

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: 7: Situation de la serpentine de Davos

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: 07.02.2026

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

7 SITUATION DE LA SERPENTINE DE DAVOS

7.1 Situation des sols de la serpentine alpine de Davos

7.1.1 Situation des sols par rapport aux silicates et carbonates

Les sols sur serpentinite sans influence étrangère forment à Davos une séquence s'étendant, à l'étage alpin, du lithosol au ranker plus ou moins brunifié (surtout en situation colluviale), l'humification allant du moder au mull, pour aboutir à l'étage subalpin au sol brun (acide/humique) sous forêt de pins de montagne (profils p. 96sq).

La pédogénèse sur serpentinite s'accorde bien avec ce qui est connu plus généralement sur silicates en zone tempérée et froide : l'évolution vers la brunification s'y dessine lorsque la roche est riche en minéraux phylliteux ferromagnésiens, riche en argiles fines et pauvre en quartz. La fraction organique y révèle alors un turnover rapide et l'ensemble demeure peu humifère. La tendance à la brunification, rappelons le, est plus généralement commune aux sols colluviaux, en climat tempéré, assez indépendamment de la roche-mère. A Davos, sur les substrats alpins voisins en situation bien drainée, en résumé, on trouve des sols bruns p.ex. sur silicates, sur calcschistes et sur silicates influencés de dolomie; l'autre pôle d'évolution sur silicates étant les podzols, avec une série d'intergrades entre podzols et sols bruns; alors que sur carbonates les sols évoluent en direction des rendzines (p. 123sq).

Egalement au niveau de la texture des sols, la serpentinite s'inscrit bien parmi les silicates, sans présenter autant de limons que sur roches carbonatées ou fortement schistées (p. 110). Cependant à Davos les sols des différents substrats alpins ont en gros des granulosités semblables : à cet étage en effet la granulosité extrêmement variée est tributaire du climat, l'altération y correspond à une disjonction-dissolution concomitante.

Du fait du type d'altération de la serpentinite, roche éruptive basique, l'acidification des horizons de surface n'est jamais aussi extrême que ce qu'elle peut devenir sur carbonates en tant que roches de départ au moins aussi basiques. La capacité de neutralisation importante par les produits d'altération de la serpentinite empêche une extrême acidification même sous humus bruts parfois très acides. Dans le même ordre d'idées la désaturation est généralement faible sur serpentinite et vaut à bien de ses sols l'attribut trompeur de "mésotrophe" (le Mg se taillant la part du lion parmi les cations échangeables p.80).

A l'égard de l'humus la serpentinite de Davos pourrait s'avérer moins extrême que les silicates et carbonates : le mull, comme type d'humus le plus favorable rencontré sur ce substrat, trahit en effet un cycle d'humification et de minéralisation apparemment efficace. C'est également ce que le coefficient de minéralisation annuelle à Davos sur serpentinite tend à indiquer : un retour surprenamment efficace de N à la disposition des plantes, vraisemblablement parce que l'activité microbienne, au delà des difficultés d'approvisionnement en nutrients, y bénéficie de conditions favorables, dont un pH proche de la neutralité, sans le frein du calcaire (p. 86sq). Et la concentration en germes plus modeste que sur sols adjacents (p. 89) n'a pas besoin d'être en contradiction avec ces données : elle suggère plutôt une minéralisation efficace sur la base d'un nombre ou d'une concentration restreinte en germes, un thème qui évoque la biomasse restreinte sur serpentinite. Encore une fois il nous faut tempérer toutes ces observations par rapport à la situation alpine, en effet le milieu de haute montagne se révèle plus généralement très actif, entre autres biologiquement, et la serpentinite n'y fait visiblement pas exception.

Quant à la forme de l'azote, par leur minéralisation les sols de la serpentinite alpine de Davos suggèrent plutôt une disponibilité prévalente en NO_3^- , c.-à-d. une situation comparable à celle des sols calcimagnésiens (p. 87). Alors que d'autre part les plantes, par leur valeur théorique moyenne en acides organiques

surprenamment basse, suggèrent plutôt une alimentation azotée surtout sous forme NH_4^+ , c.-à-d. une situation comparable à celle sur silicates (p. 195).

Pédochimiquement, comparés aux sols sur silicates et carbonates alpins voisins, les sols sur serpentine de Davos présentent une constellation de caractéristiques propre (cf p. 69 et légende pédochimique annexe 1):

- des valeurs semblables en C N P (C et N totaux, P assimilable);
- des valeurs intermédiaires quant au pH, aux NH_4 et NO_3 minéralisés, à la somme des cations échangeables et à la saturation en cations;
- des valeurs extrêmement élevées en Ni échangeable et Mg/Ca;
- des teneurs en Ca très basses et en azote minéralisé ainsi qu'une granulosité analogues à celles sur silicates;
- des teneurs en K très basses, en Mg élevées, C/N et une capacité d'échange analogues à celles sur carbonates.

7.1.2 Situation des sols par rapport aux autres serpentines

La roche serpentine-augite de Davos, maillon dans la guirlande d'ophiolites au travers des Alpes, imparfaitement serpentiniisée, se distingue de la moyenne des serpentines par une teneur à peine majorée en Ca et Al, et plus faible en Ni et Cr (p. 34, 35), c.-à-d. par des traits moins extrêmes à l'égard des plantes.

La séquence des sols de Davos, des lithosols aux rankers brunifiés, s'inscrit parfaitement dans celle plus générale de la pédogénèse sur serpentine sans influence étrangère ni engorgement, sous climat froid et tempéré, en direction des sols bruns; sols auxquels on accroche l'épithète magnésiens ou hypermagnésiens, car le matériau de départ y reste toujours déterminant.

Le maigre développement du sol (et le faible recouvrement végétal qui l'accompagne) trahit une évolution des sols sur serpentine qui semble traîner : le plus souvent, en zone tempérée, comparé aux substrats adjacents, les changements restent minimes entre roche et sols qui héritent des minéraux tels quels de la roche-mère, ce qui est sinon typique des climats froids et désertiques.

La tendance générale de la pédogénèse sur les serpentines révèle une élimination de Mg, en zone tempérée en direction d'une accumulation de Si parallèle au maintien des sesquioxides typique de la brunification. Nos sols alpins restent évidemment tout au début de cette évolution (cf fig. p. 120).

Les textures bien différenciées de nos sols, parfaitement insérées parmi celles sur les autres serpentines, tendent à se développer vers des textures argileuses équilibrées, où $\text{S}=\text{L}=\text{A}$ (cf fig. 48,3-4 p. 110).

Quant à l'enracinement touffu et souvent très important par rapport aux parties aériennes (une des formes de péinomorphose), il s'avère plus généralement typique sur serpentine (p. 12, 102, 191, 229).

Comme sur la plupart des serpentines des zones froides et tempérées, le développement du sol sous la végétation tend à s'accompagner de conditions plus favorables pour les plantes, à Davos surtout en ce qui concerne C N P K, un peu moins en ce qui concerne Ni Ca Mg Ca/Mg. En particulier l'accumulation biologique de Ca et avec elle l'amélioration du Ca/Mg est favorisée par la minéralisation efficace caractéristique du mull.

Ainsi le rapport C:N:P totaux des sols évoluent sur serpentine à Davos en direction des teneurs de la matière organique, et C et N s'y accumulent relativement à P le long du développement. Ce qui fait que ni P ni N n'y apparaissent principalement comme éléments limitants. Or bien que les teneurs en P total de Davos soient du même ordre que sur les autres serpentines des régions plus basses, celles en P assimilable y sont dix fois moindres (p. 70sq).

L'activité microbienne est faible sur les sols serpentiniques comme elle l'est sur ceux à métaux lourds, bien que la serpentine se distingue de ces derniers par une carence nutritive en plus des teneurs relativement élevées en métaux lourds (p. 89sq).

Les teneurs en macronutrients échangeables Ca Mg K, leurs proportions relatives et Ca/Mg, s'insèrent bien parmi celles sur serpentinite dans les régions tempérées les plus diverses, le Ca très variable dans la roche étant plutôt plus élevé à Davos à cause du minéral augite. On peut relever l'éventail relativement large où s'étalent ces différentes valeurs à Davos, reflet du grand éventail dans le degré de développement des sols (p. 71, 78, 80).

Quant aux teneurs en Ni et plus encore en Cr total des sols de Davos, parallèlement à celles de la roche, elles sont plutôt basses pour les ultramafites, mais s'inscrivent bien parmi celles des serpentines d'Europe centrale. Ces teneurs sont dix à cent fois supérieures à celles des sols voisins communs. Comme sur les autres serpentines, dans l'horizon supérieur, Ni tend à diminuer, Cr à s'accumuler. Notons que les teneurs en Ni échangeables de la serpentine alpine sont de l'ordre de celles de K des sols peu développés de ce substrat, et sont plutôt plus élevées que celles des autres serpentines des étages inférieurs, toutefois sans atteindre les participations à la garniture cationique échangeable p.ex. de Zn dans les sols à métaux lourds. Bien que la roche serpentinite de Davos contienne plutôt beaucoup d'Al, les teneurs échangeables demeurent cependant à la limite de mesurabilité (p. 81sq).

7.2 Situation des teneurs phytochimiques sur la serpentine alpine de Davos

7.2.1 Situation phytochimique par rapport aux silicates et carbonates

La comparaison de la composition chimique des plantes entières sur serpentine, silicates et carbonates de l'étage alpin de Davos livre des teneurs en macronutrients N P K, des C/N et des teneurs en cendres variant très peu selon les substrats, et remarquablement spécifiques des espèces, en particulier pour K et aussi pour Mn Zn. Alors que les autres nutrients reflètent plutôt le substrat (fig. p. 170).

Ainsi les plantes de serpentine se distinguent de celles de silicates et carbonates par leurs valeurs élevées en Ni Cr Co Fe, connus pour leur présence justement élevée dans ce type de substrat, et à part Fe pour leur tendance toxique; et par leur Ca/Mg molaire bien inférieur à 1. Alors que les plantes de serpentine et silicates se ressemblent par leurs teneurs en Ca et Mo basses et leurs teneurs élevées en Si; celles de serpentine et carbonates par leurs teneurs en Mg élevées, leurs teneurs en P K Al relativement basses. Quant à la participation des microéléments restants analysés, elle reflète bien les teneurs des roches : plus grande sur les substrats éruptifs que sur carbonates et plutôt plus grande sur silicates que serpentine.

*

Relativement aux proportions de la roche, c'est K puis P que les plantes sur serpentine accumulent le plus, améliorant par là notamment le K/Ca et le rapport monovalents/divalents, et tout cela dans une moindre mesure que sur carbonates, mais nettement plus que sur silicates. Face à ces changements-là l'amélioration entre roche et plantes de la teneur en Ca et du Ca/Mg sur serpentine s'avère plus que modeste (fig. p. 176).

