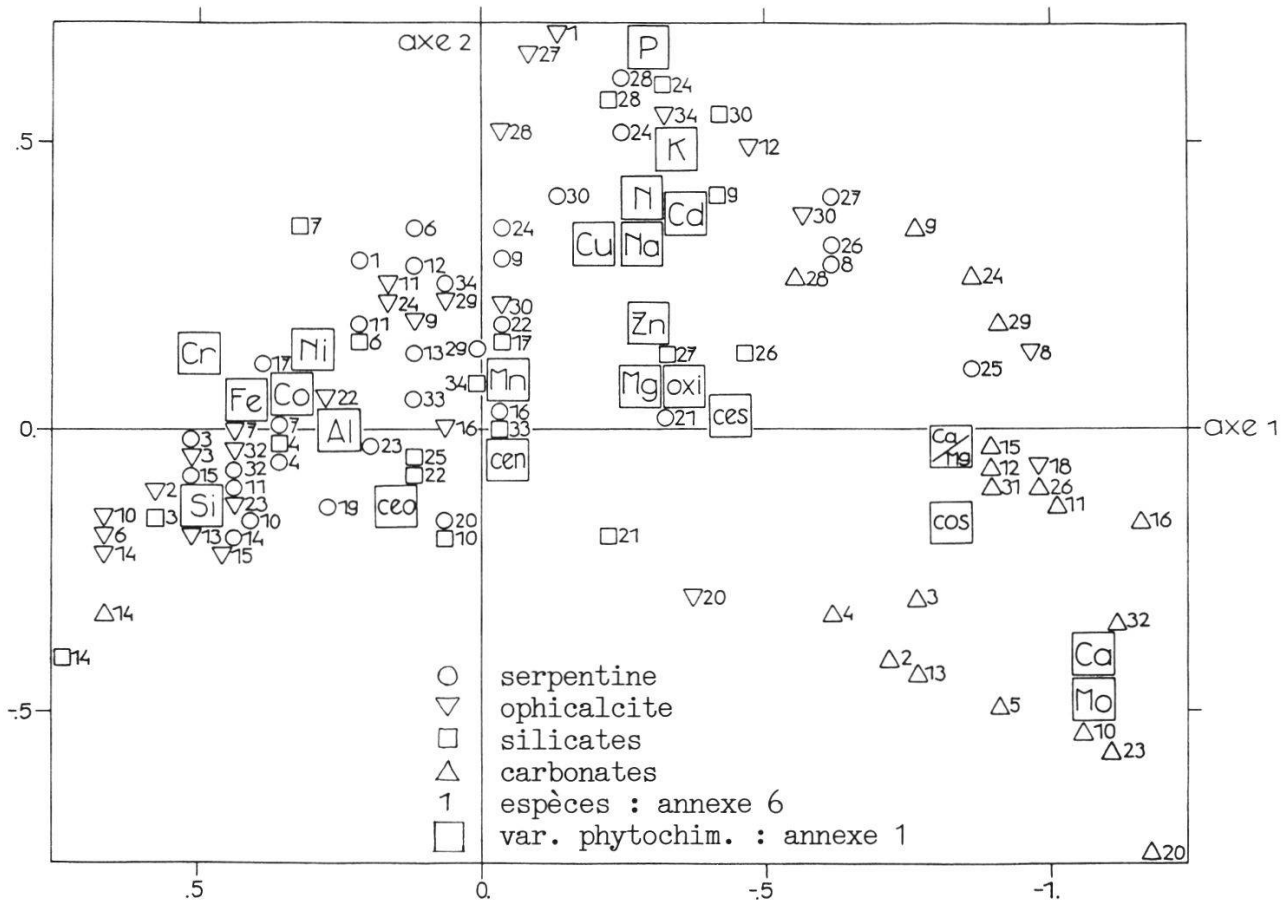
Les similitudes entre les teneurs chimiques de 96 populations (34 espèces) de quatre substrats, dont deux non ophiolitiques, ont été calculées à l'aide d'une analyse factorielle des correspondances : graphique des similitudes fig. 73 (méthodes p. 65; similitudes pédochimiques p. 75sq; floristiques et pédochimiques combinées p. 148sq). Cette illustration retient la projection la plus lisible, selon les axes 1 et 2, puis 1 et 3. Afin de simplifier la comparaison optique avec les autres graphiques des similitudes, l'axe 1 a été inversé.

L'introduction différenciée des diverses variables dans une quinzaine d'analyses a permis de mieux saisir leur comportement réciproque. Données considérées (légende annexe 1) :
- SE OP SI CA
- Al Ca Cd Cr Cu Fe K Mg Mn Mo Na Ni Zn Co
  N P <Si> (CEN)
- Ca/Mg OXI CEO COS CES CAT <C>
- rapporté à la matière sèche, aux cendres (où CEN = 100 %)
- selon les unités de mesure : ppm (sauf N en %), mmoles
- rapporté à la valeur maximale (posée = 100 %) de chaque variable; divisé par l'amplitude de variation maximale de chaque variable.

*

analyse	1 fig. 73			2			3			4			5			6		
unité :	ppm			ppm			ppm			mmoles			ppm			ppm		
référé à :	matière sèche			matière sèche			cendres			matière sèche			matière sèche			matière sèche		
substrats :	SE OP SI CA			SE OP			SE OP SI CA			SE OP SI CA			SE OP SI CA			SE OP SI CA		
spécial :										avec CAT <C>			"100 %"			"1/amplitude"		
variables :	23			23			23			25			23			25		
populat. :	96			58			96			96			96			96		
	axes	Σ	variabl.															
axes 1	59	59	- + Ca Si 52 33	52	52	- + - Ca Si K 30 30 24	51	51	- + Ca Si 44 40	82	82	- - - CAT N Ca 43 20 13	33	33	+ - + - Ca Cr Mo Ni 14 13 10 10	43	43	- + - Si Ca Fe 45 29 14
[contrib. absolues aux axes en %] 2	17	76	+ - + K Ca P 48 27 14	18	70	- + P Ca 68 30	17	68	- + - P Ca K 65 15 12	11	93	+ + - N <C> CAT 38 22 18	17	50	+ + + Mo COS Ca 16 10 10	27	70	- + + K Ca Mg 45 32 17
3	11	87	- - Mg Fe 56 15	14	84	- + + Mg Ca P 25 26 18	13	81	+ - - Mg K P 45 23 13	3	96	- + Ca Mg 54 28	11	61	- - Mn C/N 41 13	13	83	+ - - Mg Ca Si 52 25 16

Fig. 72
Contribution des variables phytochimiques dans les analyses des correspondances : contributions absolues ⩾10 % (légende annexe 1, et p. 73).
Contributions of the phytochemical variables in the correspondence analysis : absolute contributions ⩾10 % (legend annex 1, p. 73).



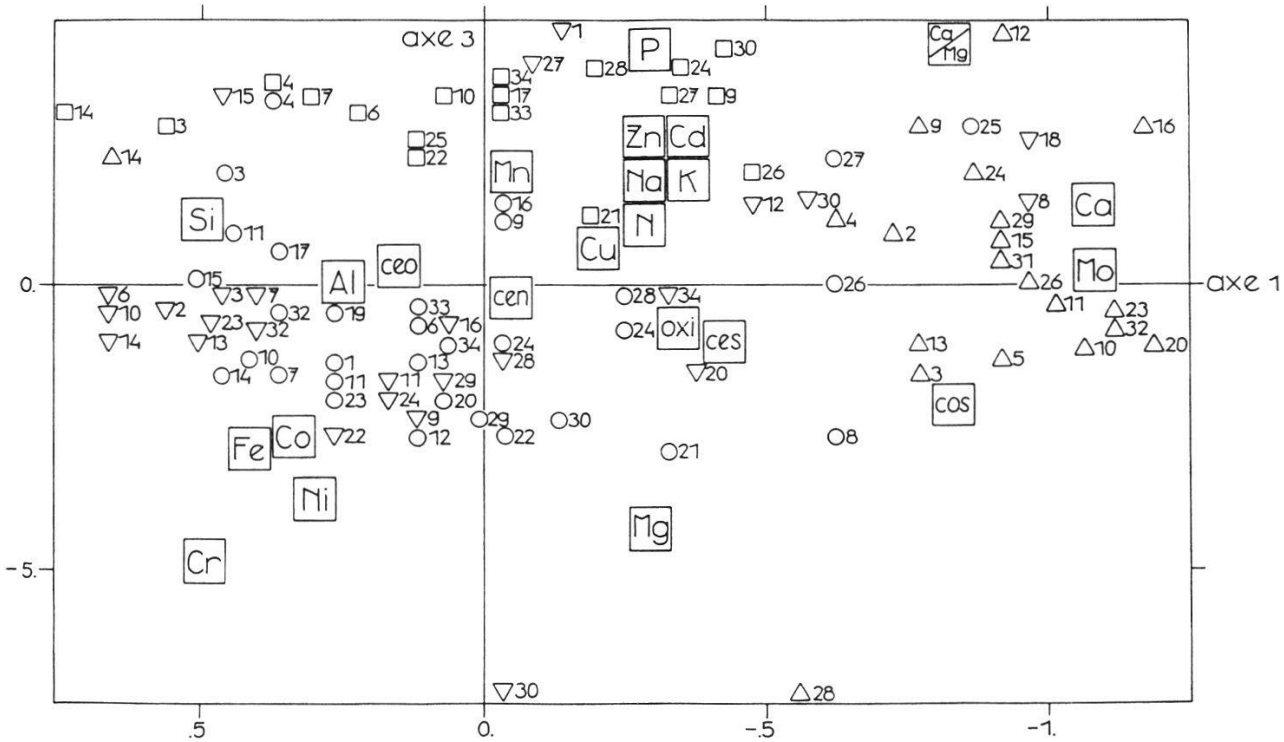


Fig. 73
Graphique des similitudes phytochimiques entre 96 populations (34 espèces) des substrats serpentine, ophicalcite, silicates, carbonates, pour 23 variables phytochimiques en ppm de la matière sèche. Projection selon les axes 1/2 et 1/3. (Lecture des graphiques p. 66sq; voir fig. 72-1).

Graph of the phytochemical similarities among 96 populations (34 species) of the substrata serpentine, ophicalcite, silicates, carbonates, for 23 phytochemical variables in ppm dry matter (graph lecture p. 66sq and see fig. 72-1).

Pouvoir explicatif des axes

Le pouvoir explicatif de l'axe 1, exprimé par sa valeur propre, excède généralement de beaucoup celui de l'axe 2 et des axes suivants (axe 1 : 50 à 80 %; axe 2 : 11 à 18 %; fig. 72 premières colonnes, pour les analyses 1 à 4, valeurs non manipulées) : cet axe ordonne assez bien les populations selon les substrats.
Les données exprimées en mmoles affichent des pouvoirs explicatifs nettement supérieurs à celles en ppm (axe 1 : matière sèche 82 contre 59 %; cendres 79 contre 51 %; le graphique choisi pour l'illustration, fig. 73, est celui d'une analyse des variables en ppm plutôt qu'en mmoles parce qu'il est plus lisible, les axes 2 et 3 y étant moins comprimés par rapport à l'axe 1). Pour les valeurs en mmoles, toutes les variables participent fortement à l'axe 1, comme en témoignent leurs contributions relatives, non reproduites ici (définies légende p. 73), traduisant par là des corrélations assez grandes entre ces variables phytochimiques. Tandis que pour les valeurs en ppm, les variables se répartissent principalement sur les axes 1 2 3.
A voir l'inertie assez grande avec laquelle cette analyse des correspondances réagit aux manipulations, cette différence entre mmoles et ppm me paraît remarquable. Se pourrait-il qu'il y ait un lien direct avec la balance ionique à l'intérieur des plantes dont parle DIJKSHOORN (in RORISON 1969:204, cf. p. 194)? L'assimilation des nutrients du sol par les plantes pourrait être conçue selon un certain principe ordonnateur dont les régularités se feraient sentir ici.

Les données exprimées en teneurs de la matières sèche affichent des pouvoirs explicatifs légèrement supérieurs à celles des teneurs des cendres (axe 1 : en ppm 59 contre 51 %; en mmoles 82 contre 79 %). Les éléments déterminant les axes ne changent pas.
Les données non manipulées, voir p. 67 et fig. 72 et 74, affichent également des pouvoirs explicatifs plutôt supérieurs aux données manipulées.

Interprétation écologique des axes

L'analyse des correspondances différencie principalement les populations selon leur substrat de prélèvement. Ainsi les projections des populations s'avèrent distribuées le long de l'axe 1 en des nuages plus ou moins distincts selon les substrats, voir fig. 73, dans la suite :
carbonates puis silicates puis serpentine + ophicalcite

Les variables phytochimiques sont projetées près des populations qui ont des teneurs élevées, à savoir, selon les substrats :
Ca Mo COS : carbonates
P K N Cd Cu Mn Na Zn : silicates
Fe Co Cr Ni : serpentine + ophicalcite
La distinction entre serpentine et ophicalcite reste modeste, comparée à celle vis à vis des carbonates et des silicates. Elle ne ressort guère que dans l'analyse 5, fig. 74 (où les valeurs maximales sont rapportées à 100 %) : les populations sur ophicalcite y apparaissent plus en périphérie, accusant des teneurs plus élevées en Fe Co Cr Ni Al (et Ti V selon fig. 70) que sur serpentine.
Une position intermédiaire est prise par les valeurs hautes (du même ordre sur au moins deux substrats; sur les projections 1/2 et 1/3) de :
Mg CAT : entre nuages des populations des carbonates et serpentine + ophicalcite
Si Al : entre nuages des populations des silicates et serpentine + ophicalcite
Ca/Mg : entre nuages des populations des carbonates et silicates
CEO CEN OXI CES : entre les trois nuages d'espèces.

Quant aux variables phytochimiques susceptibles d'expliquer le mieux les différences entre populations (et entre substrats), si l'on en juge par leur contribution absolue aux axes (fig. 72, définition légende p. 73), ce sont les suivantes :

axe 1 : dégageant surtout la différence entre éruptifs et carbonates
Si Fe : à l'un des extrêmes projetés parmi les populations de serpentine + ophicalcite
(Al Co Cr Ni les accompagnent);
Ca : à l'autre extrême (surtout parmi les populations des carbonates)

axe 2 : dégageant surtout la différence entre silicates et carbonates
K P : à l'un des extrêmes, projetés parmi les populations de silicates
(Cd Cu N Na les accompagnent);
Ca Mg : à l'autre extrême, parmi les populations des carbonates
COS Mo les accompagnent)

axe 3 : dégageant surtout la différence entre ultramafites et silicates
Mg Fe : à l'un des extrêmes, projetés parmi les populations de serpentine + ophicalcite
(Co Cr Ni les accompagnent);
Si : à l'autre extrême d'une part et
K P : d'autre part plus éloignés encore des populations de serpentine + ophicalcite et moins de celles des carbonates
(Ca/Mg Cd Cu N Na Mn Zn les accompagnent).

*

Cr	760.	Ca	68.5	Co	30.0	CAT	12.8
V	510.	Mo	54.0	CEN	22.1	OXI	10.5
⟨Si⟩	201.	Ti	50.5	P	21.2	Na	9.36
CEO	166.	Al	50.0	K	20.0	Cu	5.54
Ca/Mg	128.	COS	45.8	Cd	18.0	N	4.07
Fe	104.	Mn	33.6	Zn	17.1	⟨C⟩	1.69
Ni	85.2	Mg	33.3	CES	14.0		

Fig. 74
Amplitude de variation des variables phytochimiques retenues pour les analyses des correspondances fig. 73, soit teneurs maximales/minimales de la matière sèche (cf p. 67 et légende annexe 1).
Variation amplitude of the phytochemical variables retained for the correspondence analysis fig. 73, i.e. maximal/minimal content of the dry matter (see p. 67 and legend annexe 1).

Les variables aux amplitudes les plus larges tendent à être celles qui, selon ces analyses, différencient fortement les divers substrats (parallèle avec sols cf p. 72). Par ordre d'importance, il s'agirait des éléments Cr et V suivis de Fe Ni Ca P Mo Ti Al, ce qui s'accorde bien avec les résultats trouvés. Remarquons que les variables les plus stables selon ces considérations sont significativement N et C qui ne dépendent guère de la roche.

*

Bref, pour autant que l'on considère les plantes alpines de substrats aussi différents qu'ophiolites/silicates/carbonates, l'analyse des similitudes suggère que la composition phytochimique reflète très fortement le substrat plutôt que la personnalité des plantes. Bien sûr avec quelques exceptions, certaines espèces ou formes de vie ayant des affinités phytochimiques assez indépendamment du substrat (telle Minuartia sedoïdes no 14 fig. 73; cf aussi p. 193). A ce niveau les analyses des similitudes corroborent largement les conclusions tirées des moyennes, fig. 71 p. 171, et font ressortir Ca (et plus généralement les macronutrients) et Si comme les éléments caractérisant le mieux les différences (entre les populations) selon les substrats. Les sidérophiles ne s'avèrent décisifs que dans les analyses où l'on relativise chaque variable en la rapportant à la valeur maximale posée = 100 %, analyse 5 fig. 72 : il s'avère alors que les teneurs élevées en Cr différencient un peu plus les ophiolites que celles en Ni (p. 177sq), ce que font également les teneurs basses en Ca et Mo.

Si l'on ne retient par contre que les substrats serpentine et ophicalcite, ne se distinguant que très peu l'un de l'autre, les graphiques font ressortir plus fortement les similitudes entre espèces, sans différencier du tout les substrats, et l'analyse ordonne celles-ci en fonction principalement des macronutrients et Si (c.-à-d. selon les mêmes éléments qui différencient tous les autres substrats les uns des autres), distinguant assez bien les silicicoles à Ca élevé des calcicoles à Si élevé (cf p. 186sq).

6.1.3 Teneurs phytochimiques et géochimiques comparées

Relativement à leur roche-substrat, les populations accumulent en gros à l'intérieur des tissus, fig. 75 :
- sur serpentine : K > P ≫ Ni > Ca > Si > zéro > Fe,Cr > Al > Mg
- sur ophicalcite : K > P ≫ Ni > Si,Fe > zéro > Ca > Cr > Al > Mg
- sur silicates : ~Ni > P > ~Cr > Ca > K > Mg > zéro > Fe > Si > Al
- sur carbonates : K > P > ~Ni > ~Cr > Si > Fe > Al > zéro > Mg > Ca

On peut se demander quel lien il y a entre accumulation > zéro > diminution par rapport à la roche et mécanismes de sélectivité/exclusion chez les plantes.
Relativement aux teneurs échangeables du sol, la suite est sur tous les substrats K ≫ Mg,(Ni) > Ca, ce qui peut dans une certaine mesure être en lien avec la suite de la force sorptive des cations au complexe d'échange (Al^{3+} > H^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+} > NH_4^+ > K^+ > Na^+ selon DUCHAUFOUR e.a. 1979:345) et avec le système d'absorption dans les racines (cf p. 200sq).

[plantes] /[roches]	SE	OP	SI	CA
Ca	2.3	.95	6.1	.78
Mg	.46	.42	2.7	.91
K	140.	140.	3.6	270.
P	>60.	>49.	15.	74.
Si	1.1	1.2	.66	2.4
Al	.57	.65	.23	1.1
Fe	.77	1.2	.81	1.9
Ni	2.7	1.9	~35.	~21.
Cr	.74	.75	~ 6.9	~ 4.
Ca/Mg	5.0	2.3	2.3	.86
K/Ca	62.	150.	.56	340.
K+Na/Ca+Mg	45.	36.	.37	180.

Fig. 75 :
Accumulation (ou réduction) des principaux éléments dans les plantes par rapport à la teneur dans la roche de leur substrat, calculée à partir des moyennes phytochimiques rapportées aux cendres; ~Ni et ~Cr des silicates et carbonates selon les teneurs habituelles de ces types de roches p. 35. Sources pour les roches :
SE : serpentine-augite, moyenne de 2 échantillons, PETERS 1963:624,625
OP : "ophicalcite", à savoir serpentine à veines de calcite blanche. PETERS 1963:635 (cf p. 34) n'ayant analysé que la serpentine en ôtant les veines de calcite, on a compté 10 % de $CaCO_3$ en plus, cette calcite ne contenant pas de dolomite (o.c.:551)
SI : silicates NIGGLI e.a. 1930
CA : carbonates FREI 1944 ex LANDOLT e.a. 1976:5
Valeurs manquantes selon GREEN 1972 ex BROOKS 1987:16, cf p. 35, teneurs habituelles de ces roches.

Accumulation (or reduction) of elements in the plants in comparison to the content of their parent rock, calculated from the phytochemical means in the ashes; and for ~Ni and ~Cr of the silicates and carbonates according to the usual contents of these types of rocks p. 35; rock data see above.

On pourrait donc s'attendre à trouver chez ces plantes étudiées des systèmes (mécanismes ou inhibitions compétitives aboutissant à des effets) :
- de sélectivité pour K et P sur tous les substrats
- de sélectivité pour Ca sur serpentine et silice
- d'exclusion d'Al sur silicates (et ophiolites)
- d'exclusion de Mg sur ophiolites et carbonates
- d'exclusion de Ca sur carbonates.

On peut se demander, à la lumière de ces données et de celles des p. 170 et 171, si l'alimentation des plantes envisagées ici (à savoir par rapport à la roche, c.-à-d. sans considérer N ni C) ne tourne pas primairement autour d'une certaine teneur en K et P nécessaire - les deux seuls éléments du substrat présents en quantités semblables dans les plantes des quatre roches-mères, soit 6-7 fois plus de K que P molaires - et que pour ce faire, les plantes sont réduites à absorber des quantités élevées soit en Ca et Mg, soit en Si, qui font presque figure d'un ballaste nécessaire. A ce niveau la serpentine se situe entre silicates et carbonates par Si et Mg. Bien sûr la composition de la seule minéralomasse des plantes sur serpentine, avec sa particularité de comporter beaucoup de Mg, beaucoup de Ni pour peu de Ca, ne dit encore rien quant au prix énergétique spécifique à ce substrat que coûte l'aboutissement à une telle composition. Prix qu'on pourrait tenter de mettre en lien avec le caractère clairsemé de la végétation (cf p. 228sq).

6.1.4 Nickel et chrome

A Davos les valeurs de Ni et Cr des plantes entières des ophiolites varient (annexe 6 et fig. 70) entre :
- en ppm de la matière sèche

Ni :	28-400	($\bar{m}$ 210) sur serpentine	45-681	($\bar{m}$ 260)	sur ophicalcite
Cr :	2.3-150	($\bar{m}$ 63)	2.5-380	($\bar{m}$ 130)	

- en ppm des cendres

Ni :	700-3300	($\bar{m}$ 1700) sur serpentine	370-3200	($\bar{m}$ 1700)	sur ophicalcite
Cr :	78-970	($\bar{m}$ 460)	71-1400	($\bar{m}$ 740)	

En gros les teneurs en Ni rejoignent 1/5 de celles en K, 1/10 de celles en P et le double de celles en Cr. Ni et Cr varient plus rapportées aux cendres qu'à la matière sèche. Et Cr varie plus que Ni, ce qui est vrai plus généralement pour le substrat serpentine où le Cr provient des minéraux accessoires, tandis que le Ni est une composante intégrale de l'olivine et des autres minéraux des serpentines (PROCTOR e.a. 1975:300; cf fig. 16 p. 33).

Ni et Cr des serpentines sont discutés chez PROCTOR e.a. 1975:276-314; BAUMEISTER e.a. 1978:160sq,308sq; ERNST 1982:495-498 et BROOKS 1987:38-43. Pour les serpentines d'autres régions, si l'on fait exception des hyperaccumulatrices de Ni et des plantes des gisements chromifères, BROOKS résume les teneurs de la matière sèche des plantes entières à 20-100 ppm Ni, les teneurs de Cr étant le plus souvent négligeables et dépassant rarement 100 ppm; PROCTOR e.a. (1975: 285sq,301sq) citent des teneurs de cendres de feuilles de 400-6000 soit en gros 1500 ppm Ni, contre 100-2500 soit en gros 1000 ppm Cr.
Pour les serpentines de l'Europe centrale SASSE (1979:580sq,591sq) trouve dans la matière sèche des feuilles 12-150 soit en moyenne 30 ppm Ni, contre 5-50 soit en moyenne 15 ppm Cr; les teneurs des feuilles sont inférieures à celles des racines, et celles-ci inférieures à celles des fleurs et fruits, Cr et Ni répartis différemment selon les organes. Selon ERNST e.a. 1974:6 c'est surtout dans les organes souterrains que les métaux lourds tendent à s'accumuler le plus, à l'exception p.ex. des feuilles persistantes.
Alors que pour les serpentines au-dessus de 2000 m du Val d'Aoste, VERGNANO e.a. (1982:300,304, 8 espèces en commun avec Davos) trouvent dans la matière sèche le plus souvent des feuilles 18-9000 soit en moyenne 1200 ppm Ni, contre 5.2-1100 soit en moyenne 13 ppm Cr. Vu les teneurs élevées de Ni dans les feuilles (sans données pour les racines) de certaines espèces des avant-postes glaciaires,

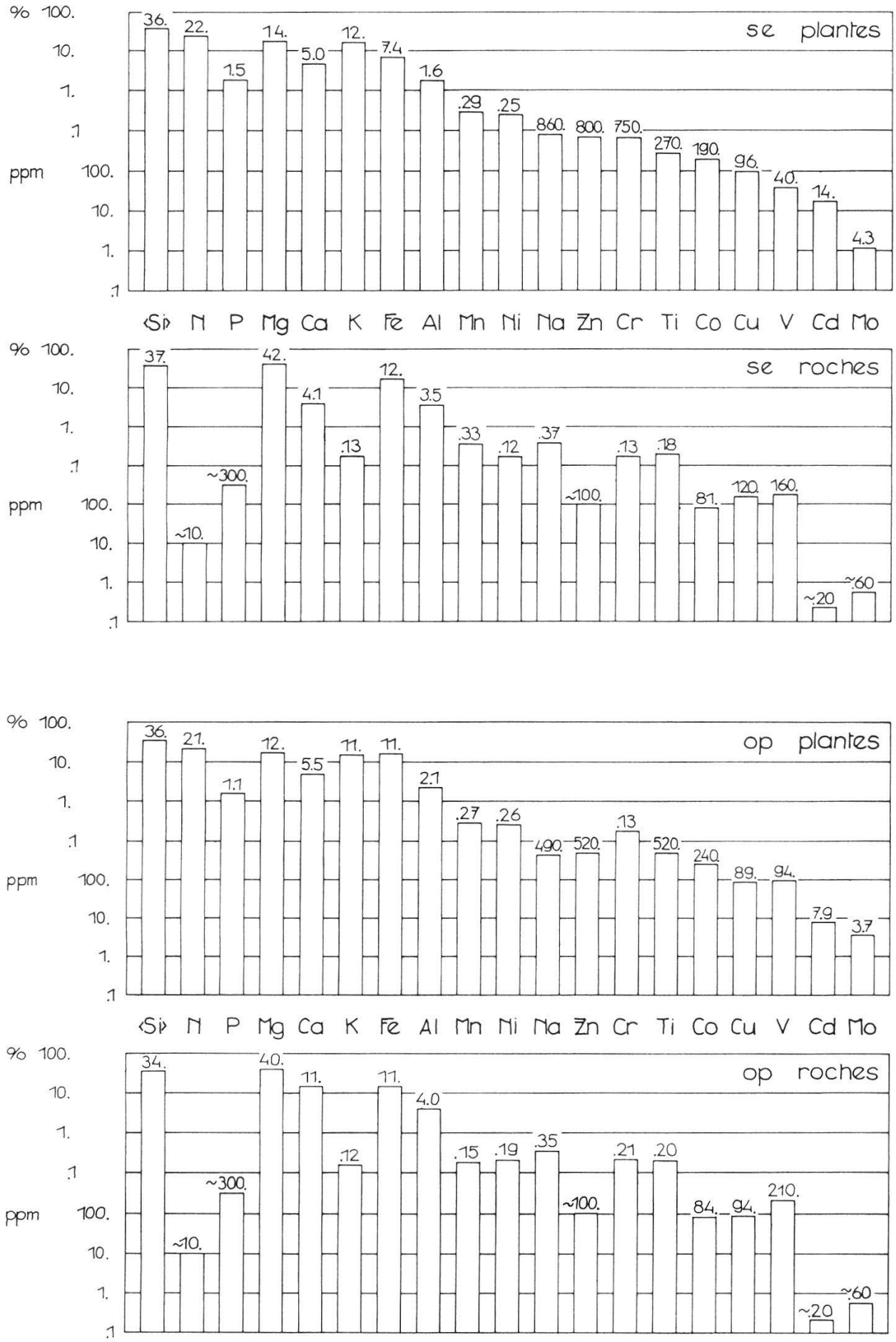


Fig. 76 :
Répartition pondérale relative de 19 éléments dans les cendres des plantes et dans les roches sous-jacentes (somme = 100 %). Sources pour les roches p. 176.

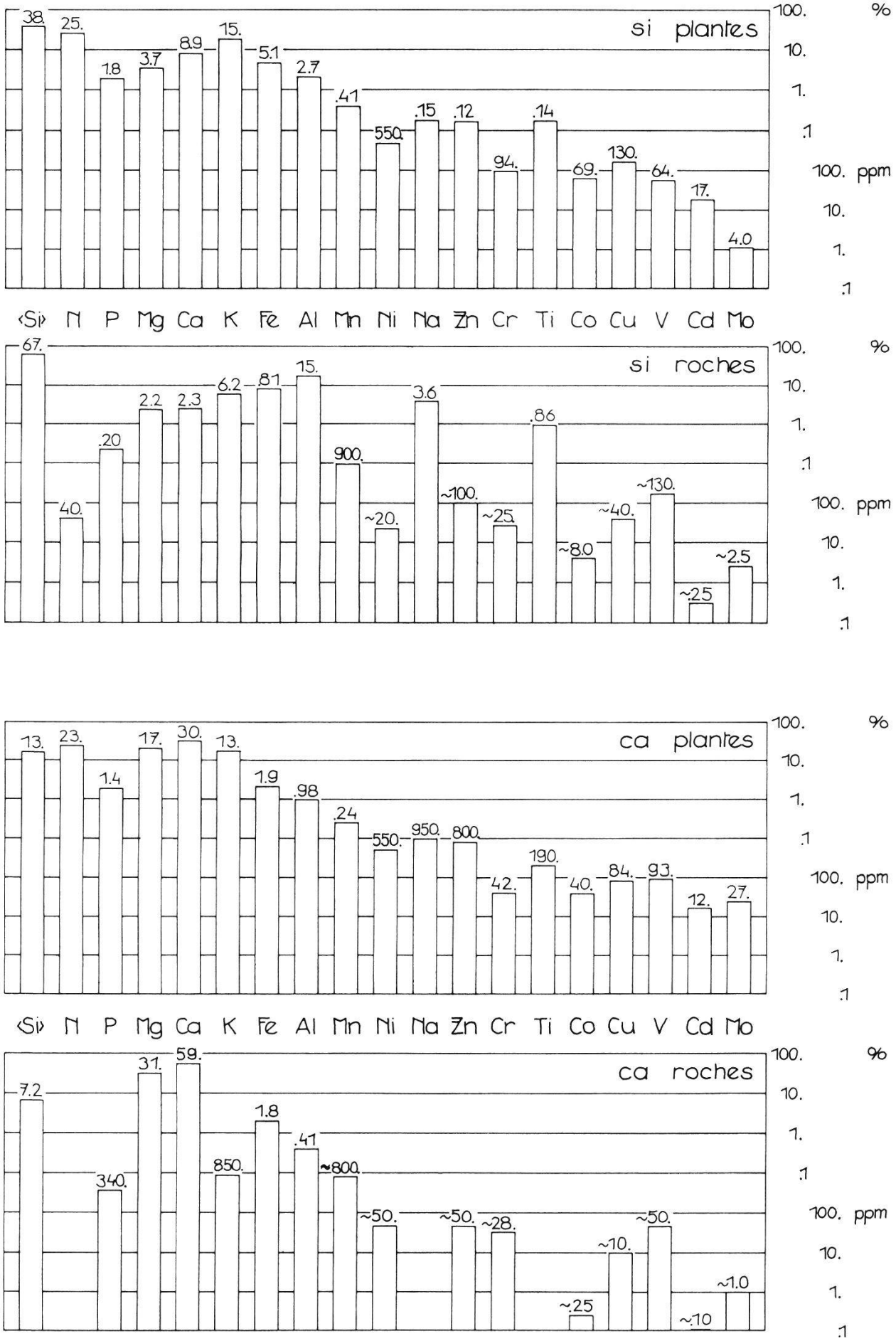


Fig. 76 :
Relative weight participation of 19 elements in plant ashes and underlying rocks (sum = 100 %). Rocks according to legend fig. 75 p. 176.

auxquelles correspondent des teneurs de Ni dans la solution du sol 10 fois plus élevées que dans les régions inférieures, et vu la brève période de végétation à intense activité physiologique suivie de la disparition des organes aériens, ces auteurs suggèrent un métabolisme écotypique qui favorise l'accumulation de Ni dans les feuilles (cf p. 200) aux dépens des organes pérennes que sont les racines, et l'élimination de quantités remarquables de Ni par les feuilles. A ce sujet ERNST 1982:494 cite une espèce tolérante au Zn qui renouvelle ses feuilles jusqu'à 4 fois en une période de végétation. Il souligne la prédominance des plantes à rosettes dans les groupements végétaux sur sols à métaux lourds (cf p. 202).
(Le Cr s'accumulerait de préférence dans les racines, ADRIANO e.a. 1986:167).