Bref, il revient à la composition chimique des plantes sur serpentine un statut propre, s'apparentant suivant les caractéristiques singulières parfois à la composition sur silicates, parfois à celle sur carbonates, et souvent intermédiaire entre silicates et carbonates.

Les silicicoles, calcicoles et indifférentes croissant sur serpentine tendent à différer de manière intéressante (éventuellement en lien avec un enracinement différencié) : premièrement face à Ca Mg Si les espèces tendent à se comporter comme si elles savaient le mieux limiter l'élément en excès sur leur substrat habituel; deuxièmement face à K P et aux micronutrients les espèces tendent à rappeler les compositions qu'elles ont sur leur substrat habituel, reflétant cette roche-mère; troisièmement les indifférentes tendent à tolérer dans leurs

tissus les teneurs les plus défavorables, en excès ou en carence, éventuellement par adaptation écotypique (fig. p. 188).

A la lumière de ces données, l'alimentation des plantes, considérée ici par rapport à la roche, semble tourner primairement autour d'une certaine teneur en K et P nécessaire, quitte à ce que les plantes en soient réduites à absorber en accompagnement plus ou moins forcé des quantités élevées soit en Ca, en Mg ou en Si suivant que cet élément prédomine dans le substrat de départ (sans envisager le prix énergétique que cela peut requérir).

*

Les physiotypes relatifs à l'importance de la transpiration, en gros avec le pôle des silénoides et mousses principalement à absorption passive et le pôle des gramoïdes et buissons nains principalement à absorption sélective, se comportent d'une manière semblable sur serpentine que sur les autres substrats. On peut éventuellement reconnaître un choix de types spécialement favorables pour faire face aux caractéristiques extrêmes de la serpentine, et voir p.ex. dans la xéromorphie et la sclérophyllie répandues sur cette roche un moyen de réduire la transpiration et de limiter par là l'absorption passive.

En outre, bien des particularités de la composition chimique de certaines espèces ou même familles sont conservées sur serpentine, même si atténuées, pour ne nommer que la teneur élevée en Mn typique des éricacées (p. 196sq).

Par la teneur en acides organiques théorique (cations-anions) et la somme des cations dans les plantes, la serpentine de Davos prend une place intermédiaire entre silicates et carbonates, les valeurs sur ces deux substrats comparatifs étant plus extrêmes à Davos qu'ailleurs. La moyenne en anions inorganiques sur serpentine est ainsi surprenamment élevée, tout en différant selon les pôles physiotypiques mentionnés ci-dessus, à savoir p.ex. chez les caryophyllacées au profit des cations, chez les éricacées au profit des anions (p. 194sq). On peut imaginer cette teneur en acides organiques liée à des systèmes de détoxification (p. 201).

Quant à la teneur en oxalates solubles en quantité assez importante dans les feuilles, seules quelques rares plantes sur serpentine en révèlent, montrant par là un comportement semblable à celui sur la plupart des substrats. Et même les caryophyllacées, nombreuses sur serpentine, réagissent atypiquement, la plupart sans oxalate soluble (p. 196sq).

7.2.2 Situation phytochimique par rapport aux autres serpentines

La situation de la composition chimique des plantes de la serpentine alpine de Davos par rapport à celle sur d'autres serpentines ne peut être esquissée que fragmentairement, les analyses comparables étant peu nombreuses. Toujours est-il que, comme on l'a déjà constaté pour les sols, la situation alpine tend à atténuer bien des différences, décrites pour d'autres régions à climat moins dur, entre serpentine et autres substrats. En outre le comportement sur serpentine des plantes alpines, adaptées à divers stress, diffère de celui des plantes des régions plus clémentes.

En particulier les teneurs en N P K et en cendres relativement élevées des plantes de la serpentine alpine de Davos ne sont en rien inférieures à celles sur substrats voisins, et cela contrairement aux valeurs plus basses enregistrées sur d'autres serpentines. Nommons p.ex. les plantes des sols pauvres en macro-nutrients, surtout s'ils sont acides, à faible teneur en cendres (p. 170sq).

Les teneurs en Ca, et par là les valeurs Ca/Mg, varient passablement d'une serpentine à l'autre, dans la roche déjà, dans la disponibilité dans les sols, et donc dans les plantes. Les valeurs de Davos s'inscrivent bien dans cette amplitude. Comme sur la plupart des serpentines, les plantes alpines de Davos ont le plus souvent un Ca/Mg molaire bien inférieur à 1, ce qui est plutôt l'exception en dehors de ce substrat; or le Ca/Mg des plantes y est déjà bien amélioré par

rapport à celui dans la roche (p.182sq).

Les teneurs des plantes de la serpentine alpine de Davos en Ni Cr s'inscrivent bien parmi les teneurs observées ailleurs sur cette roche, sans extrêmes ni élevés ni très bas, et en particulier sans hyperaccumulation de Ni (qui est d'autant plus fréquente que la flore est vieille), et différemment des valeurs de Ni six fois plus élevées trouvées dans les végétaux alpins de la serpentine d'Aoste (VERGNANO e.a.1982:300sq). Elles font cependant partie des valeurs plutôt hautes, éventuellement en lien avec la disponibilité élevée de ces éléments dans les sols alpins peu développés, comme avec la forme de vie ou la physiologie même de ces plantes. Comparées aux autres substrats de Davos, les valeurs en Ni Co sont 5 fois plus élevées, celles en Cr 10-40 fois plus élevées sur serpentine : elles se situent aux alentours des limites acceptées dans les boues d'épuration (p. 177sq).

7.3 Situation de la flore de la serpentine alpine de Davos

Qu'est-ce qui détermine la présence ou l'absence d'une espèce de la région sur tel substrat précis, voilà une des questions fondamentales qu'inspire la serpentine. Cela revient à se questionner sur la personnalité, sur le profil des espèces, sans jamais oublier que chaque sipppe a une personnalité propre. L'étude comparée des flores, prises globalement, sur serpentine, silicates, carbonates, enrichie des données p.ex. pédo- et phytochimiques, sociologiques, taxonomiques, ouvre la porte à une multitude d'interprétations à ce sujet. En particulier, le comportement sur serpentine pourrait s'avérer une sorte de révélateur, d'angle de vue inhabituel sur la personnalité des espèces. De ce vaste champ j'ai choisi 4 aspects, à savoir les spectres édaphique, taxonomique, phytogéographique, biologique, surtout dans le but de clarifier la position originale de la flore sur serpentine par rapport à celles de ses voisines.

Les comparaisons esquissées dans ce chapitre se basent sur la liste floristique des vasculaires de Davos, annexe 7, introduite p. 61. Bien sûr l'étude d'une flore entière, de la présence/absence des espèces sans tenir compte de leur abondance, vitalité etc, a peu d'implications écologiques. Afin de tempérer la signification des chiffres présentés, j'ai souvent introduit en plus la liste restreinte des seules espèces fréquentes.

7.3.1 Liens entre flores de serpentine, silicates, carbonates

La serpentine alpine de Davos abrite environ 40 % des espèces de la flore alpine de la région, les silicates 70 % et les carbonates 60 %, fig. 84; la serpentine compte aussi le moins d'espèces, soit 128, les silicates le plus, soit 225, et entre deux les carbonates 187, en accord avec la géologie de cette région, la diversité des stations et l'histoire de sa colonisation esquissée p. 18. A titre de comparaison, la serpentine subalpine, selon les relevés de CAFLISCH 1974: tab.2, abrite presqu'autant d'espèces que l'alpine (cf p. 223), sans qu'on dispose de données semblables pour les autres substrats.

Les espèces colonisant la serpentine se répartissent en trois grandes catégories : en espèces des silicates, des carbonates et communes aux silicates et carbonates, fig. 83 et 84. Il n'y a pas de serpentinophyte (cf définition fig. 87) à l'étage alpin, un seul à l'étage subalpin, l'*Asplenium serpentini* (p. 164). Les quelques rares espèces restreintes à la serpentine selon la liste floristique sont en fait présentes sur d'autres substrats dans la région, p.ex. à l'étage subalpin. Parmi les espèces communes des environs mais absentes de serpentine, sans entrer dans les détails, nommons les monocotylédones à bulbe, à tendance subalpine de toute façon, une série de composées à grandes corolles, les trèfles et les alchémilles. Fait remarquable, aucune espèce proprement alpine de la région, venant bien sur les deux substrats silicates et carbonates,

ne manque sur serpentine. Voir annexe 7 et p. 216sq.

La serpentine alpine tend à partager plus d'espèces avec les silicates qu'avec les carbonates. Ainsi les colonisatrices des éboulis, des végétations clairsemées et des lieux secs, en contact immédiat avec les caractéristiques encore peu changées de la roche-mère, dont le pH élevé, se recueillent davantage parmi les espèces des carbonates. Alors que les colonisatrices des gazons, des végétations fermées et lieux frais, où une certaine formation du sol tempère les caractéristiques les plus extrêmes de la roche-mère et en modère la basicité, se recueillent davantage parmi les espèces des silicates. Mais la présence conjointe des éléments de silicates et de carbonates est de règle, fig. 83 et p. 128. Elle est en grande partie liée à l'enracinement différencié des espèces et aux changements importants de pH entre les horizons supérieurs plus ou moins fortement acidifiés et les horizons inférieurs minéraux, une caractéristique frappante de la serpentine, et à l'inhomogénéité du terrain à ce sujet (voir p. 187, 158, 103).

En gros les estimations au niveau qualitatif floristique ci-dessus ne divergent pas trop de celles au niveau quantitatif des individus ou de la végétation sur serpentine : à cet effet comparer le tableau de la végétation sur serpentine, p. 128, avec ceux de VETTERLI 1982:annexes 6,7,8 pour les silicates et 1981:262 pour les carbonates de Davos.

Bien qu'il y ait peu de serpentine à travers le monde, elle forme à sa manière aussi un pôle de différenciation, très différent des silicates et carbonates, ces deux pôles parmi les substrats très communs. En fait les carbonates ont certains traits en commun avec la serpentine : quoique dans une moindre mesure que la serpentine, les carbonates constituent en effet déjà un type de station spéciale mais largement répandue, à composition chimique unilatérale, où beaucoup d'espèces des silicates ne peuvent croître pour des raisons ne serait-ce que déjà purement physiologiques. Alors que la plupart des espèces des carbonates peuvent croître sur les silicates, mais en sont éliminées par la compétition (voir LANDOLT e.a. 1976:19). Cette exclusion des spécialistes hors des substrats communs a également été démontrée pour des spécialistes des serpentines, cf p.ex. KRUCKEBERG 1954:272 pour n'en citer qu'un parmi les premiers expérimentateurs. Ainsi, au seul niveau des espèces fréquentes, la flore sur carbonates en comprend plus que celle sur silicates, fig. 84, 85 : en effet, bien des espèces communes aux silicates et carbonates, et absentes de serpentine, sont peu fréquentes sur silice.