Bref, les teneurs des plantes de Davos s'inscrivent bien parmi les teneurs observée ailleurs, sans extrêmes ni élevés ni très bas et en particulier sans hyperaccumulatrices de Ni (qui sont d'autant plus fréquentes que la flore est vieille, mais absentes des zones passées sous les glaciations pléistocènes BROOKS 1987:94 et JAFFRE 1980:216). Pour autant que les données soient comparables, il semble que les plantes de Totalp, et plus généralement les plantes alpines sur serpentine, contiennent plutôt beaucoup de Ni et Cr, ce qui pourrait être en lien soit avec la disponibilité élevée de ces éléments dans les sols alpins peu développés, comme avec la forme de vie ou la constitution physiologique mêmes de ces plantes (cf p. 190sq).

*

Comparées aux teneurs phytochimiques des plantes des autres substrats de Davos, il y a sur ophiolites 5 fois plus de Ni et Co et surprenamment 10-40 fois plus de Cr (fig. 70 p. 170); ou à titre de comparaison, par rapport aux teneurs habituelles des produits agricoles, plus de 200 fois plus de Ni et 100 fois plus de Cr; et par rapport aux teneurs limites acceptées dans les boues d'épuration autant de Ni et 10 fois moins de Cr (SCHEFFER e.a. 1982:272).

La toxicité de ces métaux lourds est discutée chez BAUMEISTER e.a. 1978:161, 163,312; ERNST 1982:495; STRASBURGER 1983:344; BROOKS 1987:42sq; ADRIANO e.a. 1986:167sq,376sq; la détoxification et la tolérance p. 186 et 201). En résumé, des phénomènes de toxicité peuvent apparaître chez les plantes (surtout cultivées) des substrats non serpentiniques dès qu'elles contiennent plus de 50 ppm Ni, 1-5 ppm Cr dans leur matière sèche; en culture hydroponique lorsque la solution contient de 1 à 300 ppm Ni, de 1 à 5 ppm Cr. La fonction physiologique du Ni, en dehors d'un certain rôle dans l'activité de quelques enzymes, n'est pas encore élucidée. Chez certaines espèces tolérantes au Ni cet élément se comporte néanmoins comme un micronutrient fonctionnel, l'optimum de la production de biomasse dépendant d'une certaine teneur en Ni dans le milieu de culture. En cultures hydroponiques les effets toxiques de teneurs élevées en Ni (et dans une moindre mesure en Co) s'expriment par des symptômes similaires à ceux d'une carence en Fe, d'où l'on postule une inhibition de l'absorption ou de l'efficacité du Fe. Ainsi selon VERGNANO e.a. 1982:302 une teneur élevée en Ni dans les plantes correspond assez souvent à une teneur basse en Fe. Le Ni aurait également tendance à inhiber l'absorption de Ca. Alors que Cr inhiberait la photosynthèse. Il n'y a pas d'évidence que les teneurs en Co de la serpentine soient toxiques (BROOKS 1987:44).
Les données de Davos ne semblent guère parler pour une inhibition du Fe par Ni. En effet, bien que les plantes contenant beaucoup de Fe aient des Fe/Ni molaires plus élevés que celles en contenant peu comme les ligneuses (que ce soit rapporté à la matière sèche ou aux cendres), il y a en moyenne 30 à 40 fois plus de Fe que de Ni dans les plantes sur ophiolites, le Fe/Ni ne descendant guère au-dessous de 10.

Ajoutons que dans des expériences de culture avec Poa alpina, Nardus stricta, Geum montanum (EGGER 1980, non publié), l'adjonction de K ou de P à la terre de serpentine s'accompagne d'une augmentation de la teneur en Ni dans la matière sèche de Poa alpina provenant de serpentine, silicates et carbonates, alors que l'adjonction de Ca tend à s'accompagner d'une diminution de la teneur en Ni,

voir aussi p. 186. Par ailleurs, l'adjonction de Ni et Cr à la terre de silicates et de carbonates s'accompagne d'une diminution du rapport de la matière sèche aérienne/souterraine, indépendamment de la provenance des espèces; effet qu'a également la culture sur simple terre de serpentine (voir aussi SCHOOP et EGGER 1980:64).

En principe les métaux lourds semblent exercer un effet sélectif fort sur la végétation dès que leur concentration dans le substrat dépasse 0.1 % (ERNST 1974b:3) et la toxicité relative des métaux les uns par rapport aux autres semble être largement inverse à leur tendance à former des chélates (voir classification des métaux de WOOLHOUSE 1983:246sq selon leur affinité à l'égard de la formation de combinaisons chimiques dans les systèmes biologiques).
On connait des flores spéciales sur terrains riches en Ni et Co. Par contre, malgré l'observation de tolérances différentielles à Cr chez certaines espèces cultivées, il n'y a aucune description fiable d'une flore spécifique adaptée à un sol riche en Cr (BROOKS 1987:42sq).

*

Comparées à leurs substrats ophiolitiques, à Davos, les plantes tendent plutôt à accumuler Ni et à restreindre Cr (fig. 75) encore plus si l'on considère les données du sol (p. 80). Cela s'accorde avec le fait que Ni est en principe plus mobile et disponible aux plantes que Cr, alors que Cr est mal soluble et plus rapidement complexé par les acides humiques (cf p. 82). A Davos le Ni/Cr molaire dans la roche comporte 0.9 pour la serpentine-augite, 0.8 pour l'ophicalcite des échantillons de plantes; mais s'élève dans les plantes à 2.9 sur serpentine et 1.8 sur ophicalcite. Autrement dit, par rapport à la roche, Ni n'est guère absorbé par les plantes que 2 à 3 fois plus facilement que Cr, et éventuellement un peu plus par rapport au sol (p. 80). (Les teneurs des roches silicates et carbonates de Davos en Ni et Cr sont vraisemblablement plus élevées que les moyennes usuelles pour ces substrats, à voir les accumulations des roches aux plantes élevées qui résultent si calculées à partir de ces dernières, cf p. 35 et fig. 81 p. 196).

Quant aux types de lieux (éboulis, gazons, landes) que les espèces colonisent d'habitude sur serpentine, ils ne semblent guère occasionner de différences, mais il faut se rappeler qu'ici les échantillons proviennent d'une seule surface restreinte (pour limiter l'incidence des différences dans la roche) et non séparément de ces divers types. Certains auteurs observent en effet des teneurs majorées en Ni dans les lieux peu colonisés, c.-à-d. pauvres en humus (p.ex. JAFFRE 1980:223sq et VERGNANO ci-dessus).

Par contre des différences intéressantes surgissent entre silicicoles et calcicoles, abordées p. 186sq, touchant en particulier le rapport de Ca avec Ni et Cr : les silicicoles révèlent les Ca/Ni, Ca/Cr molaires les plus favorables et les indifférentes les plus défavorables (écotypes ?), les deux différant d'un facteur de 2 à 3. Relevons encore que les 5 ligneux (n et z annexe 6) ont un Ca/Ni environ 2 fois et encore plus un Ca/Cr environ 4 fois plus favorables que les herbacées et que les graminoïdes (élimination par la perte des feuilles ?). Différences cependant modestes si l'on considère qu'il y a en moyennes environ 40 fois plus de Ca que de Ni molaires; et 85 fois (ophicalcite 130 fois) plus de Ca que de Cr dans les plantes.

Par ailleurs les plantes récoltées sur la placette ophicalcite contiennent dans leur matière sèche en moyenne deux fois plus de Cr et un peu plus de Ni que sur serpentine, mais seulement 1/5 de plus de Ca (fig. 72 p. 172). Si l'on ne peut guère extrapoler de ces analyses une influence positive de Ca sur Ni ou Cr on ne peut cependant pas l'exclure. Dans la littérature il est assez souvent question d'une corrélation significative entre teneurs en Ca (parfois Mg) et en Ni Cr (parfois Mg, alors toxique) et de la capacité de Ca à jouer un rôle détoxifiant (cf p. 186; exemples chez LYON e.a. 1971:424,427; LEE e.a. 1977b:678sq; VERGNANO e.a. 1982:292; GABRIELLI e.a. 1984). Il semble que N et K puissent également réduire la toxicité de Ni (HUNTER 1952; CROOKE e.a. 1954; BROOKS 1987:42).

6.1.5 Comportement de Ca Mg K

Les rapports entre les macronutrients Ca:Mg:K trouvés dans les plantes de Davos ne reflètent pas fidèlement les conditions connues des roches et des sols : ils suggèrent bien plus la capacité des plantes, considérées globalement, d'accumuler certains éléments par rapport à d'autres, cf fig. 75 (sols p. 70sq et 80).

*

Un Ca/Mg > 1 dans le sol est généralement admis comme nécessaire pour une croissance saine des végétaux. Du moins la plupart des plantes herbacées des substrats habituels contiennent-elles des teneurs Ca > Mg : KRAUSE 1958:792 cite une moyenne de Ca/Mg (molaire = équivalentaire) de 2.0, fig. 77.
Sur serpentine par contre, à Davos comme ailleurs, les plantes révèlent des teneurs Mg > Ca, bien sûr assez variables (voir PROCTOR e.a. 1975:314,315). Et ce rapport entre Ca et Mg est le plus souvent déjà bien amélioré par rapport à celui de la roche, fig. 77. A Davos cette modification de Ca/Mg au profit de Ca se dessine d'ailleurs chez les populations de tous les substrats, fig. 78 (sauf sur carbonates suivant le Ca/Mg qu'on retient, soit calculé à partir des moyennes des Ca/Mg singuliers, soit à partir des moyennes de Ca et des moyennes de Mg, etc. : les valeurs de ces tableaux sont bien sûr à prendre comme ordres de grandeur). Ce sont les populations de la serpentine qui augmentent le plus le Ca/Mg par rapport à la roche, soit 5 fois sur serpentine contre 2.3 sur silicates p.ex., fig. 75. C'est d'autant plus remarquable que c'est à partir d'un Ca/Mg extrêmement défavorable de 0.06 (ou Mg/Ca=17.) dans la roche augite, fig. 78.

Sur les 4 substrats, les Ca/Mg de la fraction échangeable du sol sont beaucoup plus élevés que ceux des plantes qui leur correspondent, fig. 78. Cette discordance est connue. Selon PROCTOR 1971b:836, en effet, le Ca/Mg des teneurs échangeables à l'acétate d'ammonium à pH 7 ne peut servir à prédire celui de la solution du sol, les deux n'étant pas en rapport linéaire, surtout dans les domaines à teneurs élevées en Mg et basses en Ca typiques des serpentines. Le Ca/Mg des teneurs échangeables est ainsi susceptible de dépasser sérieusement celui de la solution du sol qu'on s'imagine le plus directement éprouvé par les plantes (cf p. 49), à savoir d'un facteur de 5.5 pour un Ca/Mg échangeable de 0.055 et d'un facteur de 2.0 pour 0.220 dans ses deux exemples de serpentine.
A titre indicatif, citons les Ca/Mg de la solution du sol extraite à la capacité au champ de PROCTOR e.a. 1981:245 effectivement inférieurs; le Ca/Mg de 0.04 des eaux de percolation de la serpentine subalpine de Davos de CAFLISCH 1974, voir p. 80, soit à peine moins que la roche augite à Ca/Mg=0.06.

Inspiré par le fait que les serpentinicoles se recrutent de préférence chez certaines familles et que les Ca/Mg des plantes semblent être assez spécifiques des familles, KRAUSE 1958:792 suggère que les familles bien représentées sur serpentine ont des Ca/Mg (équivalentaires) plutôt bas, <1.6 dans les exemples qu'il cite, sur une moyenne de Ca/Mg de 2.0 pour plus de 1600 analyses d'herbacées, dont les valeurs inférieures valent encore plus de 0.9. Comparées à ces données les valeurs sur serpentine et ophicalcite de Davos, tout comme celles sur les plus diverses serpentines rassemblées par PROCTOR, fig. 77, sont nettement plus basses. Même les valeurs comparatives des mêmes espèces sur silicates et carbonates de Davos sont basses : cela peut être lié au choix même des espèces, dicté par celles venant sur serpentine, ou éventuellement lié à l'abondance de dolomite $CaMg(CO3)2$ à Davos, carbonate riche en Mg.

*

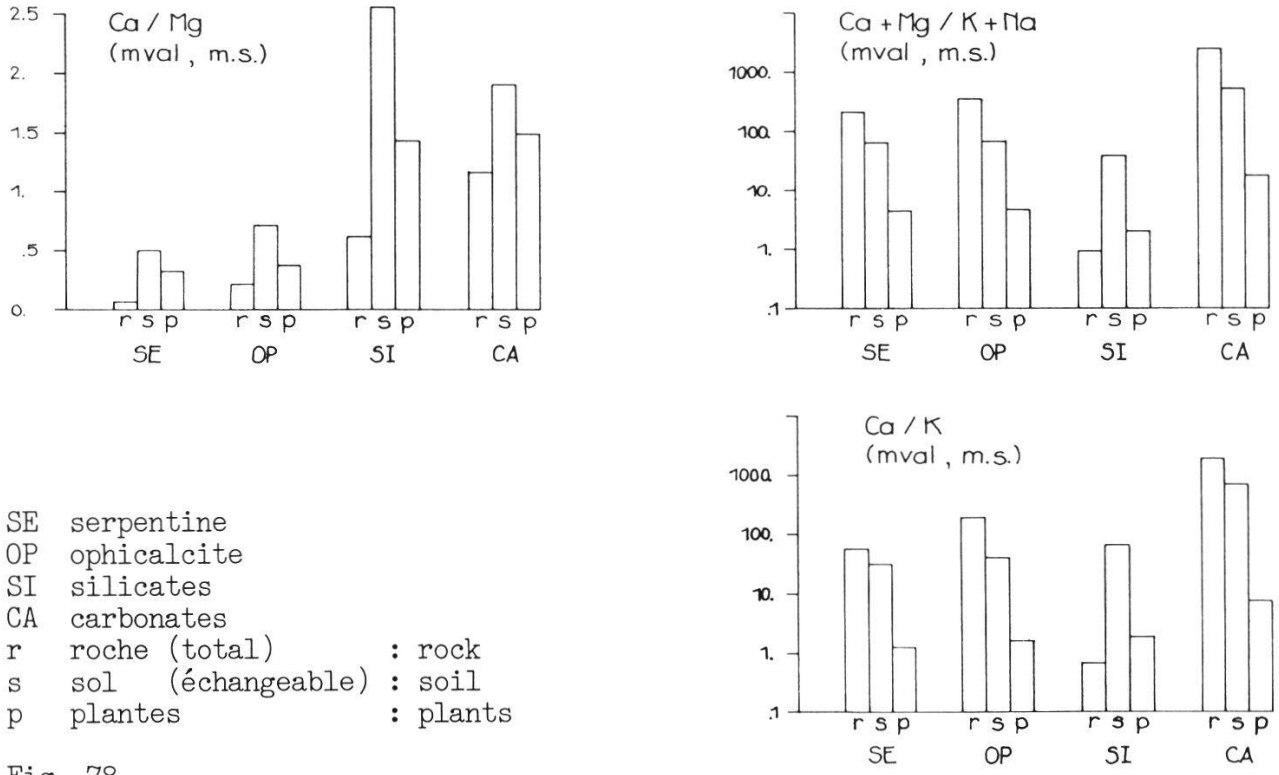
Le Ca/K est envisagé dans la discussion calcicoles/calcifuges. Selon PASSAMA (1970:244, feuilles et parties aériennes) de nombreuses calcicoles absorbent préférentiellement Ca, la plupart des calcifuges K, assez indépendamment de la nature du sol (p.ex. de culture). Selon HORAK (1971; e.a. 1971:492, à partir des Ca et K solubles dans les feuilles) Ca/K peut traduire différents types de nutrition, liés à certaines unités taxonomiques, en particulier pour l'absorption de Ca, et plutôt indépendants de la station. LARCHER (1973 à partir des

mval/100g	roche (teneurs totales)					sols (teneurs échangeables)	
	Davos				moyenne	Davos	habituels
	SE	OP	SI	CA	SE	SE	SE
Ca/Mg	.059	.16	.62	1.2	.014	.28 - .53	<.4
Ca	100.	250.	58.	1160.	26.	2.0 - 6.2	.2 - .4
Mg	1700.	1600.	95.	1000.	1800.	5.8 - 13.	3. - 30.
K	1.7	1.5	83.	.85	2.1	.08 - .50	.05 - 60.
	1)				1) 4)	2)	5)

mval/100g	plantes entières (teneurs de la matière sèche)					
	Davos				moyenne	moyenne
	SE (32)	OP (26)	SI (18)	CA (20)	SE	non-SE (1627)
Ca/Mg 3)	.32	.37	1.4	1.5	.10 - .80	2.0
Ca	21.	27.	36.	120.	5. - 50.	56.
Mg	94.	97.	25.	110.	20. - 100.	.29
K	26.	27.	30.	26.	5. - 50.	
					5) 6)	4)

1) roches de Davos selon p. 34, fig. 76, K p. 70
2) sols de Davos selon fig. 69 p. 169
3) Ca/Mg de Davos : moy. des quotients singuliers
4) KRAUSE 1958:764,792
5) PROCTOR e.a. 1975:315,324
6) K : SASSE 1979b, feuilles

Fig. 77
Teneurs en Ca Mg K des plantes, roches, sols de Davos, avec quelques comparaisons (légende annexe 1).
Ca Mg K contents of the plants, rocks, soils of Davos, with some comparisons.



SE serpentine
OP ophicalcite
SI silicates
CA carbonates
r roche (total) : rock
s sol (échangeable) : soil
p plantes : plants

Fig. 78
Rapports entre les cations macronutrients selon les 4 substrats à Davos (sols selon fig. 69 p. 169; moyenne des deux colonnes selon fig. 77).
Relations among the macronutrient cations according to the 4 substrata from Davos (soils according to fig. 69 p. 169; means of the two columns see fig. 77).

valeurs totales des cendres) cite également certains liens entre Ca/K et unités taxonomiques. Les données de la littérature sur Ca Mg K ne concernent souvent que les feuilles et ne sont guère transférables sans autres sur les plantes entières : en principe Ca ainsi que Mg, Na, Cl(SO4)2-, transportés dans le xylème, tendent à s'accumuler dans les feuilles avec l'âge; K, transporté dans le phloème, à rester mobile (KINZEL 1982:116,232sq,243; voir p. 191).

Les Ca/K des plantes entières de Davos suggèrent une prévalence du sol plutôt que de la personnalité des espèces (cf annexe 6 et fig. p. 170), bien que sur serpentine le Ca/K tende à être plus élevé chez les calcicoles p. 189. Au niveau des teneurs absolues, plus des 4/5 des populations sur serpentine ont K > Ca molaires, soit plus de la moitié K/Ca équivalentaires (un Ca/K équivalentaire est le double d'un Ca/K molaire), ressemblant par là aux populations sur silicates (on se rappelle que dans le sol de serpentine, K est toujours en concentrations échangeables bien plus faibles que Ca, p. 69). Alors que plus des 4/5 des populations sur carbonates ont Ca > K molaires et toutes Ca > K équivalentaires.
Par rapport à la situation dans la roche cela signifie que les plantes accumulent K relativement à Ca, 62 fois sur serpentine et quelques 340 fois sur carbonates, l'ophicalcite se situant entre les 2. A l'inverse sur silicates les plantes tendent plutôt à accumuler Ca relativement à K, environ 2 fois, p. 176, 183.

K > Ca molaires est typique des caryophyllacées et primulacées, Ca > K des légumineuses, selon LARCHER 1973:143; Ca > K de la plupart des crucifères selon KINZEL 1982:243 (avec moyennes pour 6 familles). Cela ne se vérifie guère à Davos : les caryophyllacées étudiées sont en majorité calcicoles et bien à K > Ca sur ophiolites, mais du type inverse, à Ca > K molaires, sur carbonates; les deux légumineuses sur silicates et carbonates sont bien à Ca > K, mais sur ophiolites K est nettement plus élevé que Ca molaires; et les crucifères ont bien Ca > K sur substrats carbonates, mais K > Ca sur les autres, etc. Quant à l'affirmation que les graminoïdes ont un Ca/K inférieur à celui des dicotylédones ligneuses (KINZEL 1982:263), cela est vrai sauf sur carbonates (à part Dryas).

Ca+Mg/K+Na. Généralement les plantes des sols basiques et saturés absorbent préférentiellement les divalents Ca et Mg, celles des sols acides et désaturés les monovalents K et Na (p.ex. PASSAMA 1970:244, feuilles). On sait qu'à pH et teneur en Ca élevés, K peut devenir peu assimilable (DUCHAUFOUR 1960:81). Ainsi TOSCA e.a. 1981a:152sq, pour les parties aériennes des epèces subalpines, trouve une certaine limite entre acidicoles et basicoles environ vers Ca+Mg/K+Na=3 (mval). Et PAUL 1975:73, pour les parties aériennes des espèces de pelouses xérophiles des étages inférieurs, reconnaît les calcicoles vraies déjà à partir de Ca+Mg/K ≫ 1.25 (mval). Les résultats de Davos rappellent ceux de TOSCA, la moyenne des plantes entières sur silicates de Ca+Mg/K+Na=2.6 (mval) est <3; celles sur serpentine et ophicalcite de 4.2 et 5.9 est >3; celle sur carbonates, bien en-dessus, vaut 14 (fig. 70 p. 170, fig. 78 p.183 et 79 p.188).

*

L'effet des rapports très particuliers de Ca:Mg:K dans le substrat serpentine se répercute clairement dans la composition chimique des plantes. Ainsi les valeurs sur serpentine ne confirment guère les délimitations habituelles entre calcicoles et calcifuges à partir des quotients de ces macronutrients (même si elles en montrent certaines tendances pour Ca/K, Ca+Mg/K+Na (et Ca+Mg+K+Na), à savoir plus élevées chez les calcicoles, fig. 79, bien que l'effet de la composition de la serpentine reste décisif). Cela peut être dû au comportement particulier des espèces sur serpentine, leur valant un statut à elles, adaptées à ces caractéristiques paradoxes qui rapprochent la serpentine des silicates en ce qui concerne les valeurs basses en Ca, Ca/Mg, Ca/K; et des carbonates en ce qui concerne les valeurs basses en K et hautes en Mg et divalents. Il se peut par ailleurs que des caractéristiques propres aux plantes alpines y jouent un rôle.
En résumé, sur serpentine, les Ca/Mg des plantes sont nettement plus défavorables que sur les autres substrats; K/Ca s'approche de celui sur silicates; alors que Ca+Mg/K+Na place les plantes de serpentine du côté des basicoles grâce à Mg élevé, en tant qu'intermédiaires entre celles sur silicates et carbonates.

Discussion

Dans la discussion des raisons de la particularité de la végétation sur serpentine, Ca Mg K jouent un rôle important et sont envisagés sous les aspects de :
- déficience en Ca K
- toxicité de Mg
- Ca/Mg défavorable

Ca et Mg ont été discutés en détails par BROOKS 1987:46sq, KINZEL 1982 et ERNST 1982, PROCTOR e.a. 1975:314-336, KRAUSE 1958:785sq. K est rarement traité (valeurs p.ex. chez DUVIGNEAUD 1966:323sq et SASSE 1979b; expériences chez WALKER e.a. 1955 et MADHOK e.a. 1969:1017).

A Davos, les populations de serpentine et d'ophicalcite contiennent en absolu le moins de Ca, fig. 79 p. 188, soit environ les 2/3 des teneurs des populations de silicates. Et cela malgré que la roche serpentine, et plus encore si elle s'accompagne de calcite (ophicalcite), soit plus riche en Ca que les silicates, et malgré que les teneurs en Ca échangeables des sols dérivant de ces roches soient semblables (fig. 69 p. 169). On est conduit à s'imaginer que l'antagonisme de Mg par rapport à Ca y joue un rôle : il y a en effet énormément plus de Mg dans les ophiolites que dans les silicates.

La teneur en Ca fonctionnellement nécessaire aux plantes s'avère très modeste (HORAK e.a. 1971:476, etc) et peut être de l'ordre des micronutrients (HART 1977:111; KINZEL 1982:229). Aucune expérience sur serpentine n'a jamais réussi à démontrer de manière convaincante une déficience de Ca en soi (PROCTOR e.a. 1975:330) et les conséquences de la basse teneur en Ca des sols de serpentine reste peu claire (BROOKS 1987:48). Tout ce qu'on peut dire est que l'addition de Ca y accroît souvent la "fertilité", c.-à-d. surtout la croissance des plantes cultivées (PROCTOR e.a. 1975:316 discussion). Il semblerait plutôt que les effets physiologiques problématiques d'une teneur basse en Ca soient en lien avec la capacité de cet élément à limiter la toxicité d'autres métaux (SNAYDON e.a. 1961:232; BROOKS 1987:48; voir ci-dessous).

On connaît des cas de toxicité de Mg, ne serait-ce qu'après chaulage à la dolomite. Et plus un sol est riche en Mg, plus sa végétation rappelle celle de la serpentine, p.ex. sur magnésite $MgCO_3$ (LAEMMERMAYR 1928a:69, Autriche). FERREIRA 1964:522 montre pour des "calciphiles" (calcicoles strictes) qu'une teneur élevée en Mg peut être aussi toxique que des métaux lourds (contrairement aux basiphiles, KINZEL 1982:386). Mg est d'autant plus toxique que Ca est en faibles quantités (PROCTOR e.a. 1975:336). A Davos la dolomite $CaMg(CO_3)_2$ est répandue, on peut donc admettre que les carbonaticoles (plus justement que calcicoles) soient adaptées à beaucoup de Mg : en teneurs absolues les populations sur carbonates contiennent aussi plus de Mg que celles sur serpentine et ophicalcite, fig. 70 p. 170. On observe par ailleurs que beaucoup de plantes d'environnement maritime, où le Mg est en excès, sont également tolérantes à la serpentine (FERREIRA 1963:405; BROOKS 1987:45). Il semble que $(SO_4)^{2-}$ pourrait réduire la toxicité de Mg (LISANTI 1958:459). Comme le montrent les teneurs trouvées à Davos, les plantes sur serpentine semblent en tout cas bien adaptées à de hautes teneurs en Mg et basses en Ca à l'intérieur de leurs tissus. Plus généralement, les limites de carence-suffisance-toxicité pour Ca et Mg, estimées en cultures hydroponiques, s'avèrent déplacées chez les plantes de serpentine (recension des travaux chez PROCTOR e.a. 1975:314-335).

En principe Mg inhibe compétitivement l'assimilation de Ca (et K) (PROCTOR e.a. 1975:333; KINZEL 1982:383) en particulier dans les conditions rencontrées sur serpentine à teneurs en Mg élevées, et en Ca basses. Plus généralement Ca Mg K sont antagonistes les uns par rapport aux autres de diverses manières, suivant les concentrations et le pH (SCHEFFER e.a. 1982:210; KINZEL 1982:383,266sq). Sur serpentine BROOKS 1987:46 cite p.ex. un antagonisme de Mg par rapport à B Fe Mn P Na (etc. BROOKS e.a. 1984:397); VLAMIS 1948 une inhibition compétitive de K ou Mg par rapport à Ca. Dans mes propres cultures expérimentales il se dessine un

antagonisme entre Ca et K chez les graminées indépendamment de leur provenance (EGGER 1980 non publié). L'antagonisme de Mg en excès relativement à Ca pourrait d'ailleurs même valoir à l'intérieur des tissus (WALKER 1948a; 1954 ex PROCTOR e.a. 1975:329). Bref, bien des questions restent en suspens.

On accorde à Ca la capacité de contrecarrer les effets délétères de tout un tas d'ions toxiques s'ils sont en hautes concentrations, tels H+ OH+ Na Mg Al Mn Zn Pb etc.; mais aussi à Ca+Mg de limiter les effets toxiques de Ni (BROOKS 1987: 46sq et KINZEL 1982:232,387); à K Ca Mg de réduire celle de Zn (et Pb) (SIMON e.a. 1977:108); et Ca, parfois même Mg, s'avèrent corrélés au Cr (LYON e.a. 1971:427), etc. Une telle compensation requerrait néanmoins des quantités de Ca relativement grandes (KINZEL 1982:387). (Voir aussi p. 181, résistance et tolérance p. 200sq). Dans mes propres expériences (EGGER non publié) avec Poa alpina, Nardus stricta, Geum montanum, l'adjonction de Ca à la serpentine tend à faire diminuer la teneur en Ni de la matière sèche des plantes; alors que l'adjonction de Ni et Cr à la terre de carbonates tend à faire augmenter la teneur en Ca et Mg des plantes; la même adjonction à la terre de silicates à faire diminuer la teneur en Ca des plantes.
Autrement dit les teneurs basses en Ca du substrat résulteraient en une tolérance abaissée à d'autres éléments du sol (BROOKS 1987:46), sans qu'on puisse parler d'une carence de Ca en soi. Le taux d'absorption de Ca par les plantes pourrait ainsi être un facteur décisif du degré de tolérance aux métaux lourds, suggèrent SNAYDON e.a. 1961:232.

Or sur serpentine l'absorption sélective de Ca présent en concentrations faibles, de même qu'une certaine restriction de l'absorption de Mg ont été plusieurs fois décrites (KRUCKEBERG 1954, WALKER e.a. 1955, etc., cf PROCTOR e.a. 1975:316,333; restrictions de Mg, HORAK 1971:118, vraisemblablement chez Geum montanum EGGER 1980), alors que les espèces non de serpentine tendent à absorber Mg en excès si mises à croître sur ce substrat. SNAYDON e.a. 1961:227, à partir d'expériences avec une graminée, remarquent que les populations des sols pauvres en Ca savent absorber Ca présent en faibles concentrations plus efficacement que les populations des sols calcaires. MADHOK e.a. 1965,1969 (ex PROCTOR e.a. 1975: 334) postulent deux mécanismes séparés pour l'assimilation de Ca à différentes concentrations de Mg. Ces sélectivités et exclusions s'avèrent reposer sur les mécanismes les plus divers. Ainsi SALSAC 1980 émet-il l'hypothèse que les plantes calcicoles en milieu alcalin et/ou à teneur en Ca élevée, sont capables de contrôler la pénétration de Ca à l'intérieur de leurs cellules, alors que les calcifuges en milieu acide auraient un meilleur contrôle de leur perméabilité cellulaire (cf p. 200sq). L'absorption active de Ca semble cependant un phénomène limité (discussion chez KINZEL 1982:229sq).
Bien sûr la variabilité à tous ces égards est grande.

Bref, le changement de composition des roches aux plantes se résume pour tous les substrats de Davos en :
- une accumulation de Ca ou de Mg en direction d'un Ca/Mg plus équilibré
- une accumulation de K (et aussi de P) aboutissant à des valeurs semblables dans les plantes des différents substrats, quitte à ce que ce soit au prix d'une accumulation énorme telle sur ophiolites et plus encore sur carbonates.

Rappelons que les teneurs des plantes en K sont les seules qui diffèrent clairement suivant l'espèce plutôt que suivant le substrat (annexe 8); et sur ophiolites elles diffèrent en outre clairement suivant silicicoles et calcicoles, fig. 79 p. 188-189.