La présence ou non sur serpentines a même été proposée comme critère pour distinguer, parmi les basicoles, les calcicoles exigeantes des moins exigeantes

serpentine	SE+SI	SE+SI+CA	SE+CA	SE	esp.
toutes les espèces, fréquentes et rares	36%	41	20	3	128
espèces du tableau	33	48	19		81
lieux frais à végétation fermée	38	47	15		60
lieux secs à végétation clairsemée	19	52	29%		21

Fig. 83

Pourcentage de la flore sur serpentine en espèces typiques des silicates (SE+SI à gauche) et en espèces typiques des carbonates (SE+CA à droite).

Percentage of the flora on serpentine in species typical of silicates (SE+SI on the left) and in species typical of carbonates (SE+CA, on the right).

espèces fréquentes								esp	%	
SE	SI	SE+SI	SE+SI+CA	SI+CA	SE+CA	CA	SH	tot	244	100
8			34 27	31				SE	100	45
		54	34 27 12					SI	127	57
			27 12 31	73				CA	143	64
		9 14	18 6	7 19			SH	SH	78	35
espèces fréquentes et rares								esp	%	
SE	SI	SE+SI	SE+SI+CA	SI+CA	SE+CA	CA	SH	tot	327	100
4		46	53		25			SE	128	39
	78	46	53	48				SI	225	69
		53	48	25	61			CA	187	57
	29 25	44	31	14 29			SH	SH	184	56

Fig. 84

Nombre d'espèces en commun entre les divers substrats de Davos.
Number of species in common among the different substrata from Davos.

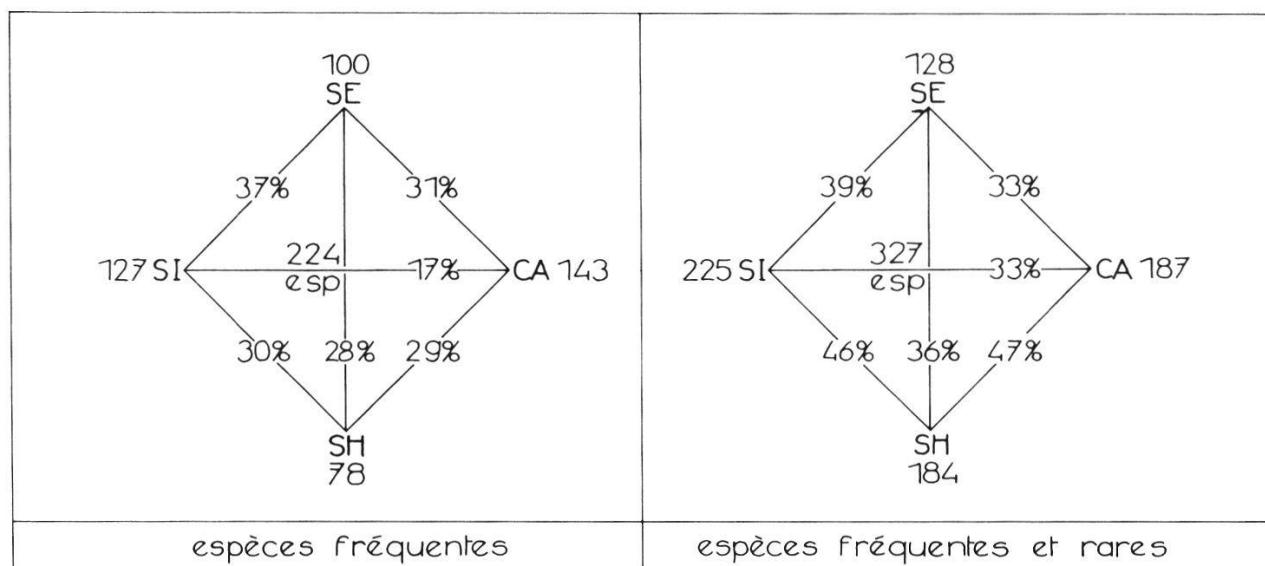


Fig. 85

Coefficients de communauté cc entre les divers substrats de Davos, selon Jaccard, exprimé en pourcent d'espèces communes ec (toutes les espèces te) :
cc = 100 ec/te

(Pour les espèces fréquentes : ne sont retenus que les substrats où elles sont fréquentes).

Coefficients of community cc among different substrata from Davos, according to Jaccard, expressed in percent common species ec (all species te).

(Fig. 83, 84, 85 : données selon la liste floristique annexe 7).

SE : serpentinite SI : silicates CA : carbonates SH : calcschistes

(STEELE 1955:131), ou les calciphiles des basiphiles (FERREIRA 1963:411). Mais ces catégories sont à considérer avec réserve, dans la mesure où certaines espèces évoluent localement des races écotypiques et se comportent de ce fait en hétérotopes, c.-à-d. différemment suivant la région.

Les coefficients de communauté des flores trouvées à Davos (47°N, environ 2400 m), fig. 85, soit 39 % entre serpentine et silicates, 33 % entre serpentine et carbonates, s'inscrivent bien parmi ceux des autres serpentines. Pour n'en citer que deux : p.ex. 58 % entre serpentine et roches acides de l'île d'Unst, Shetland (60°N, environ 100 m; SPENCE 1958:167-169) et 12 % entre serpentine et quartz-diorite en Oregon (42°N, environ 800 m; WHITTAKER 1954b:279), les différences entre ces coefficients étant en lien avec la richesse de la flore et l'âge de la colonisation de ces régions, discuté p. 10 et 211sq, sans glaciations en Oregon.

7.3.2 Terminologie : liens des taxons à la serpentine

Intécalons ici quelques définitions et réflexions afin de mieux saisir la situation floristique particulière de la serpentine.

Les définitions concernant les liens des taxons à la serpentine, cf fig. 87, s'orientent, suivant les auteurs, au comportement de ces taxons par rapport à divers critères souvent mélangés :

- édaphique : considérant la distribution par rapport aux autres types de substrats
- phytogéographique : considérant p.ex. l'endémisme, la disjonction des aires
- historique : considérant p.ex. le néo- ou paléoendémisme
- morphologique : les différences morphologiques pouvant révéler ou suggérer d'autres différences
- en culture : permettant de saisir des différenciations p.ex. physiologiques non encore exprimées morphologiquement et de juger l'hérédité des particularités.

Les classifications adoptées et l'attribution à l'une de ces catégories dépendent, souvent non explicitement :

- de la localité de référence
- de l'étendue du territoire envisagé
- du rang hiérarchique du taxon
- des cultures expérimentales effectuées.

Les classifications des serpentinicoles, fig. 86, 87, 88, s'apparentent à celles des métallicoles qui s'en inspirent (voir p.ex. DUVIGNEAUD e.a. 1963:112; LAMBINON e.a. 1963, 1964; ANTONOVICS e.a. 1971:9, 13 et critique des classifications serpentinicoles chez JØRGENSEN 1973:57sq).

Ainsi selon la classification de la fig. 86, la flore de la serpentine alpine de Davos se compose de taxons :

serpentinicoles	:	128
(serpentinophobes	:	199 (=327-128))
serpentinicoles exclusifs	:	0 (1 subalpin : <i>Asplenium serpentini</i> à aire
serpentinicoles préférentiels	:	4-8 (commentaire p. 215) disjointe)
serpentinicoles indifférents	:	120-124
et ubiquistes	:	53 (sur serpentine, silicates, carbonates)
et silicicoles	:	46
et carbonaticoles	:	25
serpentinicoles accidentels	:	28

*

Richesse d'une flore et histoire.

L'analyse des flores suggère un lien entre richesse-ramification d'une flore et le temps - dont l'histoire des changements écologiques est la meilleure mesure qualitative et quantitative. En termes génécologiques d'adaptation, on peut décrire ce lien schématiquement selon trois types de circonstances (cf p.ex.

STEBBINS et MAJOR 1965:27sq et KRUCKEBERG 1969c:150) :

- Statu quo : plus une flore a traversé une longue période de conditions écologiques (soit événements géologiques, climatiques, alternances édaphiques, etc.) changeant plus lentement que les limites de tolérance des taxons résidents, plus cette flore est riche en taxons anciens ou relictuels, et à différenciations de rang hiérarchique plutôt élevé; flore d'autant plus riche, en outre, si le spectre des conditions écologiques stables est varié et si l'isolation joue un rôle important. Exemples : serpentines de la Nouvelle Calédonie, cf p. 9, et de Malaisie, régions parmi les plus vieilles de la terre, peu perturbées depuis des millions d'années et à conditions climatiques peu changeantes, à flores extrêmement riches.

- Spéciation active : plus une flore a traversé une longue durée de conditions écologiques évoluant à la limite de tolérance des taxons résidents, impliquant des migrations et un brassage de la flore, plus celle-ci est stimulée dans l'évolution et la différenciation, et de ce fait plutôt riche en taxons "jeunes" et à différenciations de rang hiérarchique inférieur; processus favorisé de même par la diversité du spectre des conditions écologiques. Exemples : les serpentines des USA (à noter que la diversité en espèces sur les stations ouvertes et plus hétérogènes de la serpentine peut y être plus élevée que dans les végétations voisines plus denses, cf p.ex. WHITTAKER 1960:331); ou encore les sippes métallo-tolérantes colonisant d'anciennes mines.

- Appauvrissement : évidemment plus les changements écologiques sont rapides, brusques, extrêmes, un certain seuil dépassé, plus il y a appauvrissement de la flore. Exemples : catastrophe des glaciations quaternaires européennes, encore renforcée par la barrière E-W des Alpes et la distribution malencontreuse des roches-mères qui ont si fortement entravé les migrations de la flore. Les serpentines abritent alors une flore moins riche que les substrats voisins, cf p.ex. RUNE 1953. La serpentine de Davos s'inscrit sur ce fond.