6.1.6 Silicicoles et calcicoles sur serpentine

A l'étage alpin la serpentine n'abrite aucune espèce restreinte à ce substrat, mais en gros 2/5 de silicioles, 1/5 de calcicoles (en fait carbonaticoles) et 2/5 d'indifférentes (p. 207sq). Il paraît intéressant de savoir s'il y a des différences phytochimiques entre ces catégories, et si oui de quel type. A cet

effet, les populations récoltées sur ophiolites ont été classées en silicicoles, calcicoles, indifférentes (annexe 6), les espèces seulement parfois présentes sur un autre substrat rangées selon la distribution principale. Salix breviserrata compte ici, et d'habitude, comme silicicole, bien qu'elle soit absente des autres substrats dans la proche région. La fig. 79 présente les résultats rapportés aux cendres, en mmoles, car plus interprétables que ceux rapportés à la matière sèche (comme pour les similitudes p. 172sq).

Il se dégage des tendances très intéressantes (bien sûr à prendre avec réserve, vu les écarts-types des résultats assez souvent du même ordre que les moyennes et vu le peu d'échantillons).
Premièrement, les compositions chimiques en macronutrients Ca Mg et en silice des populations sur ophiolites tendent à s'éloigner des compositions qu'elles ont sur leurs substrats habituels, silicates et carbonates, fig. 79. Ainsi les silicicoles absorbent un peu plus de Ca et Mg que les calcicoles; et les calcicoles plus de silice que les silicicoles. Cela pourrait exprimer une meilleure capacité des calcicoles à limiter l'absorption des divalents habituellement en excès sur carbonates (si les valeurs sur ophicalcite ne disaient à nouveau le contraire, et où l'on se demande si le Ca/Mg nettement moins extrême sur ophicalcite ne joue encore un autre rôle). Et de même cela suggère une meilleure capacité des silicicoles à limiter l'absorption de silice, fait dont on ne parle pas dans la littérature (voir remarque p. 63). Notons que dans la séquence d'accumulation des éléments des roches aux plantes, la différence majeure entre silicicoles et calcicoles sur ophiolites touche la silice, "limitée" chez les silicicoles, "accumulée" chez les calcicoles (Ca et Mg ne changent guère de rang).

Deuxièmement, les indifférentes tendent à prendre plus d'éléments délétères typiques des serpentines Ni Fe Co Cr et moins de Ca et Mg (tout en s'en tirant avec un Ca/Mg plus défavorable) que les calcicoles et souvent même que les silicicoles sur ophiolites : c.-à-d. que les indifférentes semblent tolérer à l'intérieur de leurs tissus des conditions plus défavorables. Cela suggère un certain degré d'adaptation écotypique, ce qui ne surprend guère chez les indifférentes (cf p. 191). Les ubiquistes (weeds) sur serpentine de Pennsylvanie de HART 1980:695 absorbent également moins de Ca que les natives restreintes à la serpentine.

Troisièmement, les compositions chimiques en K P et en micronutrients des populations sur ophiolites (ainsi qu'en "acides organiques" C-A cf p. 195) tendent à rappeler les compositions qu'elles ont sur leurs substrats habituels, silicates et carbonates fig. 79. Ainsi sur la même serpentine les silicicoles tendent à assimiler plus d'Al Cd K Mn P Zn ainsi que Co Cr Cu Fe que les calcicoles, comme le font les populations sur silicates où tous ces éléments sont plus abondants que dans les substrats et populations de carbonates (sauf Mn cf p. 193). Ce fait est pour le moins inattendu, car il suggère que les plantes n'absorbent pas simplement ce qui est naturellement à disposition p.ex. en plus grande quantité sur leur substrat habituel, mais qu'elles semblent le faire activement, comme indépendamment de la chimie du sol, ici lorsqu'elles se retrouvent sur serpentine. Une "accoutumance" qu'il semble difficile d'expliquer physiologiquement.
On en arrive donc à se demander si le milieu autour des racines des silicicoles est éventuellement plus acide, que ce soit pour des raisons d'enracinement (cf p. 102) p.ex. plus superficiel ou dans la terre fine (par opposition autour des pierres, là où le pH tend à être plus basique, cf MENEZES 1969:136), si ce n'est encore pour d'autres raisons. Bien que cela n'explique pas encore les teneurs majorées en K et P chez les mêmes silicicoles. Il se peut de plus p.ex. que le milieu microbien de la rhizosphère soit spécifique et intervienne.
En effet, on se rappelle que les macronutrients Ca Mg K P sont en principe mieux disponibles à pH basiques, la plupart des micronutrients à pH acide (cf p. 50) et que la silice a une solubilité faible mais constante (DUCHAUFOUR e.a. 1979:19). En outre les différences en acides organiques C-A entre silicicoles et calcicoles suggèrent indirectement des différences d'acidité dans le substrat (cf p. 195).

CHIMIE DES ESPECES CLASSEES EN SILICICOLES, CALCICOLES, INDIFFERENTES					
	subst.	moyenne substrat	silicicoles	calcicoles	indifférentes
nombre d'	SE	(32)	(11)	(11)	(10)
échantillons	OP	(26)	(8)	(11)	(7)
	SI	(18)			
	CA	(20)			
éléments à teneurs hautes dans les sols et les plantes (mmol/100g cendres) : de serpentine					
Co	SE	.21 ± .06	.22 ± .05	.19 ± .07	.23 ± .05
	OP	.24 ± .09	.22 ± .13	.23 ± .08	.28 ± .06
	SI	.093 ± .049			
	CA	.058 ± .058			
Cr	SE	.89 ± .38	.93 ± .46	.81 ± .32	.93 ± .38
	OP	1.4 ± .7	1.4 ± .8	1.2 ± .6	1.9 ± .5
	SI	.13 ± .07			
	CA	.079 ± .126			
Cu	SE	.20 ± .20	.20 ± .19	.19 ± .25	.15 ± .14
	OP	.11 ± .07	.15 ± .09	.069 ± .029	.11 ± .07
	SI	.18 ± .12			
	CA	.11 ± .11			
Fe	SE	82. ± 42.	85. ± 41.	66. ± 35.	95. ± 48.
	OP	110. ± 50.	99. ± 57.	89. ± 37.	170. ± 40.
	SI	61. ± 22.			
	CA	20. ± 15.			
Ni	SE	2.9 ± 1.1	2.9 ± .8	2.7 ± 1.3	3.3 ± 1.4
	OP	2.8 ± 1.0	2.4 ± .9	2.7 ± 1.2	3.4 ± .7
	SI	.60 ± .30			
	CA	.72 ± .68			
de silicates					
Al	SE	37. ± 17.	42. ± 17.	28. ± 12.	40. ± 18.
	OP	47. ± 20.	46. ± 24.	38. ± 14.	60. ± 15.
	SI	65. ± 26.			
	CA	21. ± 10.			
Cd	SE	.013 ± .013	.018 ± .018	.0063 ± .0055	.013 ± .011
	OP	.0074 ± .0100	.014 ± .017	.0044 ± .0031	.0046 ± .0017
	SI	.014 ± .012			
	CA	.0073 ± .0090			
K	SE	230. ± 110.	280. ± 60.	190. ± 100.	230. ± 160.
	OP	220. ± 150.	280. ± 180.	200. ± 130.	180. ± 140.
	SI	300. ± 160.			
	CA	230. ± 150.			
Mn	SE	6.1 ± 11.1	11. ± 18.	3.6 ± 3.1	4.0 ± 4.9
	OP	3.5 ± 4.2	4.9 ± 7.4	2.7 ± 1.5	3.1 ± .8
	SI	7.7 ± 9.3			
	CA	3.1 ± 4.9			
P	SE	41. ± 24.	52. ± 45.	36. ± 16.	39. ± 22.
	OP	36. ± 17.	44. ± 27.	30. ± 21.	30. ± 26.
	SI	46. ± 20.			
	CA	38. ± 15.			
Zn	SE	1.2 ± 1.2	1.8 ± 1.6	.71 ± .69	.99 ± .63
	OP	.86 ± 1.45	1.6 ± 2.5	.47 ± .43	.60 ± .37
	SI	1.6 ± 1.1			
	CA	.90 ±.63			

Fig. 79
Teneurs chimiques des espèces récoltées sur serpentine et sur ophicalcite, classées en silicicoles, calcicoles, indifférentes. En référence, les teneurs moyennes des espèces sur les différents substrats (légende annexe 1).

subst.		moyenne substrat	silicicoles	calcicoles	indifférentes
de carbonates					
Ca	SE	110. ± 110.	150. ± 140.	99. ± 84.	86. ± 28.
	OP	120. ± 130.	140. ± 140.	150. ± 150.	52. ± 30.
	SI	180. ± 90.			
	CA	450. ± 130.			
Mg	SE	390. ± 150.	420. ± 180.	400. ± 120.	350. ± 150.
	OP	330. ± 110.	330. ± 160.	340. ± 90.	320. ± 120.
	SI	130. ± 70.			
	CA	450. ± 460.			
Mo	SE	.0036 ± .0028	.0029 ± .0019	.0040 ± .0031	.0049 ± .0037
	OP	.0029 ± .0009	.0031 ± .0010	.0028 ± .0008	.0028 ± .0010
	SI	.0032 ± .0018			
	CA	.024 ± .003			
valeurs calculées (mval/100g matière sèche) :					
Ca/Mg	SE	.32 ± .33	.41 ± .51	.27 ± .23	.27 ± .11
	OP	.37 ± .43	.41 ± .39	.48 ± .55	.17 ± .08
	SI	1.4 ± .6			
	CA	1.5 ± 1.4			
Ca/K	SE	1.2 ± 1.1	1.1 ± .9	1.3 ± 1.5	1.1 ± .9
	OP	1.3 ± 1.6	1.1 ± .8	1.7 ± 2.3	.86 ± .64
	SI	1.6 ± 1.3			
	CA	7.7 ± 10.7			
Ca+Mg/K+Na	SE	4.2 ± 4.2	4.1 ± 1.8	6.3 ± 3.6	5.3 ± 3.7
	OP	5.9 ± 4.3	4.4 ± 2.6	6.5 ± 4.6	6.5 ± 5.3
	SI	2.6 ± 2.5			
	CA	14. ± 16.			
Ca+Mg+K+Na	SE	140. ± 60.	120. ± 50.	180. ± 60.	130. ± 50.
	OP	150. ± 70.	110. ± 70.	190. ± 60.	140. ± 40.
	SI	91. ± 42.			
	CA	260. ± 120.			
Σ cations	SE	180. ± 80.	150. ± 70.	220. ± 70.	170. ± 70.
	OP	220. ± 90.	150. ± 90.	260. ± 80.	240. ± 90.
	SI	130. ± 60.			
	CA	280. ± 130.			
Σ anions	SE	150. ± 50.	120. ± 30.	170. ± 50.	150. ± 50.
	OP	170. ± 60.	140. ± 40.	190. ± 60.	150. ± 50.
	SI	160. ± 60.			
	CA	150. ± 40.			
C-A	SE	34. ± 69.	28. ± 57.	49. ± 51.	28. ± 98.
	OP	61. ± 11.	9.2 ± 100.	81. ± 107.	91. ± 120.
	SI	-15. ± 69.			
	CA	140. ± 130.			
CaMg:K:mi:Si % (ex mmol/ 100 g cendres)	SE	32 : 15 : 8 : 45	37 : 18 : 9 : 36	32 : 12 : 7 : 49	28 : 15 : 9 : 48
	OP	30 : 14 : 11 : 45	32 : 20 : 11 : 37	31 : 13 : 9 : 47	24 : 11 : 15 : 50
	SI	21 : 20 : 9 : 50			
	CA	64 : 16 : 3 : 17			
cendres % matière sèche	SE	13. ± 8.	9.5 ± 5.9	17. ± 9.	12. ± 6.
	OP	16. ± 9.	11. ± 7.	18. ± 7.	19. ± 12.
	SI	12. ± 9.			
	CA	14. ± 6.			
SiO2 % cendres	SE	42. ± 17.	33. ± 16.	47. ± 15.	46. ± 18.
	OP	42. ± 20.	31. ± 22.	44. ± 19.	49. ± 16.
	SI	46. ± 18.			

Fig. 79
Chemical contents of the species gathered on serpentine and on ophicalcite, classified in silicicolous, calcicolous and indifferent species. Mean contents of the species on different substrata given for reference. Number of samples in brackets. Elements in mmol of the ashes ± standard deviation, ordered according to their high contents in soils and plants from serpentine, from silicates, from carbonates; calculated values in mval of the dry matter; (legend annex 1).

6.1.7 Comportements particuliers d'espèces

Certaines espèces voient leur composition chimique fortement influencée par le sol, d'autres réussissent à en rester largement indépendantes. Cela dépend en outre des variables chimiques elles-mêmes : ainsi les teneurs des plantes étudiées ici, p.ex. en Fe Al Mo Ni Cr dépendent plutôt du substrat (et de son pH), d'autres telles N P K C/N Mn Zn et teneurs en cendres plutôt des espèces, des formes de vie, etc. (voir données brutes, annexe 6). On se penchera ici sur les caractéristiques communes aux espèces indépendamment du substrat.

Se posant la question de l'adaptation des plantes à la serpentine sous l'angle de types de tendances physiologiques, KINZEL (1982:398-407) émet l'hypothèse que ces divers types pourraient être en lien avec l'importance de la transpiration : si celle-ci est faible, l'absorption passive des ions nutritifs peut perdre de l'importance au profit des systèmes actifs d'absorption sélective, donc de possibilités de régulation de la part des plantes (p. 202 no 4). Cela suggère différents types d'adaptation, soit de "tolérance" à l'intérieur des tissus, soit d'"évitement", selon les termes de LEVITT 1972. Quoique bien des tolérances jugées d'après les teneurs totales en éléments toxiques se révèlent être des évitements au niveau cellulaire (KINZEL 1982:394sq, 406).

*

A l'un des pôles se situent ainsi les plantes où la composante passive est la plus importante, qui absorbent tout ce qui leur est offert, riches en cendres, soit avant tout des dicotylédones et monocotylédones herbacées (KINZEL 1982: 14sq,243), dont les silénoïdes, impertinemment nommées "plantes poubelles" par DUVIGNEAUD 1966:324. Les caryophyllacées et crucifères sont des exemples de ces "Mineralstoffpflanzen" selon STRASBURGER 1983:977, résistant souvent mal à la compétition selon ANTONOVICS e.a. 1971:38. Les composées également absorbent beaucoup de minéraux (KINZEL 1982:263). Il y a bien sûr des exceptions, telles l'Helianthus de la serpentine capable de mieux régler son système d'absorption des ions que ceux d'autres substrats (WALKER e.a. 1955 et MADHOK e.a. 1969, ex KINZEL 1982:394sq); un Alyssum capable d'accumuler activement Ca (SASSE 1979:586), etc.
S'apparentent à cette catégorie, à Davos, les caryophyllacées, crucifères, papilionacées, composées et la gentiane annuelle étudiées. (Caryophyllacées discutées p. 193 et 197).

Le comportement des mousses, à flux de transpiration en principe élevé, intéresse particulièrement à cet égard. Rhacomitrium lanuginosum de serpentine, analysé par JOHNSTON e.a. 1977, qui contient dans la matière sèche des parties aériennes un maximum de cations métalliques et de Mg, soutient l'hypothèse de KINZEL (1982:401). Par contre à Davos, à l'étage subalpin sous forêt (CAFLISCH 1974: tab.3), les teneurs de la mousse Pleurozium Schreberi sur serpentine ne se distinguent guère de celles sur silicates et dolomite en ce qui concerne Ca Mg K Ni Cr; et même, le Ca/Mg y atteint la valeur étonnante de 2. (3 échantillons de diverses localités sur serpentine à Ca/Mg des sols entre 0.5 - 1.), signifiant une capacité d'accumulation relative de Ca par rapport à Mg non négligeable. Signalons que les valeurs de Cr équivalentaires dépassent celles de Ni, comme c'est également le cas chez l'une des 2 mousses de JOHNSTON e.a.. Alors que HAAB 1988: 74, toujours pour l'étage subalpin de Davos, trouve les teneurs maximales en Cr et Ni chez les mousses. (Cf Ni Cr p. 177sq).

*

A l'autre pôle se situent les graminoïdes (graminées, cypéracées, joncacées) manifestement capables de freiner très fortement la partie passive de l'assimilation et d'absorber sélectivement les ions vitaux même si présents en faibles quantités dans le sol (en particulier K, ce qui leur vaut d'être nommées potassiophiles) et cela même en dépit d'excès extrêmes d'autres ions non essentiels : elles sont ainsi aptes à maintenir une composition interne très indépendante de l'externe (KINZEL 1982:18,43,118,123sq,233,245-8,401sq,407); il se pourrait que

des différences anatomiques et fonctionnelles y jouent un rôle, voir ci-dessous. Les graminoïdes sont pauvres en cendres. Elles contiennent en général moins de métaux lourds que les dicotylédones herbacées (ERNST 1982:498). On peut compter en outre dans cette catégorie les dicotylédones ligneuses et buissonneuses (en particulier buissons nains et conifères), encore plus pauvres en cendres, également assez autonomes dans leurs teneurs en nutrients minéraux (KINZEL 1982: 401-3 et p. 202). KRUCKEBERG observe d'une part que les graminoïdes révèlent bien moins de différenciations en écotypes serpentiniques et non serpentiniques que les annuelles et autres herbacées pérennes (1954:269); d'autre part que les ligneuses présentent les différences entre sippes serpentiniques et non serpentiniques les plus petites ou apparaissant le plus tardivement (1951:138,147). HART 1977:111, quant à lui, se demande si le besoin bas en cations est typique des ubiquistes, ce qui leur épargnerait la nécessité de mécanismes spécifiques d'exclusion ou de séquestration. A Davos sur ophiolites, les indifférentes tendent à comprendre moins de Ca et Mg (et K), et plutôt plus de Fe Ni Cr que la moyenne des espèces (fig. 79 p. 188).
S'apparentent à cette catégorie, à Davos, toutes les graminoïdes et les buissons nains étudiés, ainsi que Minuarta sedoïdes (cf p. 193).

L'absorption passive est mise en lien avec le chemin apoplastique dans l'espace libre du système continu des parois cellulaires du cortex des racines, possible dans la jeune pointe des racines dans la zone où l'endoderme primaire n'est pas encore subérinisé, c.-à-d. devenu imperméable à l'eau (KINZEL 1982:229sq). On peut se demander si le faciès des racines des plantes de serpentine, souvent proportionnellement plus abondantes, touffues et fines que sur les autres substrats (cf p. 102), est en lien avec une forme d'absorption particulière. Il serait aussi intéressant d'étudier p.ex. si le degré de subérinisation, de différenciation ou de croissance des racines y diffère, etc. Notons que Ca, difficilement passable, n'est absorbé passivement que dans la zone d'endoderme primaire, plus fortement dépendante de la transpiration, alors que K et P sont absorbés jusque dans la racine développée (KINZEL o.c.).
Dans mes propres expériences de culture avec des espèces de différents substrats, les plantes cultivées sur serpentine ont tendance à avoir un rapport de matière sèche aérienne/souterraine plus faible que sur les autres substrats; de plus Poa alpina provenant de serpentine, comparée à celles provenant des autres roches-mères, garde un rapport aérien/souterrain inférieur dans les cultures sur tous les substrats (EGGER 1980 non publié, voir aussi p. 181).

Au sujet de K, il serait intéressant de savoir s'il y a un lien entre des teneurs assez élevées de cet élément dans les plantes de serpentine, du moins à Davos et chez SASSE 1979b, et la relative xéromorphie de ces plantes, si l'on pense à l'action osmotique de K et à son rôle actif dans les mouvements des stomates (STRASBURGER 1983:342; effet osmotique des ions des acides organiques p. 197).
Et plus généralement on peut se demander si la xéromorphie et la sclérophyllie souvent décrites sur serpentine (KRAUSE 1958:771; feuilles proportionnellement plus étroites et plus petites, etc., cf p.ex. SCHOOP et EGGER 1980:67 et p. 229) pourraient être une stratégie répandue sur ce substrat correspondant à une régulation de la part des plantes, et où les racines proportionnellement plus abondantes aideraient à accroître l'absorption relative en nutrients par rapport à la surface photosynthétisante (p. 232 et remarques au sujet des cendres p. 192).

*

Des données de Davos, à savoir de la comparaison des espèces étudiées les unes par rapport aux autres, tant en teneurs de la matière sèche (annexe 6) que des cendres, ressortent quelques types de compositions chimiques assez distincts :
- caryophyllacées
- crucifères
- graminoïdes
- buissons nains

bien que les espèces trahissent une personnalité différenciée, en particulier chez les caryophyllacées par rapport à Ca Mg, et puis chez les graminoïdes.

Parmi les espèces les plus originales ou extrêmes, on peut citer Minuartia sedoïdes (14), Lycopodium Selago (1), Gentiana campestris (28), figurant d'ailleurs en périphérie des graphiques des similitudes fig. 73 (p. 173, axes 1/2).

Les valeurs des macronutrients mesurées dans les plantes de Davos s'inscrivent bien parmi les teneurs citées dans la littérature et peuvent être groupées comme suit :
teneurs en cendres, se situant en moyenne vers 15 % de la matière sèche :
- 15-40 % environ : caryophyllacées, Campanula, Saxifraga
- 15 % environ : crucifères, papilionacées
- 10 % environ : graminoïdes, Viola, composées
- 5 % environ : buissons nains, Lycopodium, Gentiana
(moyennes des dicotylédones herbacées entre 6-15 % selon LARCHER 1973:150)
valeurs de C/N, se situant en moyenne vers 25-30 :
- 15-20 : crucifères, papilionacées, Viola, Gentiana
- 15-35 : caryophyllacées (en deux groupes)
- 20-35 : toutes les non-nommées
- 30-65 : graminoïdes, Saxifraga, buissons nains
valeurs de N, se situant en moyenne vers 2 % :
- 2.5 environ : en plus des papilionacées où l'on s'y attend, les crucifères, certaines caryophyllacées, Viola et Gentiana contiennent beaucoup de N
- 1.5 environ : Silene acaulis, Minuartia, Geum, Linaria, Campanula, Antennaria
- 1.-1.5 : buissons nains, graminoïdes, Saxifraga.
Ca Mg K sont traités p. 182sq; Ni Cr p. 177sq.

Il serait intéressant de savoir s'il y a un lien, et de quel genre il est, entre efficacité dans la formation de biomasse et teneur en cendres, rapport C/N, rapport minéralomasse/N ou toute autre variable ou combinaison de variables phytochimiques.
Signalons que dans des expériences avec Poa alpina, Nardus stricta, Geum montanum de plusieurs substrats (EGGER 1980 non publié) la teneur en cendres se comporte comme suit :
- elle augmente avec l'adjonction, à la terre de serpentine, de P, de K et surtout de Ca+P+K
- elle tend à diminuer avec l'adjonction, à la terre de serpentine, de Ca
- elle tend à être la plus basse sur calcaire, chez les deux graminées
- elle tend à augmenter avec l'adjonction, à la terre de silicates et de carbonates, de Ni+Cr, chez les deux graminées; à diminuer chez Geum
- elle tend à être la plus élevée chez les plantes provenant des silicates (sauf cultivées sur silicates); semblable chez les Poa provenant de serpentine et des carbonates.
Résultats partiels difficiles à interpréter.

*

Choix de particularités (consulter annexe 6 pour les données brutes).
Lycopodium, sur ophiolites, se caractérise par rapport aux autres espèces étudiées par peu de Ca Mo Mn dans la matières sèche; peu de Ca (faible Ca/K) et beaucoup d'Al Cr Fe dans les cendres. Il ne semble pas avoir de problèmes à absorber K et autres macronutrients, ni à se laisser envahir par Mg.

Les graminoïdes se distinguent par des valeurs basses en Ca Mg K>Ca dans la matière sèche et peu de Ca dans les cendres (sauf chez les populations sur carbonates), la pauvreté en Ca étant reconnue plus généralement (KINZEL 1982:14sq, 401). Les graminoïdes contiennent en outre peu de Mo dans la matière sèche et peu d'Al Cu Fe dans les cendres; avec des extrêmes soit hauts soit bas en Al Co Cr K Mn Ni P suivant les espèces; mais pas de teneurs particulières en Si contrairement aux tendances suggérées par LARCHER 1973:143,151; BAUMEISTER e.a. 1978:83. Bien que souvent K > Ca, ces graminoïdes-ci ne sont pas particulièrement riches en K.

Les buissons nains contiennent dans la matière sèche d'une part peu de N P K et peu d'Al Cd Co Fe Mg Mo, à savoir moins de cations que d'anions inorganiques, beaucoup de Mn chez les éricacées et peu de Ni sauf chez Dryas et Thymus; dans les cendres d'autre part peu de Fe et Si et beaucoup de Ca Cu Mn Zn et Ca/Mg, Ca/K plutôt élevés, peu de Ca chez Dryas et peu d'Al chez Salix, beaucoup de Mn et K chez les éricacées. Le comportement de Ca et Mg s'accorde avec celui de 3 buissons nains subalpins décrits par KINZEL 1982:401.
Vaccinium est connu comme accumulateur de Mn, DENAEYEUR 1966, de même que les éricacées plus généralement, KINZEL 1982:325. On se souvient que Mn est plus facilement disponible aux plantes à pH acides (p. 50 et remarque p. 187).

Les caryophyllacées contiennent dans la matière sèche d'une part beaucoup de Co Cr Fe Mg Ni P (c.-à-d. beaucoup de sidérophiles), à savoir beaucoup plus de cations que d'anions inorganiques (traités p. 197sq), et des extrêmes en Al K Mn N chez quelques espèces; dans les cendres d'autre part peu de Cd Cu Zn, un Ca/Mg bas, sauf Silene peu de Ca et Minuartia peu de K. Certaines caryophyllacées sont réputées riches en Mg (KINZEL 1982:400) et pauvres en Ca, p.ex. Cerastium; Silene réputée plus riche en Ca (SHEWRY e.a. 1975; DUVIGNEAUD 1966).
Minuartia sédoïdes révèle sur les 4 substrats une composition chimique particulièrement constante, indépendante du substrat et originale, avec peu de Ca P et très peu de K, à Ca/Mg bas et Al Cr Ni Si Ca/K élevés (la teneur en Ca sur carbonates étant surprenamment basse).
Minuartia verna, relicte glaciaire, est notoire pour ses teneurs élevées en métaux lourds (plus que Viola; ERNST 1982:480).
Quant à Silene acaulis s.l. certaines différences entre les populations peuvent être en lien avec la distinction entre S. acaulis et S. exscapa non retenue ici (p. 60 et annexe 7).

Les crucifères se caractérisent ici par peu de Cu Mn et beaucoup de Ca K dans les cendres et par des Ca/Mg et Ca/K élevés; Cardamine par beaucoup de Zn. KINZEL 1982:14sq,400,407 cite beaucoup de Ca et Mg chez cette famille et beaucoup de Mg chez Biscutella.

Les papilionacées comptent beaucoup d'Al Co Cr Fe Mg Mo Ni dans la matière sèche, peu de Cd Zn et beaucoup de Mg dans les cendres. On sait le rôle que Co joue dans la fixation de l'azote (BAUMEISTER e.a. 1978:162). Selon BAUMEISTER o.c.:83, la balance Ca-Si tend à être en faveur de Ca, ce qui n'est guère le cas ici que chez Anthyllis sur calcaire. KINZEL 1982:242 note une assimilation efficace de Ca chez Anthyllis, qu'il compte physiologiquement comme calcicole, bien qu'elle vienne parfois sur silicates tout en gardant sa composition typique.

Viola contient beaucoup de Cd K Ni P dans la matière sèche, peu de Mn et sur ophiolites beaucoup de K Mg Ni dans les cendres, avec un Ca/K faible. Viola est un genre répandu sur les terrains à métaux lourds (cf ERNST).

Gentiana campestris (une des rares thérophytes-bisannuelles sur serpentine) contient dans la matière sèche peu de Ca Mn et beaucoup de Cu Na; très peu de cendres, peu de Mn et beaucoup de N K et Cd Cu Mg Na Zn dans les cendres, avec un Ca/Mg très bas.

Les composées, en particulier Antennaria, contiennent beaucoup de Cd K Zn dans la matière sèche. Selon KINZEL 1982:263 elles contiennt beaucoup de minéraux : à Davos elles se situent tout à fait dans la moyenne.

6.2 Cations, anions et acides organiques

Il existe une certaine relation entre l'assimilation de cations (C) et d'anions (A) par les plantes : en principe l'excès de cations sur les anions inorganiques (C-A) est habituel dans leurs tissus et contrebalancé par des anions carboxylates (convertis dans la plante à partir des bicarbonates absorbés et présents

sous forme de sels de différents acides carboxyliques dont les plus communs sont les acides organiques maliques, citriques, oxaliques, etc., qui neutralisent de même la réduction du nitrate). C-A est ainsi appelé teneur en "acides organiques" (LEW 1974:9; DIJKSHOORN 1969:205sq; KIRKBY 1969:215, in RORISON éd. 1969; STRASBURGER 1983:339) et varie d'une espèce à l'autre. Bien sûr le principe d'une assimilation plus ou moins équilibrée en cations et anions à partir du sol est une hypothèse. Sa vérification à partir des teneurs des cendres est rendue délicate p.ex. parce que, comme on sait, la pluie peut délaver les plantes et lessiver assez facilement les cations de K Na Mg Mn, etc. (LARCHER 1973:154).

6.2.1 Rapport entre cations et anions

A Davos la serpentine et l'ophicalcite prennent une place intermédiaire entre silicates et carbonates en ce qui concerne les valeurs de la somme des cations, de C-A et de C/A (cations : Ca Mg K Na Al Fe, etc.; anions : N P), fig. 70 p. 170 et fig. 79 p. 189. Quant aux anions, surtout déterminés par N, qui avec P est à peu près constant, ils sont du même ordre sur les 4 substrats.

Il n'y a pas de consensus clair au sujet du rapport entre cations et anions, ni en particulier au sujet de l'attribution à la classes des anions. D'une part DIJKSHOORN (1969:205,209) nomme pratiquement une valeur "normale" de C-A = (Ca Mg K Na)-(N P S Cl) = 100 mval/100 g de matière sèche de plante; les cations atteignent quelques 150, les anions 50 mval (évidemment variables selon les espèces - ici travaux sur espèces cultivées), correspondant à un C/A = 3.0; les déviations de ces valeurs normales peuvent souvent trahir un déséquilibre nutritif. D'autre part BAUMEISTER e.a. 1978:70 nomment un C/A = (Ca Mg K Na)/(N P S Cl Si) = 0.5 si l'alimentation azotée est sous forme NO3-; et C/A = 2.5 à 2.8 si sous forme NH4+ (cf aussi KIRKBY 1969:228 in RORISON éd. 1969). Et si l'on se réfère aux valeurs moyennes des végétaux fig. 80, C/A = 0.2 indique un net excès des anions sur les cations.

cations	Ca^{2+}	Mg^{2+}	K^{+}	(Na^{+})	Fe^{2+}		
mval/100g m.s.	50.	15.	25.	.5	.4		Σ cat = 90.

anions	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_3^{2-}	SO_4^{2-}	Cl^-	HBO_3^{2-}	MoO_4^{2-}	
mval/100g m.s.	150.	20.	7.	5.	3.	.4	.0004	Σ an = 185.

Fig. 80
Teneurs moyennes des végétaux en cations et anions selon LARCHER 1973:150 (voir fig. 70 p. 170 pour Davos).
Average contents of the vegetals in cations and anions, according to LARCHER 1973:150 (see fig. 70 p. 170 for Davos).

A Davos les teneurs en cations sont beaucoup plus élevées que ces moyennes. En particulier, Al3+ + Fe2+, retenus dans la somme des cations, correspondent sur substrats éruptifs à 25 % des cations (~45 mval) et sur carbonates à 5 % (15 mval). Du côté des anions, S + Cl, non retenus dans la somme (non analysés), sont supposés peu importants : selon les valeurs moyennes des végétaux ils s'élèvent à 5 % des N + P = 170 mval/100 g m.s. Par contre la teneur en Si approximative, qui à Davos atteint vers les 200 mval sur substrats éruptifs et 70 mval sur carbonates, est très élevée, mais non retenue dans la somme des cations.