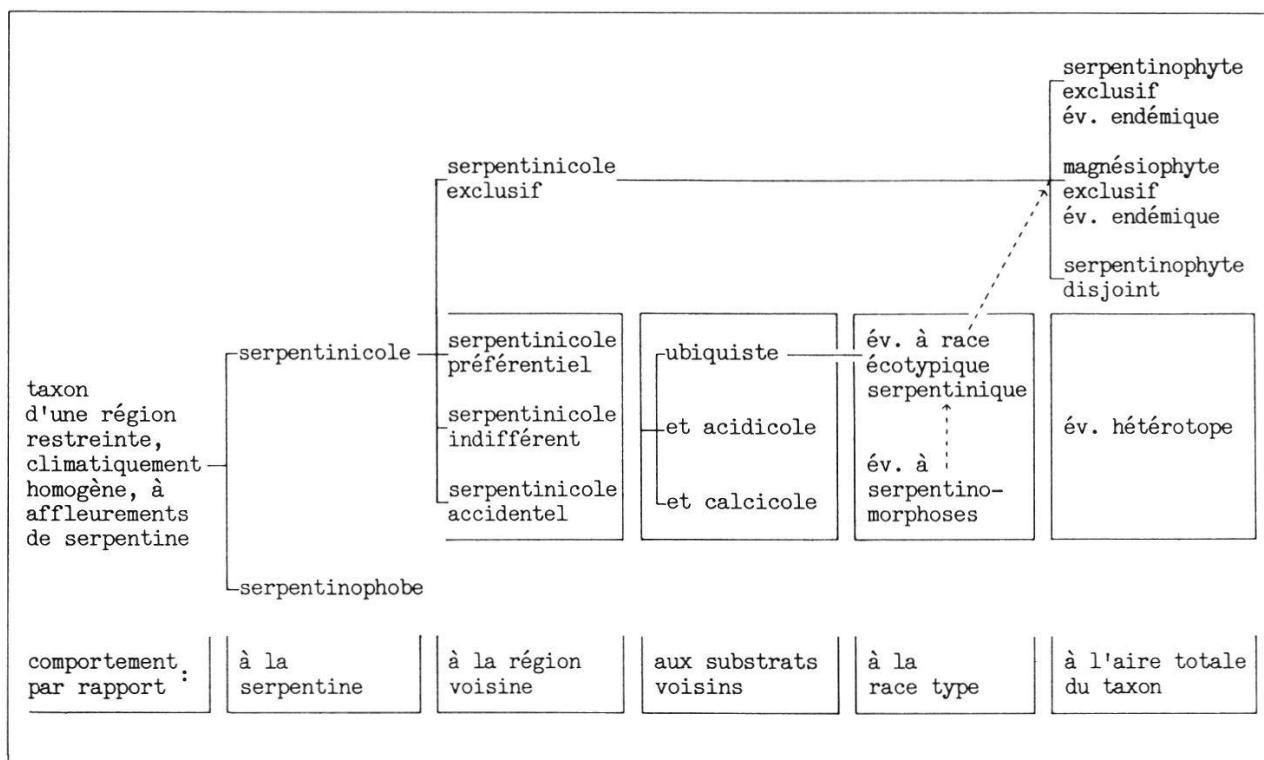


Fig. 86

Liens des taxons à la serpentine : classification et qualification des taxons sur serpentine d'après leur comportement édaphique, écologique et géographique, voir définitions fig. 87.

Relations of the taxa to serpentine : classification and qualification of taxa from serpentine according to their edaphic, ecological, geographical behaviour.

LIENS DES TAXONS A LA SERPENTINE : DEFINITIONS

terme	synonyme	définition
serpentinique		désigne simplement "de serpentine".
serpentinicole		"habitant sur serpentine", à valeur neutre.
serpentinomorphose		particularité morphologique d'un ou plusieurs caractères rencontrée plus ou moins fréquemment chez les serpentinicoles de toutes sortes; génétiquement fixée ou non; ou apparaissant chez les plantes non serpentinicoles cultivées sur serpentine (cf p.231).
race serpentinique	écotype serpentinique	race physiologiquement mieux adaptée à la serpentine que les races proches parentes; à caractères morphologiques pas ou peu différenciés, c.-à-d. de degré hiérarchique inférieur à serpentinophyte; ne peut être diagnostiquée qu'expérimentalement.
serpentinophyte		taxon adapté à la serpentine, à caractères suffisamment différenciés pour être distingué comme taxon à part, donc restreint à ce substrat au moins pour la partie de son aire totale considérée. Se distingue de race serpentinique par son rang hiérarchique plus élevé (malgré tous les intermédiaires).
serpentinicole	accidentel	taxon nettement plus rare sur serpentine que sur substrats voisins; soit acidicole, calcicole, ubiquiste, etc.
serpentinicole	indifférent	taxon croissant aussi bien sur serpentine que sur substrats voisins, qu'il soit acidicole, calcicole ou ubiquiste, etc., en dehors de la serpentine.
serpentinicole	et ubiquiste	taxon indifférent au substrat, souvent à large amplitude écologique et susceptible de révéler des races écologiques en culture expérimentale.
serpentinicole	préférentiel	taxon plus abondant ou fréquent sur serpentine (éventuellement autres substrats magnésiens extrêmes) que sur sols voisins.
serpentinicole	hétérotopie	taxon se comportant autrement suivant le sol et/ou suivant la localisation géographique ou altitudinale dans son aire. P.ex. taxon climatiquement disjoint sur serpentine, c.-à-d. présent en altitude inférieure ou supérieure sur serpentine; ou encore serpentinophyte disjoint, géographiquement hétérotopie.
serpentinicole	exclusif	taxon croissant, pour la région considérée, uniquement sur serpentine et sur d'autres substrats magnésiens ou ultrabasiques extrêmes.
serpentinophyte	disjoint	serpentinophyte restreint à la serpentine seulement aux confins de son aire totale, sinon serpentinicole et indifférent au centre de celle-ci (hétérotopie). Concept très dépendant de la localité et de l'aire de référence choisies (ne décrit pas les affleurements disjoints de la serpentine).
serpentinophyte	exclusif	serpentinophyte restreint sur toute son aire à la serpentine s.str., donc non isolé géographiquement d'autres taxons semblables sur d'autres substrats.
magnésiophyte	exclusif	anologue au serpentinophyte exclusif, mais également présent sur d'autres substrats magnésiens extrêmes.
serpentinophobe	serpentin-fremd	taxon de la flore de la région absent de serpentine, aussi instructif que les serpentinicoles.

Fig. 87

Liens des taxons à la serpentine : définitions.

Relations of the taxa to serpentine : definitions.

LIENS DES TAXONS A LA SERPENTINE : CORRESPONDANCES DES CONCEPTS ET TERMINOLOGIES			
auteur	termes de l'auteur	équivalent selon fig.87	précisions et synonymes (=)
		se-morphose race serpentinique serpentinophyte se-cole exclusif se-phyte exclusif magnésiophyte se-phyte disjoint se-cole préférentiel se-phyte indifférent se-cole accidentel se-cole hétérotopie se-phobe	se : serpentinique se- : serpentini-/o- * : identique x : équivalent () : + équivalent
NOVAK 1928:44 :43 1937:142	type se espèce se variété se forme se se-morphose se-phyte se-phyte obligatoire se-phyte facultatif	x x x x x x x x x x x x x	=race se non héréditaire héréditaire ou non néoendémique év. rélictuel, paléoendem.
MARKGRAF 1932:88	se-morphose se-stet se hold	x x x	
PICHI 1948:243 :245 :253 :256	se-morphose se-phyte se-phyte typique se-phyte préférentiel se-cole relictuel	*(x x) x x x x x	héréditaire ou non (néo)end. surtout vicariant (néo)endémique endém. relictuel (paléoend.)
RUNE 1953:108 :78 :50 :81 :80 :81 :50	se-morphose se-phyte se-caractéristique se-phyte typique se-cole relictuel se-phyte préférentiel se-cole ubiquiste se-indifférent se accidentel	*(x x) x (x) x x x (x*) x x (x) x x	héréditaire ou non =(néo)endémique =se-cole =se-cole exclusif * p.ex. <i>Forsythia europea</i> =se-cole préférentiel
KRAUSE 1958:760	se fremd	x	
KRUCKEBERG 1954:270 1967:134 1969a:96	se morphisme écotype se endémiq. se insulaire endémiq. se appauvri bodenstet bodenvag abondance max. sur se distrib. altit. déviée se-phobie	* x * x x (x x)x x x x x	héréditaire ou non écotype de race ubiquiste (néoend.) se+ultrabasites =épibiotique =se obligat.=indicat. fidèle =ubiq.=indiff. à écotypes se
WENDELBERGER 1974:10	se-morphose se-phyte se phyte endémique se-phyte facultatif	(x) x x x x x x	se-cole à morphol. altérée se-cole à forme altérée hétérotopie

Fig. 88

Liens des taxons à la serpentine : correspondances des concepts et terminologies des principaux auteurs.

Relations of the taxa to serpentine : correspondences of concepts and terminologies according to the main authors.

Richesse d'une flore et paramètres écologiques.

- La richesse en espèces dépend de l'aire considérée : le nombre d'espèces (et le nombre d'espèces par genre) augmente logarithmiquement avec l'aire, mais d'autant moins rapidement que l'aire correspond à une île, à cause du flux d'immigration/émigration freiné (KREBS 1972:530,532). Ce fait est sans doute dû à de simples lois de distribution. Les territoires de serpentines suggèrent une certaine analogie avec des îles.

- Le nombre d'espèces par unité de surface tend à augmenter en direction de l'équateur (parallèlement à d'autres paramètres tels productivité, centres de diversité génétique, endémisme, nombre d'espèces par genre, etc. STACE 1980: 239sq).

- Un spectre de conditions varié et l'isolement tendent à favoriser la richesse en espèces.

- Vers le nord et en altitude, les facteurs abiotiques deviennent prépondérants, vers le sud la compétition devient prépondérante, cantonnant les espèces à des niches plus étroites, donc à des adaptations plus spécialisées correspondant à des espèces plus nombreuses (cf PIANK 1966 ex KREBS 1972:513sq). Les stations extrêmes et la serpentines arborent un statut particulier : le stress des facteurs abiotiques tend à l'emporter sur la pression de la compétition, tout en exigeant une spécialisation de la part des colonisatrices.

*

Distribution déviée.

L'extrême spécialisation d'un taxon est souvent synonyme de petites populations et peut correspondre à un appauvrissement du génotype ou perte en variabilité génétique. De ce fait un tel taxon est soit limité à un environnement à amplitude étroite des facteurs de station, soit limité en distribution par une tolérance étroite à l'environnement (STEBBINS e.a. 1965:3,4). Ainsi selon ERNST 1974b, les plantes des sols à métaux lourds (anciennes mines) sont, au regard de leur provenance, des formes appauvries et en partie des écotypes néoendémiques de formes de base largement répandues : dans ces deux cas le développement de mécanismes de résistance est la condition sine qua non pour leur survie sur ces sols. Et PROCTOR e.a. 1975:347-349 voient dans la serpentines une station propice à la sélection catastrophique. On a souvent souligné la faible compétition sur serpentines, en tant que station pauvre, permettant à beaucoup d'espèces de s'y maintenir qui sont sinon éliminées des substrats moins extrêmes (cf p. 234).

L'hétérotopie et les aires disjointes de certains taxons (fig. 86 et 87) relèvent du même ordre d'idées : les espèces sont souvent écologiquement plus spécifiques ou limitées aux confins de leur aire géographique qu'en leur centre. On s'explique cela principalement par l'appauvrissement de la variabilité génétique d'un taxon si l'on s'éloigne de son centre de diversité génétique (biotype depletion, BANNISTER 1976:178). Ainsi bien des espèces confinées à des habitats particuliers en Europe du Nord sont moins spécialisées en Europe méridionale (STACE 1980:178). P.ex. *Notholaena Marantae*, fougère méditerranéenne (et typique de la plupart des serpentines d'Europe), est liée exclusivement à la serpentines dans le nord de son aire (DUVIGNEAUD 1966:303; LOETSCHERT 1969:41); *Minuartia biflora*, serpentinicole indifférente dans la Suède du Nord (rare à Davos et absente de la serpentines) est un serpentinophyte disjoint en Finlande (RUNE 1953:124).

Les nombreuses distributions déviées sur les serpentines peuvent l'être par rapport à la latitude, à l'altitude ou par rapport à leur écologie et illustrent bien par là le pôle de différenciation à part que constitue ce substrat, cf p. 208. Ainsi KRUCKEBERG 1969b:95 cite des plantes venant sur serpentines à des altitudes supérieures ou inférieures par rapport à leur répartition habituelle sur substrats moins extrêmes; KRAUSE 1958:762 des plantes alpines et montagnardes ayant tendance sur serpentines à descendre très loin dans la plaine, à savoir en tant qu'espèces isolées ou même formant de véritables associations, voir aussi p. 230; SPENCE 1957:944 et 1970:28 des complexes de végétations descendant en latitude et altitude sur serpentines en Ecosse et Shetland; COMBE e.a. 1956a: 250 des groupements de lande méridionale à *Erica vagans*, situés sur serpentines à

l'extrême nord de leur répartition; WENDELBERGER 1974:5sq, pour l'Europe centrale, des éléments déalpins en lien avec la faible concurrence sur serpentine, ainsi que des éléments xérothermes au nord de leur aire à cause de la capacité calorifique de cette roche; RUNE 1953:87,125 des plantes du littoral apparaissant sur serpentine loin des rivages et plusieurs thermophiles restreintes à des pentes ou falaises exposées au sud, venant sur serpentine à des altitudes et latitudes extrêmement élevées, grâce à la capacité calorifique de cette roche; RUNE 1953:51,87 *Molinia coerulea*, des lieux plutôt humides, venant sur serpentine dans des stations plutôt sèches, et présentant d'ailleurs une préférence pour la serpentine dans toute l'Europe; etc.

Comparée aux autres serpentines, celle de Davos n'abrite guère d'espèces à distribution disjointe ou déviée. En plus de l'*Asplenium subalpin* cité ci-dessus, il y a *Molinia coerulea* trouvée sur serpentine alpine très localement sur type de station sèche dans des microniches plus riches p.ex. près d'un trou de marmottes, alors qu'en Suisse elle est sinon typique des lieux (temporairement) humides des étages inférieurs, surtout collinéen et montagnard.

Les 4-8 serpentinicoles préférentielles qui ressortent de la liste floristique annexe 7 sont soit des espèces subalpines, telles *Larix decidua* et *Pinus montana* (donc à la limite de pouvoir être nommées préférentielles), ou alors même des étages inférieurs, telles *Asplenium viride* et *Molinia*. *Poa minor* et *laxa* sont simplement rares dans la région. Alors qu'*Asplenium viride* et *Salix breviserrata* sont nettement plus fréquentes sur serpentine que dans les environs.

Les déviations mineures du comportement écologique des espèces sur serpentine sont abordées p. 156sq; la variation infraspécifique et les serpentinomorphoses p. 231.

*

Endémisme.

En accord avec les lois décrites ci-dessus on peut constater que l'endémisme sur serpentine augmente avec la richesse florale (voir exemples p. 9 et chez BROOKS 1987:71,122,306). Ainsi les serpentines d'Europe méridionale, colonisées dès le tertiaire, p.ex. en Toscane, dans les Balkans etc, sont non seulement riches en taxons, mais aussi riches en endémites. Alors que celles d'Europe centrale (a) et septentrionale (b) à colonisation postglaciaire, sont à mesure plus pauvres en espèces et endémites (voir vue d'ensemble (a) chez WENDELBERGER 1974:15sq et (b) chez RUNE 1953:51sq,90sq,109,122) et plus on monte vers le Nord, plus les serpentinophytes, et endémites s'il y en a, glissent vers des rangs taxonomiques inférieurs. En effet, la majorité des familles et genres importants des phanéro-games étaient déjà présents au tertiaire (HESS e.a. 1976,1:24sq). Or en Europe, l'orogénèse alpine, et même l'apparition de la serpentine, sans parler des bouleversements climatiques des glaciations, sont postérieurs; à cause du brassage de la flore à la suite des changements climatiques, il s'est formé un stock commun assez homogène d'espèces orophiles et d'espèces en commun avec les régions arctiques, l'endémisme en montagne étant plutôt restreint (FAVARGER 1974:196). Davos y compris la serpentine, dans ce sens, est extrême, et la flore sur serpentine est entièrement constituée d'espèces qu'elle partage avec les environs.

7.3.3 Spectre taxonomique

Les serpentines, bien que dans une moindre mesure que les substrats à métaux lourds, semblent accumuler les représentants de certaines familles. Ainsi KRAUSE 1958:791 relève pour l'Europe l'assiduité sur serpentine des grands groupes taxonomiques des pins, graminées, myrtacées, caryophyllacées (*Silene*, *Cerastium*, *Minuartia* etc), génistacées et éricacées; RUNE 1953:125 celle des caryophyllacées dans le nord de l'Europe (voir aussi KRUCKEBERG 1969b:146). Cela suggère des particularités constitutionnelles de certaines entités floristiques et fait écho à celles physiologiques esquissées p. 190sq et 195sq. Par contre ANTONOVICS e.a. 1971:16sq, qui ont examiné la végétation des terrains à métaux lourds à cet égard (végétation qui rappelle celle des serpentines), ne discernent pas de

pattern taxonomique, morphologique, physiologique clair. Et plus généralement LANDOLT 1961:210 tout comme SNAYDON 1973:16-22 concluent que la constance des caractéristiques écologiques à l'intérieur des unités systématiques supérieures est souvent assez maigre, l'écologie homogène des éricacées constituant une des exceptions.

Bref, même s'il n'y a pas de serpentinophyte à l'étage alpin à Davos, il semble intéressant de voir si du moins la structure de la distribution taxonomique supraspécifique dévoile ou non des particularités.

*

Nombre d'espèces, genres, familles, fig. 89 et 91.

La flore sur serpentine s'avère la plus pauvre de Davos, aussi bien en espèces, genres que familles, suivie de celle sur carbonates, les silicates restant la flore la plus fournie, fig. 89 (cf aussi p. 19 et 207).

Nous avons vu p. 214 que la richesse florale d'un territoire, tout comme le nombre d'espèces par genre, sont proportionnels d'une part à l'étendue du territoire, d'autre part à la diversité de ses conditions écologiques; autrement dit la richesse florale diminue si l'un des facteurs de station est unilatéralement accentué (JACCARD 1902:122sq, 1928:191,200sq). Par ailleurs le nombre d'espèces par unité de surface, tout comme le nombre d'espèces par genre, diminuent avec la latitude, dans les montagnes avec l'altitude, et en général avec l'isolement. (Les centres de diversité sont d'ailleurs estimés d'après les lieux où s'accumulent le plus d'espèces d'un genre STACE 1980:175). La serpentine s'inscrit tout à fait dans ces séries.

Ce n'est donc pas dans la même proportion que l'appauvrissement affecte espèces, genres et familles, mais progressivement plus les unités inférieures. Cela revient à dire qu'au regard des substrats voisins la serpentine a une flore plus dégarnie en espèces et composée d'éléments moins apparentés, déjà au niveau des genres, mais surtout au niveau des espèces.

Notons que pour les serpentines citées des zones plus clémentes, fig. 91, les rapports espèces/genres, ainsi que genres/familles tendent clairement à être plus bas que pour les flores de même ampleur mais d'aires beaucoup plus vastes.

La signification écologique de tels faits est délicate à dégager. JACCARD 1902: 125 en concluait spéculativement que les différentes espèces d'un même genre sont plus vite éliminées par la concurrence que celles de genres différents. Il faut se souvenir que la stratégie de colonisation de diverses stations est en fait toujours une spécialisation directe ou obtenue de force par la compétition (LANDOLT e.a. 1976:19). Les conclusions de JACCARD ne sont pas sans rappeler celles auxquelles arrive LANDOLT 1971:145sq concernant la différenciation écologique à l'intérieur de groupes d'espèces proches, où les mécanismes d'isolation sont importants pour leur stabilisation, et où l'on est obligé de postuler une concurrence considérable entre elles. Ainsi RUGGLI-WALSER 1976 conclut-elle que là où des facteurs écologiques cruciaux, tels changements abrupts de roche-mère, les taxons proches, même non isolés génétiquement, s'excluent largement l'un l'autre.

*

Grands groupes taxonomiques, fig. 91.

La proportion sur serpentine alpine à Davos des grands groupes taxonomiques caractérisant les différentes zones florales est assez semblable à celle sur les autres substrats voisins et même à celle sur les autres serpentines européennes citées en référence. On n'y relève guère que l'absence des monocotylédones à fleurs, les plantes à bulbe étant de toute façon rares à cette altitude. Le groupe le plus important est constitué par les monocotylédones herbacées, soit graminées, cypéracées, joncacées : sur la serpentine elles totalisent le quart des espèces c-à-d. plus que sur les substrats voisins, suivies des composées. Selon JACCARD 1928:190, en Europe, la proportion des flores en monocotylédones (surtout graminoides hémicryptophytes) augmente avec la latitude, les valeurs sur serpentine s'approchent ainsi plutôt des valeurs de pays nordiques, tels Grande-Bretagne et Scandinavie. Peu de ptéridophytes à Davos, seulement 2-3 % des espèces, contre 8 % sur les serpentines nordiques.