Bref, sur les substrats éruptifs C-A est nettement inférieur à la valeur "normale" de 100 mval (et serait déjà négatif sans Al + Fe : se -5; op -16; si -64; et encore bien plus négatif si l'on comptait Si parmi les anions); alors que sur le substrat sédimentaire C-A est plutôt supérieur à cette valeur "normale" et

clairement positif (même sans Al + Fe, C-A = 110 mval/100 g m.s. sur carbonates, et vaudrait encore 40 mval en comptant Si). Il serait intéressant de savoir à quoi ces différences correspondent du point de vue énergétique.
Il y a donc en moyenne surprenamment beaucoup d'anions inorganiques et peu d'"acides organiques" dans les plantes croissant sur notre serpentine. Cependant les différences entre espèces, telles celles entre caryophyllacées et buissons nains esquissées p. 192sq se précisent ici : les caryophyllacées ont un C-A nettement au profit des cations, en gros avec des valeurs doubles par rapport à la moyenne (cf p. 197sq); alors que les éricacées ont presque toujours un C-A négatif, où l'on peut se demander si beaucoup de cations sont perdus par la chute des feuilles, ou si d'autres facteurs jouent un rôle encore plus important. De même, les différences entre silicicoles et calcicoles sur ophiolites s'expriment par des C-A divergeant en direction des valeurs trouvées sur silicates et carbonates respectivement, fig. 79 p. 189.

En ce qui concerne l'alimentation azotée, selon DIJKSHOORN (1969:211 et BAUMEISTER e.a. 1978:70) un C-A inférieur à sa valeur "normale" de 100 mval/100 g m.s. correspondrait à une alimentation par NH_4^+; alors qu'un C-A plutôt supérieur correspondrait à une alimentation en milieur alcalin, où l'azote est généralement sous forme NO_3^- (cf p. 199).
A Davos les valeurs C-A sur silicates s'accordent avec la forme NH_4^+ minéralisée en prévalence dans ces sols; les C-A sur carbonates avec la forme NO_3^-; par contre les valeurs C-A sur ophiolites sont surprenamment basses sur ces substrats basiques et suggèrent une nutrition de préférence à partir de NH_4^+, alors que les mesures de la minéralisation, quoiqu'ambiguës, indiquent plutôt plus du NO_3^- dans les sols de serpentine (fig. 41 et 43, p. 85 et 89).

6.2.2 Oxalate et calcium solubles dans les feuilles

Les végétaux n'ayant pour ainsi dire pas de système d'excrétion directe des substances excédentes ou nocives vers l'extérieur, ils doivent résoudre les problèmes de leurs "déchets" endogènement. Les vacuoles jouent un rôle important à cet égard. C'est là que s'entreposent les produits intermédiaires et finaux du métabolisme, sucres, innombrables produits végétaux secondaires, acides organiques, de même que les minéraux ballast charriés passivement avec le flux transpiratoire qui varient tous selon l'espèce, l'âge, les conditions de milieu, etc.; il revient en outre à la vacuole en tant que compartiment physiologique inactif, une fonction de détoxification (LEW 1974:introduction; voir tolérance p. 200).

La composition des sucs cellulaires a en particulier été étudiée dans l'optique du rôle des ions Ca dans le métabolisme des plantes silicicoles et calcicoles, malheureusement sans considérer Mg. Ainsi KINZEL (1963:522-533; 1977 oralement), s'inspirant de ILJIN 1932-1940, distingue plusieurs physiotypes, pour ce qui nous intéresse :
- type oxalate : à métabolisme des acides caractérisé par l'accumulation de grandes quantités d'oxalate soluble (capable de précipiter des quantités importantes de Ca et Mg) et donc quasi pas de Ca soluble dans le suc cellulaire; contenant beaucoup de K et Na dans les cendres (éléments que l'oxalate contrebalance); et beaucoup d'anions inorganiques (dont l'oxalate dépend, cf NO_3^- p. 199); le plus souvent pauvre en citrate et malate; typique de quasi toutes les caryophyllacées et de quelques rares autres familles, violacées, etc. (LEW 1974:9,11).
- type calciotrophe : caractérisé par beaucoup de Ca et peu ou pas d'oxalate solubles dans le suc cellulaire; à Ca > K (mol et val) dans les cendres; pauvre en anions inorganiques, les cations contrebalancés surtout par du malate et du citrate; type très répandu, avant tout sur carbonates, mais aussi sur silicates; comprend toutes les crassulacées, beaucoup de crucifères et papilionacées, etc. (LEW 1974:9).
- type potassium : caractérisé par beaucoup de K soluble et plus ou moins de Ca

			serpentine ox soluble	serpentine ca soluble	ophicalcite ox soluble	ophicalcite ca soluble
1	Lycopodium	Selago	.	–	–	.
2	Selaginella	selaginoides	.	+	.	+
3	Anthoxanthum	alpinum	.	–	.	+
4	Nardus	stricta	.	–		
5	Sesleria	coerulea			.	–
6	Poa	alpina	.	.		
7	Carex	sempervirens	.	.	.	+
8	Juncus	trifidus	.	–		
9	Luzula	lutea	.	–	.	+
10	Salix	herbacea	.	–		
11	Salix	breviserrata	.	–		
12	Polygonum	viviparum			.	+
13	Silene	Willdenowii	.	–	+++	.
14	Silene	acaulis s.l.	.	+	.	–
15	Cerastium	latifolium	.	.	+	.
16	Minuartia	verna	.	–	–	.
17	Minuartia	sedoides	.	+		
18	Hutchinsia	alpina	.	+	.	+++
19	Ranunculus	montanus			.	++
20	Biscutella	levigata	.	++	.	+++
21	Cardamine	resedifolia	.	–		
22	Saxifraga	stellaris	.	+	.	+
23	Dryas	octopetela	.	–	.	+
24	Geum	montanum	.	–		
25	Lotus	alpinus	.	+		
26	Anthyllis	alpestris	.	++	.	+++
27	Viola	calcarata	.	+	.	+++
28	Ligusticum	mutellina	.	–	.	++
29	Empetrum	hermaphroditum			.	++
30	Erica	carnea	.	–	.	+
31	Vaccinium	myrtillus	–	.		
32	Vaccinium	gaultherioides	.	–	.	+
33	Gentiana	Clusii			.	.
34	Gentiana	Kochiana	.	.		
35	Thymus	polytrichus	.	–	.	+
36	Linaria	alpina	.	+	.	+++
37	Campanula	cochleariifolia			.	–
38	Campanula	scheuchzeri	.	–	.	+
39	Homogyne	alpina	+	.	+	.
40	Antennaria	dioeca	.	–		
41	Antennaria	carpatica			–	.
42	Solidago	alpestris	.	–	.	+
43	Leontodon	helveticus	.	–	.	+
44	Taraxacum	alpinum	.	–		

		teneur soluble		soluble content
.	solution limpide	nulle	clear solution	no
–	faible trouble différé	↓	delayed weak turbidity	↓
+	trouble distinct subit		immediate distinct turbidity	
++	fort trouble		strong turbidity	
+++	forte précipitation blanche	élevée	strong white precipitation	much

Fig. 81
Test qualitatif de l'oxalate soluble (ox) et du calcium (ca) soluble dans les feuilles récoltées en août.
Qualitative test of soluble oxalate (ox) and soluble calcium (ca) in leaves gathered in August.

soluble; généralement à K Ca (mol et val) dans les cendres (HORAK e.a. 1971: 492); fréquent chez les ombellifères, campanulacées, composées et vraisemblablement chez toutes les graminées et cypéracées; (non retenu ici; voir p. 184).
Ces physiotypes ne sont pas automatiquement liés à une écologie particulière (KINZEL 1982:242).

L'acide oxalique, en tant que produit secondaire du métabolisme, est présent dans quasi toutes les plantes, sous les formes les plus diverses. Il est très répandu car il ne contient pratiquement plus d'énergie (COOH)2 (STRASBURGER e.a. 1983:339,342). Les physiotypes oxalate en contiennent simplement beaucoup, surtout sous forme soluble. L'acide oxalique révèle une étroite interdépendance entre sa biosynthèse en tant qu'acide organique et le métabolisme des éléments minéraux, en particulier sous l'aspect de la balance électrochimique à l'intérieur des tissus (LEW 1974:8,10) et peut servir ici de paradigme. En effet, l'anion de cet acide, l'oxalate, forme des sels quasi insolubles avec les alcalino-terreux Ca et Mg (le sel avec Mg étant nettement plus soluble que celui avec Ca) et des sels acides peu solubles, ou neutres solubles, avec les alcalins K et Na. Par ailleurs les ions oxalates solubles, si combinés avec les ions de K et Mg, peuvent participer essentiellement à la valeur osmotique (KINZEL 1982: 237,242). Bref, l'oxalate neutralise ces cations métalliques. L'oxalate peut en outre former des complexes très stables avec Fe, ce dont sont également capables les ions d'autres acides organiques (KINZEL 1982:391), p.ex. complexes malate de Zn (ERNST 1982:493), etc. (voir tolérance p. 200sq).
On n'a guère étudié si l'oxalate soluble joue un rôle dans la résistance p.ex. des caryophyllacées et violacées envers les métaux lourds. En effet, les caryophyllacées en particulier sont caractéristiques des groupements végétaux sur serpentine et sols à métaux lourds de l'Europe du Nord et de l'Amérique du Nord (RUNE 1953:89; ANTONOVICS e.a. 1971:35; KINZEL 1982:391,401). A Totalp sur serpentine, avec 9 espèces, elles constituent près du 1/10 des espèces principales (cf p. 128 et 218) et plus de la moitié des individus des végétations pionnières clairsemées.

*

A Davos sur ophiolites seules quelques rares plantes révèlent de l'oxalate soluble dans leurs feuilles; alors que 4/5 des espèces testées contiennent un peu de Ca soluble, plus sur ophicalcite que sur serpentine, ces dernières espèces se recrutant aussi bien parmi les calcicoles, silicicoles qu'indifférentes, fig. 81. La rareté relative des plantes à oxalate soluble associée à la fréquence de celles à Ca soluble se rencontre assez généralement (KINZEL 1963:534,537), p.ex. sur silicates et sur carbonates. Rappelons que dans les cendres des plantes entières, les moyennes de Ca sur ophiolites valent 27 mval/100 g m.s., contre 21 mval sur serpentine (p. 170); pour les espèces à teneurs élevées en Ca soluble elles-mêmes, ces valeurs des cendres en Ca et surtout en Mg sont souvent supérieures à la moyenne, mais sans présenter clairement un Ca > K (sur ophiolites la moyenne de Ca/K, en mval, vaut vers 1.2). Remarquons, avant d'interpréter plus avant, d'une part que les mesures de ces ions solubles, faites à double, varient quelque peu de l'une à l'autre, et d'autre part que l'on sait que les teneurs du suc cellulaire sont sujettes à des variations tant journalières que saisonnières (LEW 1974:20; récolte p. 65).
Il se peut que plusieurs des espèces à Ca soluble dans leurs feuilles, surtout parmi les nombreuses à faible réaction au test, p.ex. les graminoïdes à K > Ca, etc., appartiennent au physiotype potassium, qui peut présenter en dehors du K soluble prédominant plus ou moins de Ca soluble dans les feuilles, si ce n'est à d'autres physiotypes.

Quant aux espèces manifestant de l'oxalate soluble dans leurs feuilles, il s'agit d'une composée sur les 2 substrats (qui réagit de même sur silicates et sur carbonates), plus 3 caryophyllacées seulement sur ophicalcite et non sur serpentine. Ces 3 dernières espèces ont une moyenne des acides organiques (cations-anions) dans les analyses des cendres des plantes entières de 140 mval/100 g m.s. sur ophicalcite, contre 52 chez les mêmes espèces sur serpentine, accompagné d'un rapport Ca/Mg et Ca/K plutôt inférieur à la moyenne, fig. 82 (voir

aussi p. 193 et 196). Alors que la moyenne de toutes les espèces étudiées de 61 mval sur ophicalcite est également plus élevée que celle de 34 sur serpentine (fig. 70 p. 170). Notons encore que les espèces des 2 substrats réagissant vivement aux tests soit d'oxalate soit de Ca solubles ont en commun une somme des cations au-dessus de la moyenne, et toutes Mg > Ca.
Ainsi sur ophicalcite 3 des 4 caryophyllacées testées indiquent de l'oxalate soluble (nota bene les 3 calcicoles), mais aucune des 5 testées sur serpentine. Plus encore, sur serpentine 2 de ces 3 mêmes caryophyllacées témoignent à l'inverse de Ca soluble, ce qui est justement atypique de cette famille. Ces différences surprenantes d'une part entre serpentine et ophicalcite, d'autre part à l'égard des caryophyllacées comme les décrivent KINZEL e.a., soulèvent les questions d'écotypes éventuels; du rapport entre oxalate et Mg; et de l'importance d'autres acides organiques.

		oxalate soluble (feuilles)	Ca	C-A	ΣCAT	Ca	Mg	K	Ca /Mg	Ca /K
				mval/100 g matière sèche					(mval)	
Silene Willdenowii	se	.	-	-.8	250.	39.	130.	61.	.30	.64
	op	+++	.	110.	410.	26.	230.	53.	.11	.50
Cerastium latifolium	se	.	.	94.	270.	11.	170.	35.	.067	.32
	op	+	.	69.	290.	12.	160.	35.	.074	.31
Minuartia verna	se	.	-	71.	200.	18.	130.	29.	.14	.60
	op	-	.	230.	360.	27.	180.	21.	.15	1.3
Biscutella levigata	se	.	++	39.	210.	60.	85.	38.	.71	1.6
	op	.	+++	42.	270.	52.	120.	35.	.45	1.5
Anthyllis alpestris	se	.	++	40.	270.	27.	180.	20.	.15	1.3
	op	.	+++	31.	270.	18.	140.	21.	.13	.83
Hutchinsia alpina	se	.	+	25.	280.	18.	160.	28.	.11	.64
	op	.	+++	49.	180.	52.	69.	38.	.76	1.4
moyenne du substrat	se			34.	180.	21.	94.	25.	.32	1.2
	op			61.	220.	27.	97.	26.	.37	1.3

Fig. 82
Quelques espèces riches soit en oxalate soluble, soit en Ca soluble dans leurs feuilles; avec leurs excès en cations C-A, leur somme des cations Σ CAT, ainsi que Ca Mg K des cendres des plantes entières (toutes calcicoles); légende p. 195 et annexe 1.
Some species rich either in soluble oxalate or in soluble Ca in their leaves; with their corresponding excess in cations C-A, Σ CAT, Ca Mg K contents of the ashes of the whole plants (all calcicolous); legend p. 195 and annex 1.

La production d'oxalate est stimulée par Ca K Na Mg, par ordre décroissant d'influence, conclut EHRENDORFER (1966 ex LEW 1974:9) à partir d'expériences avec Spinacia. On remarquera que Mg, malgré que divalent comme Ca, vient en dernier. Or la roche ophicalcite contient plus de Ca que la serpentine pour une teneur en Mg extrêmement élevée et assez semblable p. 34 : est-ce ce Ca en plus qui incite à plus de production d'oxalate ? Quoique l'accumulation d'acides organiques ne soit pas une simple compensation des cations métalliques excédents puisqu'elle ne survient pas de la même manière dans les plantes non adaptées à ces excédents (ERNST 1974a:194, à l'exemple de Zn). Toujours selon LEW 1974:9, l'oxalate contrebalance surtout les cations des plantes absorbant beaucoup de K et Na, le malate et d'autres ions d'acides organiques contrebalancent surtout Ca, mais sans le précipiter, contrairement à l'oxalate (sans données sur Mg). La

synthèse de l'oxalate est en outre fortement influencée par les anions minéraux : favorisée par NO3- (sa réduction exige un anion organique de remplacement), l'oxalate se comportant comme un produit corollaire du métabolisme de NO3-; défavorisée par les anions forts Cl- (SO4)2- (PO4)3- (LEW 1974:10; p. 194sq).