	toutes les espèces			ptéridophytes							ptéridophytes						
	absolu	%	coef.	pourcents							coefficients						
				esp	3	24	0	13	51	e/et	3	24	0	13	51		
				gen	3	11	0	10	51	g/gt	4	16	0	14	74		
				fam	3	3	0	1	27	e/g	1.0	2.2	-	1.3	1.0		
DAVOS alp. seult esp. fréquentes serpentine	esp 100 gen 69 fam 31	31 48 63	e/f 3.2 g/f 2.2 e/g 1.4	esp gen fam	3 3 3	24 11 3	0 0 0	13 10 1	51 51 27	e/et g/gt e/g	3 4 1.0	24 16 2.2	0 0 -1.3	13 14 1.0	51 74 1.0		
alpin >2200 m serpentine	esp 128 gen 76 fam 34	39 53 69	e/f 3.8 g/f 2.2 e/g 1.7	esp gen fam	3 3 3	35 13 3	0 0 0	16 12 1	53 53 28	e/et g/gt e/g	2 4 1.0	27 17 2.7	0 0 -1.3	13 16 1.0	41 70 1.0		
alpin >2200 m silicates	esp 225 gen 116 fam 46	69 81 94	e/f 4.9 g/f 2.5 e/g 1.9	esp gen fam	6 5 4	43 15 3	7 7 3	26 20 1	72 72 39	e/et g/gt e/g	3 4 1.2	19 13 2.9	3 6 1.0	12 17 1.3	32 62 1.0		
alpin >2200 m carbonates	esp 187 gen 106 fam 42	57 74 86	e/f 4.5 g/f 2.5 e/g 1.8	esp gen fam	4 4 3	27 11 3	8 8 3	32 19 1	74 74 37	e/et g/gt e/g	2 4 1.0	14 10 2.5	4 8 1.0	17 18 1.7	40 70 1.0		
alpin >2200 m tous les substrats	esp 327 gen 143 fam 49	100 100 100	e/f 6.7 g/f 2.9 e/g 2.3	esp gen fam	7 6 4	61 18 3	10 10 3	54 24 1	78 78 39	e/et g/gt e/g	2 4 1.2	19 13 3.4	3 7 1.0	17 17 2.3	24 55 1.0		
vallée SCHIBLER 1935 -1936	esp 1347 gen 439 fam 86		e/f 16. g/f 5.1 e/g 3.1	esp gen fam	46 13 5	182 51 3	64 35 3	211 50 1	211 211 1	e/et g/gt e/g	3 3 3.5	14 12 3.6	5 8 1.8	16 48 4.2	16 48 1.0		
nival >2600 m SCHIBLER 1898: 288	esp 209 gen 98 fam 35		e/f 6.0 g/f 2.8 e/g 2.1	esp gen fam	4 4 3	35 14 3	1 1 1	36 20 1	54 54 1	e/et g/gt e/g	2 4 1.0	17 14 2.5	1 1 1.0	17 55 1.8	26 55 1.0		
SUISSE nival >2600 m HEER 1883:191	esp 370 gen 139 fam 46		e/f 8.0 g/f 3.0 e/g 2.7	esp gen fam	0 0 0	54 16 3	6 5 1	59 23 1	75 75 1	e/et g/gt e/g	0 0 -3.4	15 12 1.2	2 4 2.6	16 17 1.0	20 54 1.0		
SERPENTINES Suède du N RUNE 1953:51sq	esp 142 gen 84 fam 30		e/f 4.9 g/f 2.8 e/g 1.7	esp gen fam	11 9 3	41 17 3	2 2 2	7 6 1	52 52 25	e/et g/gt e/g	8 11 1.2	29 20 2.4	1 2 1.0	5 7 1.2	37 63 1.0		
Mohelno, Moravie CS SUZA 1928	esp 505 gen 266 fam 61		e/f 8.3 g/f 4.4 e/g 1.9	esp gen fam	13 8 2	68 28 3	10 6 1	67 29 1	163 163 1	e/et g/gt e/g	3 3 1.6	13 11 2.4	2 2 1.7	13 11 1.7	32 61 1.0		
Gurhof, Basse-A KRETSCHMER 1930	esp 424 gen 253 fam 67		e/f 6.3 g/f 3.8 e/g 1.7	esp gen fam	13 8 3	62 29 3	15 14 2	60 33 1	175 175 1	e/et g/gt e/g	3 3 1.6	15 11 2.1	4 6 1.1	14 13 1.8	41 69 1.0		
Tibre sup. Toscane PICHI 1948	esp 405 gen 252 fam 64		e/f 6.3 g/f 3.9 e/g 1.6	esp gen fam	23 9 2	86 36 3	22 16 2	62 34 1	142 142 1	e/et g/gt e/g	6 4 2.6	21 14 2.4	5 6 1.4	15 13 1.8	35 56 1.0		

Fig. 89

Répartition des grands groupes taxonomiques à l'étage alpin de Davos et comparaisons avec d'autres flores.

e esp espèces (species)
g gen genres (genera)
f fam familles (families)
t total (total)
e/g espèces/genre
e/f espèces/famille
e/et espèces/total espèces
g/gt genres/total genres

Repartition of the great taxonomic groups of the alpine zone of Davos and comparison with other floras.

			graminées	cypéracées	joncées	caryophyllacées	renonculacées	crucifères	saxifragacées	rosacées	légumineuses	éricacées	primulacées	gentianacées	scrophulariacées	composées	total
DAVOS alpin 2200 m serpentine seulement espèces fréquentes	e	10	10	4		10	3	4	2	3	2	5	3	3	4	13	100
	g	7	2	2		6	2	4	1	3	2	4	2	1	4	10	69
	e/et	10.	10.	4.		10.	3.	4.	2.	3.	2.	5.	3.	3.	4.	13.	-
	e/g	1.4	5.0	2.0		1.7	1.5	1.0	2.0	1.0	1.0	1.3	1.5	3.0	1.0	1.3	1.5
alpin >2200 m serpentine	e	19	10	6		11	3	5	5	3	2	5	4	4	5	16	128
	g	9	2	2		6	2	5	1	3	2	4	2	1	4	12	76
	e/et	15.	8.	5.		9.	2.	4.	4.	2.	2.	4.	3.	3.	4.	13.	-
	e/g	2.1	5.0	3.0		1.8	1.5	1.0	5.0	1.0	1.0	1.3	2.0	4.0	1.3	1.3	1.7
alpin >2200 m silicates	e	19	15	9		16	9	6	10	11	4	9	7	4	10	26	225
	g	9	4	2		5	4	4	1	5	2	6	3	1	6	20	116
	e/et	8.	7.	4.		7.	4.	3.	4.	5.	2.	4.	3.	2.	4.	12.	-
	e/g	2.1	3.8	4.5		3.2	2.3	1.5	10.	2.2	2.0	1.5	2.3	4.0	1.7	1.3	1.9
alpin >2200 m carbonates	e	15	11	1		11	5	14	9	9	8	4	6	7	8	32	187
	g	8	2	1		6	4	5	2	4	5	4	3	1	5	19	106
	e/et	8.	6.	1.		6.	3.	8.	5.	5.	4.	2.	3.	4.	4.	17.	-
	e/g	1.9	5.5	1.0		1.8	1.3	2.8	4.5	2.3	1.6	1.0	2.0	7.0	1.6	1.7	1.8
alpin >2200 m toutes les espèces	e	31	21	9		23	10	16	13	18	13	10	11	10	12	54	327
	g	12	4	2		8	4	6	2	5	7	6	3	1	6	24	143
	e/et	9.	6.	3.		7.	3.	5.	4.	6.	4.	3.	3.	3.	4.	16.	-
	e/g	2.6	5.3	4.5		2.9	2.5	2.7	6.5	3.6	1.9	1.7	3.7	10.	2.0	2.3	2.3
vallée SCHIBLER 1935 -1936	e	103	59	20		56	34	114	28	73	71	13	23	24	57	211	1347
	g	39	10	2		19	10	34	4	20	20	8	5	4	11	50	439
	e/et	8.	4.	2.		4.	3.	9.	2.	5.	5.	1.	2.	2.	4.	16.	-
	e/g	2.6	5.9	10.		3.0	3.4	3.4	7.0	3.7	3.6	1.6	4.6	5.0	5.2	4.2	3.1
nival >2600 m SCHIBLER 1898: 288	e	17	13	5		19	5	14	13	11	5	5	10	10	10	36	209
	g	9	3	2		7	3	5	1	5	4	3	3	1	5	20	98
	e/et	8.	6.	2.		9.	2.	7.	6.	5.	2.	2.	5.	5.	5.	17	-
	e/g	1.9	4.3	2.5		2.7	1.7	2.8	13.	2.2	1.3	1.7	3.3	10.	2.0	1.8	2.1
SUISSE nival >2600 m HEER 1883:191	e	27	19	8		33	13	26	22	17	21	6	19	14	16	59	370
	g	10	4	2		13	3	11	1	6	8	4	4	2	5	23	139
	e/et	7.	5.	2.		9.	4.	7.	6.	5.	6.	2.	5.	4.	4.	16.	-
	e/g	2.7	4.8	4.0		2.5	4.3	2.4	22.	2.8	2.6	1.5	4.8	7.0	3.2	2.1	2.7
SERPENTINES Suède du N RUNE 1953:51sq	e	26	10	5		18	3	3	9	5	0	13	2	2	4	7	142
	g	12	3	2		8	2	2	2	3	0	10	2	2	3	6	84
	e/et	2.	7.	4.		13.	2.	2.	6.	4.	0.	9.	1.	1.	3.	5.	-
	e/g	2.2	3.3	2.5		2.3	1.5	1.5	4.5	1.7	-	1.3	1.0	1.0	1.3	1.2	1.7
Mohelno Moravie CS SUZA 1928	e	52	14	2		23	16	19	2	3	26		8	1	23	67	505
	g	24	2	2		16	11	14	2	13	14		6	1	8	29	266
	e/et	11.	3.	1.		5.	3.	4.	1.	7.	5.		2.	1.	5.	13.	-
	e/g	2.2	7.0	1.0		1.4	1.5	1.4	1.0	2.5	1.9		1.3	1.0	2.9	2.3	1.9
Gurhof Basse Autriche KRETSCHMER 1930	e	38	7	7		14	13	9		22	29	2	6	2	12	60	424
	g	25	2	2		9	7	8		10	13	2	5	2	7	33	253
	e/et	9.	2.	2.		3.	3.	2.		5.	7.	1.	1.	1.	3.	14.	-
	e/g	1.5	3.5	3.5		1.6	1.9	1.1		2.2	2.2	1.0	1.2	1.0	1.7	1.8.	1.7

Fig. 90

Répartition des familles les mieux représentées à Davos (soit par plus de 4 % des espèces sur un des substrats au moins) et comparaison avec d'autres flores.

Repartition of the best represented families in Davos (i.e. by more than 4 % of the species on at least one of the substrates) and comparison with other floras.

Quant aux genres monospécifiques, avec une proportion vers les 2/5 des espèces et plus de 2/3 des genres, la serpentine ressemble aux carbonates et révèle un taux supérieur à celui sur silicates, qui abrite aussi plus d'espèces. En effet, toujours selon JACCARD 1928:192, la proportion en genres monospécifiques diminue avec la richesse de la flore, avec la latitude ou avec l'étendue considérée. Leur prédominance est typique dans les îles et dans les zones supérieures de la flore alpine.

Représentation des diverses familles, fig. 90.

La famille des composées est généralement la mieux représentée avec 1/6 des espèces, sauf sur les serpentines de Davos et du Nord, où les graminées tendent à contrebalancer les composées : rappelons à cet égard les avantages physiologiques des graminées suggérés p. 190 et l'absence des grandes composées citée p. 207. Suivent les caryophyllacées, et pas seulement sur serpentine. Elles ont une part d'autant plus importante en altitude et vers le Nord. Sur calcaire ce sont les crucifères qui prennent leur rang. Comparé aux substrats voisins les rosacées et les légumineuses n'apprécient guère la serpentine de Davos. Ajoutons que cette serpentine abrite à une espèce près toutes les éricacées de la région.

En résumé les espèces de graminées, caryophyllacées et éricacées sont nombreuses sur la serpentine de Davos comme ce qu'il est dit de la plupart des affleurements de cette roche dans l'hémisphère nord, tout en précisant que ces familles sont à peine moins bien représentées sur les autres substrats et en outre que les composées ne sont pas moins nombreuses, bien qu'il n'en soit guère fait mention en rapport avec la serpentine, sans doute parce que les premières contribuent quantitativement à former la végétation et à en façonner la physionomie.

Les valeurs inférieures des espèces/genres sur serpentine, comparées à celles des flores des substrats adjacents à aires bien supérieures - et il est difficile de juger jusqu'à quel degré par le simple fait des lois de distribution - rapprochent la flore de la serpentine des flores d'altitude ou de latitude

esp	gen	e/g	pays	source	esp	gen	e/g	pays	source
9500	1220	7.8	Europe	b	370	139	2.7	Suisse	2600 m
5050	917	5.5	Italie	b	327	143	2.3	Davos	2200 m
4354	884	4.9	France	d	298	120	2.5	Rhétie	2000 m
2637	695	3.8	Suisse	e	276	180	1.5	se Gorro, Apenn.parm.	h
2584	724	3.6	Allemagne non alp.	b	225	116	1.9	si Davos	2200 m
1850	592	3.1	Valais 420 m	b	209	98	2.1	Davos	2600 m
1685	580	2.9	Jura	b	193	103	1.9	Alpes Graies	c
1572	546	2.9	Scandinavie	b	187	106	1.8	ca Davos	2200 m
1347	439	3.1	Vallée de Davos	j	184	103	1.8	sh Davos	2200 m
1296	491	2.6	Angleterre	b	128	76	1.7	se Davos	2200 m
650	217	3.0	Valais 1900 m	b	125	62	2.0	Suisse	3000 m
505	266	1.9	se Mohelno Cs	m	116	54	2.1	Spitzberg	b
433	175	2.5	Islande	b	100	69	1.5	se Davos esp. fréqu.	n
424	253	1.7	se Basse-Autriche	f	87	63	1.4	se Unst, Shetland	l
405	252	1.6	se Toscane	g	79	57	1.4	si Unst, Shetland	l

a	HEER 1883	g	PICHI 1948:40sq	m	SUZA 1928
b	JACCARD 1902:87, 96, 107	h	RAFFI e.a. 1980:53	n	données annexe 7
c	JACCARD 1928:191	i	SCHIBLER 1898:288sq	se	serpentine
d	JACCARD 1929:63sq	j	SCHIBLER 1935/36	si	silicates
e	JACCARD 1940:119	k	SCHROETER 1908:612	ca	carbonates
f	KRETSCHMER 1930	l	SPENCE 1958:167-169	sh	calcschistes

Fig. 91

Relations entre nombre d'espèces et nombre de genres de diverses flores européennes : situation de quelques serpentines (légende fig. 89).

Relations between species number and genera numbers of different european floras : situation of some serpentines (legend fig. 89).

supérieures, et plus spécialement surtout des flores insulaires ou à conditions de station unilatérales, ce qui est décidément le cas. Cette comparaison de la serpentinite avec une île vaut sans doute encore à d'autres points de vue. Intéressante est la place intermédiaire entre serpentinite et silicates prise par les carbonates à Davos (cf p. 19). Les implications générécologiques de tels faits sont difficiles à évaluer. On peut s'attendre à ce que cela corresponde à une situation où l'évolution de races mieux adaptées est favorisée. (Cf conclusions p. 222).

7.3.4 Spectres des aires géographiques des espèces

Les aires de distribution géographique des espèces alpines de Davos fig. 92 ont été compilées d'après HESS e.a. 1976sq. On a résumé les 34 aires représentées en 13 groupes, sans perdre d'information importante.

A Davos les variations entre substrats sont modestes et la serpentinite prend une place intermédiaire entre silicates et carbonates. Le choix des espèces venant sur serpentinite parmi les espèces des silicates et carbonates de la région (cf p. 19 et 207sq) ne s'avère donc pas orienté chorologiquement dans une direction particulière. Tout au plus peut-on relever le taux maximal d'espèces orophiles de l'Europe centrale et méridionale sur serpentinite, espèces formant par ailleurs le stock principal de la flore alpine de Davos (et largement aussi des Alpes) et sensiblement mieux représentées chez les espèces fréquentes. Il se peut que cela traduise d'une manière ou l'autre une meilleure préadaptation ou stabilité de ces espèces par rapport aux conditions globales de Davos. On peut à peine distinguer une tendance sur serpentinite, proportionnellement, à plus d'espèces à grande aire et à moins de spécialités phytogéographiques. Les différences les plus grandes entre espèces fréquentes et toutes, sur un même substrat, se retrouvent sur silicates, rappelant l'observation que les espèces des carbonates supportent mieux les silicates que l'inverse et que bien des accidentelles sur silicates sont des espèces essentiellement des carbonates (cf p. 208). Notons encore que les quelques 420 espèces alpines de Suisse comprennent plus de 15 % d'espèces restreintes aux seules Alpes, soit une proportion plus élevée qu'à Davos (Marie BROCKMANN-JEROSCH in SCHROETER 1908:773=1926:1136sq).

% d'espèces de ce substrat	espèces fréquentes				toutes les espèces			
	se	si	sh	ca	se	si	sh	ca
Mondiale	1	1 %	2	1	1	1	2	2
Holarctique	2	9 23	11 26	4 23	4 20	10 26	11 29	7 25
Arctique-alpine	3	14	15	19	16	16	18	18 22
Eurasie	4	4	5	3	2	5	8	7 2
Europe	5	7	9	5	10	5	8	9
Montagnes d'Eu. centr.+mérid.	6	46	36	42	42	44	28	35 38
Montagnes d'Eu. centr.+occid.	7	1	6	5	2	2	4	3 2
Montagnes d'Eu. centr.+orient.	8	6 58	5 54	6 58	9 54	5 56	8 46	5 48 9 53
Alpes et Pyrénées	9	3	4	4	0	3	3	3 2
Alpes+Apennins ou+Carpates	10	2	3	1	1	2	3	2 2
Alpes (et Jura)	11	4	4	6	6	4	7	7 6
Alpes occidentales	12	2 7	1 5	3 10	3 14	2 8	1 9	2 10 2 12
Alpes orientales	13	1	0	1	5	2	1	1 4 %
Total espèces (Davos alp. 327)	100	127	78	143	128	225	184	187

Fig. 92

Spectre des aires de distribution géographique des flores alpines de Davos (par étendue décroissante de l'aire).

se = serpentinite si = silicates sh = calcschistes ca = carbonates

Phytogeographic spectra of the alpine floras of Davos.

Contrairement à Davos, la plupart des autres serpentines européennes, d'autant plus que leur colonisation est ancienne, révèlent pour les espèces de leurs flores des aires de distribution géographique pouvant différer substantiellement de celles des substrats voisins. Pour ne nommer qu'un exemple : la végétation de la Haute Vallée du Tibre, vers 600 m, est du type subméditerranéen sur serpentine, refuge pour des espèces xérophiles méditerranéennes et euro-centrasiatiques, alors que les végétations voisines sont du type submontane (PICHI 1948:363sq et p. 222). (Voir aussi exemples p. 214sq, 230 et conclusions p. 222).

7.3.5 Spectres des formes de vie

La plupart des serpentines mondiales sont dominées par une ou plusieurs des formes de vie suivantes : graminoides; buissons sclérophylleux; arbres à aiguilles ou écailles; (fougères); (cf p. 12; PROCTOR e.a. 1975:269; KRAUSE 1958:773); en vif contraste avec les végétations adjacentes, et s'accompagnant donc de changements plus ou moins marqués dans le spectre des formes de vie, (ce dernier s'avérant toujours assez étroitement lié aux caractéristiques phytogéographiques de la flore concernée).

Les formes biologiques selon RAUNKIAER pour les espèces de Davos, fig. 93, ont été compilées d'après LANDOLT 1977, ses 10 catégories résumées ici en 5 (cf annexe 1).

Le spectre biologique de la flore sur serpentine de Davos est très semblable à celui sur silicates et carbonates (d'autant plus si l'on juge des variations possibles telles celles qui affectent les calcschistes) et même les différences entre espèces fréquentes/toutes sont minimes. On enregistre à peine un peu plus de chamaephytes et moins de géophytes sur serpentine au niveau de la flore, mais

		nb tot esp	PH ligneux arborescents phanéro.	CH bourgeons au-dessus du sol chamaeph.	HE bourgeons à même le sol hémicryp.	GE bourgeons souterrains géophytes	TE annuelles théroph.	
Davos	se	100	4 %	26	64	3	3	annexe 7
espèces	si	127	1	21	69	7	2	
fréquentes	ca	143	1	21	68	8	2	
	sh	78	0	7	83	4	6	
Davos	se	128	4	26	65	2	3	annexe 7
toutes les	si	225	4	22	65	7	2	
espèces	ca	187	2	22	64	9	3	
	sh	184	1	15	75	6	3	
	tot	327	4	20	67	7	2	
Alpes suisses	(400)		0	25	68	4	3	KRUCK64:5
Siskiyou Mountains, Oregon, forêt mixte sempervirente, 610-915 m								
serpentine		116	20	19	44	15	3	WHITTAKER
olivine-gabbro		101	32	14	32	19	2	1960:317
quartz-diorite		84	32	12	30	24	2 %	

Fig. 93

Spectre des formes biologiques des flores alpines de Davos (voir aussi ceux selon les unités de végétation p. 138-139) et termes de comparaison (voir légende annexe 1).

Life form spectra of the floras of Davos (see also those of the vegetation units p. 138-139) and terms of comparison (see legend annex 1).

nettement plus de chamaephytes principalement herbacées au niveau des unités de végétation, surtout des stations à colonisation clairsemée (cf p. 138).