Ainsi KINZEL pense que la stimulation unilatérale de l'oxalate par Ca chez les caryophyllacées leur créerait un désavantage sur carbonates. Cela pourrait expliquer la tendance de cette famille à éviter ce substrat. Alors que la tolérance à la serpentine des caryophyllacées pourrait être en lien avec leur aptitude à précipiter le Mg excessif, tout en étant adaptées à un niveau de Ca soluble interne très bas (KINZEL 1982:392,407; LEW 1974:8). Au sujet des caryophyllacées notons que dans la zone alpine de Davos il y a plus du double de caryophyllacées silicicoles que de calcicoles (annexe 7), mais sur serpentine plus de caryophyllacées calcicoles que silicicoles, à savoir des pionnières. Et au sujet des basses teneurs en Ca notons qu'une solution aqueuse contenant de l'oxalate libre ne peut contenir que des quantités infimes de Ca et Mg solubles et, à cause des différences de solubilité des sels de Ca et de Mg, dans les domaines de concentration propre aux serpentines, un Ca/Mg extrêmement en faveur de Mg (KINZEL 1982:391). Toujours est-il que le Mg toxique y est alors présent en faible quantité absolue. Il se pourrait en outre que l'adaptation des physiotypes oxalate à peu de Ca interne favorise la résistance aux sols à métaux lourds dans le sens qu'une carence indirecte en Ca due à sa fonction détoxifiante (cf p. 186 et 201) se fait moins rapidement sentir.
Bref, les stratégies de ces physiotypes restent encore difficiles à comprendre, le sort de Mg obscure (y a-t-il des "magnésiotrophes" ?). Remarquons encore que le fait que d'une part les types oxalates, en particulier les caryophyllacées souvent calciphobes, précipitent la plus grande partie du Ca de leur suc cellulaire, et que d'autre part les vraies calcicoles ont beaucoup de Ca soluble dans le suc, suggère à vrai dire que ces 2 physiotypes exagèrent encore les conditions à l'égard de Ca de leur substrat préférentiel dans leurs propres tissus, comme s'ils avaient chacun développé une prédisposition aux conditions les plus extrêmes typiques de leur substrat.

*

Citons enfin RITTER (1971b:413) qui a analysé 32 espèces de serpentine et carbonates, en partie dolomite, de Bosnie-Herzégovine (sans indiquer le type de serpentine, surtout quant à sa teneur en Ca, vraisemblablement élevée). 7 de ses 9 caryophyllacées y compris Minuartia verna et Silene Willdenowii, la plupart restreintes à la serpentine, présentent beaucoup d'oxalate soluble dans le suc cellulaire. La présence d'oxalate soluble sur serpentine y est limitée à cette famille. Les rapports entre Ca et Mg du suc des feuilles et des cendres (vraisemblablement des feuilles) ne se recouvrent guère : le plus souvent Mg > Ca (mval) en teneurs solubles et Ca > Mg dans les cendres (o.c.:416sq,428). Sur serpentine la teneur en Mg, la somme des cations et la somme des acides de la phase soluble sont en général supérieures, la teneur en oxalate inférieure à celles sur carbonates (malheureusement sans indications d'anions; o.c.:418,431). Toutes ses plantes contiennent de l'oxalate insoluble, environ 5 à 10 mval/100ml pour les types non-oxalate; et 40 mval pour les types oxalate, qui contiennent à leur tour environ 12 mval d'oxalate soluble (o.c.:416sq,427). Elle enregistre une production d'acides organiques qui semble stimulée par l'accumulation de Mg (o.c.:418).

*

Bien sûr, la seule analyse des sucs cellulaires, tout comme celle des cendres et des rapports ioniques qui y règnent, ne livrent que des résultats indirects, chiffrés. Mais les bribes présentées ici suggèrent l'intérêt de l'étude de ces aspects pour une meilleure compréhension des types de métabolisme originaux (peut-être en particulier au sujet de Mg) qui permettent aux plantes de serpentine, de composition déjà si différentes de celles d'ophicalcite, de faire face aux particularités de leur substrat.

6.3 Résistance et tolérance : discussion

DUVIGNEAUD e.a. (1973:226) distinguent judicieusement :
- la résistance d'une plante à un milieu édaphique de composition chimique anormale, sans présumer des mécanismes assurant cette résistance;
- la tolérance que manifeste une plante à l'égard de quantités anormalement élevées d'un ou plusieurs éléments à l'intérieur de ses tissus (si ce n'est de quantités basses, peut-on ajouter).

Les stratégies de résistance et tolérance des plantes des serpentines constituent un domaine de recherche encore largement inexploré : premiers résumés chez BROOKS 1987:98-105; KINZEL 1982:394-407; ERNST 1982:484-499, 1974a, 1974b:22-43. L'attention a plutôt été portée sur les plantes des sols à métaux lourds, tels à Zn, etc. Selon tous ces travaux, les plantes supérieures présentent diverses formes d'adaptation à ces géochimies particulières (adaptations inhérentes ou développées spécifiquement, soit caractéristiques biologiques, soit comportements physiologiques dont les mécanismes spécifiques à chaque métal restent pour la plupart encore à élucider). Ces stratégies peuvent être :
1 tolérance à des excès de certains nutrients dans les tissus mêmes
2 limitation des besoins en nutrients majeurs
3 formes de vie à cycles végétatifs lents
4 transpiration faible, c.-à-d. diminution de l'assimilation passive
5 absorption ou exclusion sélectives des nutrients
6 excrétions de certains nutrients
7 perte de feuilles, etc.
ces catégories se recouvrant en partie. Il se pourrait qu'il y ait des liens entre types d'adaptation et degré d'évolution des espèces (extrapolant JAFFRE 1980:227). Les conséquences (ou le prix) de ces adaptations, p.ex. la réduction de la productivité et de la conpétitivité, sont abordées p. 228sq.

*

1 Tolérance à des excès de certains nutrients dans les tissus mêmes (catalogue allant d'affirmations expérimentalement fondées jusqu'à de pures hypothèses de travail (ERNST 1982:406) :
- Fixation (rapide) dans les parois cellulaires du cortex des racines : en particulier Cr Hg Pb, qui ont une grande affinité avec les groupes carboxyliques des parois, y sont chélatisés et immobilisés à plus de 90 % de leur teneur totale; et les métaux lourds plus mobiles tels Ni Zn Cu Cd Mn jusqu'à 80 % (ERNST 1974b:33sq, 1974a:192); Fe peut également s'accumuler dans les racines (VERGNANO e.a. 1976).
- Fixation dans les parois cellulaires des feuilles, p.ex. Ni et Zn (ERNST 1982:496, 1974b:35) (transport jusque là ?).
- Accumulation plus ou moins spécifique, sous forme inoffensive, dans les vacuoles des feuilles et des tiges. Ainsi Ni et Zn peuvent y être concentrés jusqu'à 90 % de leur teneur totale. Ces éléments en excès sont rendus inoffensifs, et cela dès leur pénétration dans la plante, par un détournement du métabolisme aboutissant à la formation de complexes, métabolites ou précipitations avec ceux-ci semble-t-il (ex. de l'oxalate p. 196sq); il n'y a ainsi pas de formation d'enzymes tolérants aux métaux lourds en excès (ERNST 1974a:193,194, 1982:406) bien que Co Cu Fe Mn Mo Zn soient connus comme activateurs d'enzymes (Ni : fonction encore mal connue ERNST 1982:495; Cr : pourrait inhiber la photosynthèse BAUMEISTER e.a. 1978:312; cf p. 180).

La translocation de Ni a été discutée pour Alyssum, accumulatrice de Ni par STILL e.a. 1980 et MORRISSON 1980 (ex BROOKS 1987:103-105) qui proposent en résumé 3 phases de complexations avec divers liants au cours du déplacement du Ni du sol à la vacuole : un liant sélectif de transport dans le cortex racinaire, vraisemblablement lié à celui-ci et répétant le processus de passage; un liant de transport, p.ex. l'acide citrique et malique, traversant le xylème, le plasmalema, le cytoplasme et le tonoplaste pour entrer dans la vacuole, et, s'il joue la navette, retournant éventuellement dans les racines par le phloème;

un liant dans la vacuole remplaçant le précédent et dont le Ni-complexe s'accumule dans la vacuole, présupposant un tonoplaste imperméable à ce dernier - dans certains cas le liant de transport et celui de la vacuole pourraient être le même. Ce modèle repose sur un principe semblable à celui selon MATHYS 1975 et ERNST 1975 (décrit par ERNST 1982:494sq et KINZEL 1982:406) pour les espèces tolérantes au Zn : acide citrique comme liant de transport jusqu'au plasmlema, après le passage duquel Zn forme préférentiellement un complexe avec l'acide malique qui servirait de navette entre plasmalema et vacuole, où Zn se lie avec d'autres substances organiques en complexes à stabilité supérieure, p.ex. en Zn-citrate, Zn-anthocyane, Zn-oleum sinapis et Zn-oxalate.
Il est clair que de tels processus accaparent de l'énergie. ERNST 1974a:195 estime que le coût du maintien de la tolérance correspond à une réduction de la biomasse de 20-50 %, non due à une respiration cellulaire accrue.

Ont ainsi été discutés en rapport avec une détoxification à l'intérieur des tissus, les complexes, chélates et composés suivants (i : ERNST 1982:493-499; ii : 1974:189) :
Ni-malate, Ni-mévalonate (PANCARO e.a. 1978 et PELOSI e.a. 1976 ex i)
Ni-citrate (JAFFRE e.a. 1976 ex BROOKS 1987:39; LEE e.a. 1977b et SEVERNE 1974 ex i)
Ni-glucosides d'oleum sinapis (chez crucifères; SASSE 1976 ex i)
Cr-oxalate (LYON e.a. 1969 ex i)
Fe et Al-anthocyanes : créent normalement la couleur des fleurs (STRASBURGER e.a. 1983:73,843). Fréquence de feuilles pourpres p.ex. chez Silene Willdenowii sur serpentine à Davos éventuellement en lien.
Zn-oxalate, Zn-malate, Zn-citrate, Zn-oleum sinapis, Zn-anthocyane (i). La résistance plasmolytique des plantes à anthocyane paraît plus élevée (LOETSCHERT 1969:45sq). Les changements de couleur des fleurs sur substrats à métaux lourds pourraient être dus à des complexes surtout de Zn et Cu avec l'anthocyane (ERNST 1974b:13).
Cu-polyphénoles, Cu-peptides, Cu-thionéines (i et ii)
Se-méthionine, se-cystéine (ii)
F -acétate (ii)
Mg-oxalate !?

- Inhibition par concentration enrichie d'antagonistes (surtout suggérée par les cultures hydroponiques, qu'il faut considérer séparément) : en particulier effet réducteur de la toxicité de la part de Ca (discuté p. 186).
- Remplacement d'un élément par un autre : Ni remplacerait Ca dans les pectinates de la paroi cellulaire (COLE 1973 ex ERNST 1982:496), Ni et Co pourraient remplacer Mg dans les molécules de chlorophylle (!) (MALIUGA 1947 ex DUVIGNEAUD e.a. 1973:237), plus difficile à imaginer sur serpentine vu l'abondance de Mg dans les tissus des plantes de ce substrat.
(Autres mécanismes de tolérance aux métaux lourds, p.ex. Cu, cf ERNST 1982:499).

*

2 Limitation des besoins en nutrients majeurs (délicate à distinguer d'une tolérance à de hautes teneurs en minéraux mineurs, etc., le choix de la référence par rapport à laquelle juger une telle limitation n'étant pas évident, cf p. 190sq) : supposée par JAFFRE 1980:200sq,216 vu N P K Ca en faible quantités dans les tissus foliaires des plantes de maquis et de forêt croissant sur roches ultrabasiques; par BROOKS 1987:51sq vu les teneurs nettement réduites chez les plantes de serpentine en P chez BIRELL e.a. 1945, en Ni chez WHITE 1971; par KINZEL 1982:276, les plantes de dolomites nécessitant particulièrement peu de Ca, d'après COOPER 1976 (on peut peut-être voir dans cet ordre d'idées les physiotypes oxalate telles les caryophyllacées adaptées à des teneurs très basses en Ca soluble dans le suc cellulaire, voir p. 196sq). Nous avons par contre vu qu'à Davos sur serpentine alpine les teneurs en N P K sont semblables à celles des plantes sur substrats voisins (fig. 70 p. 170 et p. 171).
On peut voir un certain lien entre limitation des besoins et productivité réduite sur serpentine, voir p. 232sq.

3 Formes de vie à cycles végétatifs lents : nous avons vu qu'il y a peu d'annuelles sur serpentine à Davos, beaucoup de buissons nains, de graminoïdes et autres plantes à reproduction végétative, et les pionnières telles Silene, Cerastium, Minuartia tendent à devenir très vieilles. Les annuelles sont généralement rares sur les serpentines, même là où la flore est très vieille et adaptée (p.ex. JAFFRE 1980:223); de même peu d'annuelles sur sols à métaux lourds, si ce ne sont des annuelles éphémères (ERNST 1982:495). Ces formes de vie assurent du matériau photosynthétique à coût énergétique minimal. Voir no 7.

4 Transpiration faible, c.-à-d. diminution de l'absorption de nutrients passive au profit de l'active, donc au profit de possibilités régulatrices de la part des plantes, discuté p. 190. Ainsi les graminoïdes, buissons nains et conifères, à faible transpiration de par leur constitution, sont nettement capables de maintenir une composition interne indépendante de celle du sol et vont jusqu'à accumuler certains macronutrients (KINZEL 1982:399sq). Or ces formes de vie sont particulièrement fréquentes sur serpentine, à Davos comme ailleurs. Il n'y a ainsi pratiquement pas de forêt de feuillus sur serpentine dans l'hémisphère nord. Plus généralement l'habitus xéromorphique typique et répandu sur serpentine et qui peut y affecter à peu près toutes les espèces, peut également correspondre à une stratégie de réduction de la transpiration, voir p. 191.

5 Absorption ou exclusion sélective des nutrients. Ces phénomènes sont encore mal compris (KINZEL 1982:406). Toujours est-il qu'il existe parfois des différences marquées entre espèces d'un même lieu, les unes absorbant modérément un métal lourd (cypéracées, gymnospermes, etc.), les autres l'accumulant ni plus ni moins (cf p.ex. Ni chez JAFFRE 1980:199; BROOKS 1987:38sq; Mn cité p. 193; etc.). Selon ERNST (1982:490, 1974a:191), l'exclusion ne peut être que partiellement sélective. La diminution du stress ionique peut avoir lieu par :
- spécificité bactérienne au niveau de la rhizosphère (DUVIGNEAUD e.a.1973:223)
- antagonismes entre ions, compétitions pour un même carrier (o.c.; ERNST 1974a:191, 1974b:24)
- composés de métaux lourds ionogènes plus facilement assimilés que composés organiques (ERNST 1974a)
- activité réduite des ATP-ases spécifiques; CEC des parois cellulaires réduite; éventuellement changements de la perméabilité du plasmalema (ERNST 1982:490,499, en partie hypothèses)
- CEC des racines réduite, basse chez les plantes des sols à métaux lourds (ERNST 1982:490; DUVIGNEAUD e.a. 1973:223), cette CECR réduite diminuant l'assimilation de ions polyvalents (chez Silene, ERNST 1974b:23).

6 Excrétion de certains nutrients. L'excrétion d'éléments en excès est surtout connue pour Na Cl Ca sous forme de sels NaCl, $CaCO_3$, etc., que ce soit par l'intermédiaire de glandes ou directement par la surface des feuilles. Le coût énergétique est élevé, estimé à 20-24 mol ATP/mol de NaCl éliminé. On connaît en outre des cas d'excrétion de Mg et Si (KINZEL 1982:137,139,163; ERNST 1982: 484), ainsi que d'excrétion active de métaux lourds p.ex. chez Armeria maritima par l'intermédiaire de glandes salines (les métaux lourds étant alors accompagnés de macronutrients et d'anions, ERNST 1974b:40sq). La retranslocation et excrétion par les racines ne jouerait qu'un rôle modeste (KINZEL 1982:142).

7 Perte des feuilles, etc. Même chez les espèces tolérantes à un métal lourd, lorsque les capacités de mise en réserve des vacuoles et des parois cellulaires sont épuisées, les feuilles meurent. Cependant les bourgeons dormants n'étant pas affectés, il peut y avoir jusqu'à plusieurs renouvellements des feuilles par saison (p.ex. chez Minuartia verna, Armeria maritima, ERNST 1974b:43, cf p. 180). Cela favorise les formes de vie à rosettes ou à coussinets, c.-à-d. à ramifications à partir de la base, qui assurent un renouvellement régulier des feuilles et des bourgeons (sans que l'incidence sur les racines ne soit décrite). Ces faits pourraient expliquer l'absence d'arbres sur sols riches en métaux lourds, et cela contrairement aux serpentines (ERNST 1982:494sq).