Les hémicryptophytes sont traditionnellement les plus nombreuses dans nos montagnes et dans le Nord, et forment les 2/3 de la flore alpine : ces graminoides (cf p. 216sq) et plantes à rosettes correspondent manifestement à une forme bien adaptée aux climats à neige, s'épargnant de devoir reconstruire un appareil photosynthétique neuf chaque année. Quant aux chamaephytes, qu'on peut considérer comme la forme de vie arctique par excellence (SPENCE 1957:932), ce sont des plantes créant des coussinets, ici souvent à feuilles petites, minces ou coriacées, un trait qu'on relève souvent sur serpentine (cf p. 229). Les thérophytes ou annuelles sont de toute façon rares dans les Alpes, cette forme de vie exigeant la construction annuelle d'un nouvel appareil photosynthétique y étant énergétiquement défavorable. Les géophytes sont principalement des plantes à bulbe, à tendance de toute façon subalpine et rares sur serpentine (cf. p. 207). Alors que les phanérophytes, plantes ligneuses arborescentes, ne grimpent qu'exceptionnellement jusqu'à l'étage alpin (cf p. 215).

Pour se faire une idée des déviations du spectre biologique sur serpentine par rapport aux substrats voisins, citons p.ex. les Siskiyou Mountains, fig. 93. Dans cette région, en principe, plus un environnement devient extrême, que ce soit pour des raisons édaphiques, d'altitude, de topographie ou de sécheresse, plus la proportion en phanérophytes et géophytes décroît et plus celle en thérophytes s'accroît; la serpentine pour sa part y accroît sa proportion en chamaephytes et hémicryptophytes (WHITTAKER 1960:317).

Autre exemple, la serpentine de la Haute Vallée du Tibre, vers 600 m, abrite plus de chamaephytes que la zone adjacente (submontane) déjà au niveau de la flore et encore plus au niveau du recouvrement végétal, correspondant au caractère aussi phytogéographiquement plus continental (euro-centrasiatique) de la flore serpentinicole; et abrite plus de thérophytes que la zone adjacente, correspondant au caractère plus subméditerranéen de la flore serpentinicole (PICHI 1948:78sq et p. 221) .

Cette accentuation des chamaephytes, buissons plus ou moins nains et coussinets, s'avère un trait assez constant des serpentines, au moins du nord de l'hémisphère Nord, et rappelle la dominance mondiale entre autres des buissons sclérophylleux citée en début de chapitre.

En conclusion, par son spectre biologique, et comme nous l'avons vu par ses spectres taxonomiques et phytogéographiques et dans une moindre mesure édaphique, la serpentine alpine de Davos diffère minimement des substrats voisins si on la compare à d'autres serpentines mondiales : la colonisation relativement récente de cette région alpine ainsi que les pressions abiotiques prépondérantes sous ce climat (et devenant convergeantes, cf alpinomorphisme p. 234sq) y placent la serpentine largement à la même enseigne que ses voisins. Sa flore se compose d'un choix restreint et d'une combinaison originale d'espèces des silicates et carbonates avoisinants, sans espèce à elle. A ces égards la serpentine alpine de Davos constitue clairement un des pôles extrêmes des caractéristiques de la végétation sur ce substrat.

7.4 Serpentines les plus proches de Davos

En Suisse, Davos présente les étendues les plus importantes en serpentine de composition extrême et à influence minime ou nulle de la part des roches voisines (cf fig. p. 25). La surface la plus proche d'extension supérieure est le Val Malenco à quelques 60 km au sud de Davos, dans les Alpes méridionales, encore peu étudié.

Principalement grâce aux possibilités de survie pendant les glaciations, les Alpes bénéficient d'une flore relativement riche par rapport aux régions plus basses de la Suisse. Les Alpes ont beaucoup d'espèces orophiles en commun avec les formations montagneuses d'Europe centrale et bien quelques unes avec les régions arctiques (cf p. 18sq et 215). Ainsi les serpentines des Alpes et du nord

de l'Europe partagent plusieurs espèces en commun. La fréquence des aires de distribution séparées entre ouest et est des Alpes fait néanmoins ressortir une importante césure entre ces deux ailes, liée aux centres de recolonisation aux confins ouest et est de la chaîne alpine (HESS e.a. 1967, I:39). Cela se reflète dans le choix des espèces colonisant les serpentines de ces deux ailes.

7.4.1 Davos subalpin

A l'étage subalpin (1550-2200 m) de Davos sur serpentine CAFLISCH (1974:37sq,47, 92, tab.2 et 1976) reconnaît 5 formations documentées en 15 relevés :

- éboulis instables, subalpin supérieur (correspondant à l'unité IV du tableau de la végétation alpine p. 129);
- gazons enrochés, subalpin supérieur, (correspondant à l'unité VI b p. 129);
- bosquets de pins à *Pinus montana prostrata*, riches en buissons nains et lichens terrestres;
- forêts de pins, subalpin inférieur, à *Pinus montana arborea*, à sous-bois de buissons nains, mousses et lichens;
- forêts mixtes de *Pinus montana arborea*, *Picea excelsa*, *Larix decidua*, sur la colline de l'éboulement de la Totalp dite Dälenwald (cf carte p. 28).

Parallèlement à l'alpine, la végétation subalpine sur serpentine, avec ses quelques 106 espèces vasculaires dont une vingtaine peu fréquente, est caractérisée tant dans les gazons que dans les forêts par 1/4 de basiphiles peu extrêmes, souvent pionnières sur éboulis, et 1/4 d'acidophiles. Beaucoup d'espèces du sous-bois sont communes avec l'étage alpin. Ainsi la forêt à peuplement clairsemé abrite plus d'espèces que celles plus fermées sur les silicates et moins que celles plus aérées sur carbonates. Les végétations essentielles sur stations comparables sont sur silicates le Larici-Piceetum, sur dolomite l'Erico-Pinetum montanae Ellenberg et Klötzli 72. L'étage subalpin abrite le seul serpentino-phyte exclusif de la région, l'*Asplenium serpentini* (cf p. 164 et 207).

Pinus montana marque de son sceau cet étage sur serpentine. La forme rampante *prostrata* grimpe jusqu'à 2000-2200 m où elle forme la limite supérieure naturelle de la forêt, la sapinière *arborea* colonise les zones inférieures, seulement sur les lieux les plus stables, croupes ou pentes. Là où les deux se côtoient, le pin rampant est relégué aux lieux les plus défavorables comme les couloirs d'avalanche qu'il envahit de fourrés denses, alors que plus haut, où il est seul, il occupe les stations correspondantes de la sapinière dressée, couvre les moindres crêtes stables de calottes compactes jusqu'à s'éparpiller dans les rares niches protégées. Au-dessus du Dälenwald il forme une série de guirlandes horizontales s'étirant jusqu'à 150 m de long, particulièrement frappantes vues depuis le col de Wolfgang.

Les sols subalpins sur serpentine, en continuation des alpins, se développent en direction des sols bruns (acides) (cf p. 94). Ils ont été étudiés en détails quant à leurs métaux lourds par STICHER 1975-1986 et ses collaborateurs (cf JUCHLER 1988; HAAB 1988; p. 115sq).

7.4.2 Arosa

Continuation tectonique de l'affleurement de Totalp jusqu'à une quinzaine de km à l'ouest de Davos (cf carte p. 25), ces ophiolites, surtout à diabases et mafites volcaniques, sont passablement influencées par les substrats voisins, vu la position de leurs affleurements. Elle ne présentent ainsi guère d'étendue à végétation aussi typique qu'à Davos. En plus des espèces communes à la Totalp, BEGER 1921:5,6 cite pour les éboulis sur serpentine *Potentilla "grandifolia"* (aussi mentionnée par BRAUN-BLANQUET e.a. 1932-1935:746 : vraisemblablement *P. grandiflora*) et *Galium pumilum* (à l'époque non distinguée de *G. anisophyllum*).

Cette dernière, si elle accompagne les forêts de pins dressés à l'étage subalpin (CAFLISCH 1974:tab.2), indique à l'étage alpin de la Totalp des influences de calcaire ou d'éléments nutritifs (p. 132) et manque dans les éboulis. En outre BEGER lui aussi relève la fréquence de la forme jaune de *Viola calcarata* (cf p. 167). Tout comme à Davos, *Pinus montana* marque la zone subalpine; JAAG 1945:329 signale un reboisement de cette essence au-dessus de l'Alpe Maran. Cet auteur (1945:334) relève la présence simultanée de formes acidophiles et basiphiles chez les algues sur roches nues des ophiolites du Hörnli (2500 m). Notons que les expériences lysimétriques de GEERING 1943 discutées p. 116 et 118 ont été effectuées à Maran, à 2 km au nord-est d'Arosa.

7.4.3 Oberhalbstein

Située à quelques 35 km au SSW de Davos, à climat à peine plus continental, cette région géologiquement très colorée (cf carte de DIETRICH 1972) n'est guère étudiée botaniquement. Elle chevauche les limites d'extension de quelques aires d'espèces alpines occidentales et orientales.

La végétation alpine et des éboulis sur serpentine ne se distingue guère de celle de Davos que par la présence de la belle *Armeria alpina*, la relative fréquence de *Juniperus nana* et l'absence de *Cerastium latifolium* si abondant à Davos, comme j'ai pu le constater lors d'un passage à Muttans, à l'ouest du lac artificiel de Marmorera, d'ailleurs entièrement sur serpentine. L'aire d'*Armeria alpina* n'arrive pas jusqu'à Davos et *Juniperus nana* n'y occupe guère les éboulis ni les lieux ouverts. Quant à *Cerastium latifolium*, bien que son centre de distribution semble plutôt oriental (HESS e.a. 1967,1:814), il atteint le nord de la région (MERXMÜLLER 1950:13 et WELTEN e.a. 1982:271; et vient p.ex. sur les serpentines d'Aoste).

HEITZ 1975:16,17 relève quelques trouvailles à faire dans la zone alpine de cette région : entre autres *Viscaria alpina* (L.)G.Don (= *Silene liponeura* Neumayr), sans préciser le substrat (elle est abondante sur serpentine en Scandinavie, cf RUNE 1953:56), ainsi qu'*Asplenium adulterinum* sur serpentine, non encore mentionnée pour cette région (cf aussi WELTEN e.a. 1982:41).

La forêt, tout comme à Davos, est dominée sur serpentine par le pin de montagne, quasi restreint à cette roche dans la région, sur les autres substrats par l'épicéa et le mélèze avec quelques rares arolles. La limite de la forêt, vers 2000 m sur substrats communs, grimpe avec *Pinus montana prostrata* jusqu'à 2200 m sur le flanc d'éboulis de la région de Tivas entre Marmorera et Alp Flix.

7.4.4 Aoste

Passablement éloignées de Davos (190 km au SWW), les serpentines alpines au sud du Cervin et du Mont Rose, quoiqu'à climat comparable à celui de Davos, comptent un assez grand nombre d'espèces dont l'aire n'atteint pas Davos, ou alors dont le comportement édaphique y diffère. VERGER 1979:135 décrit deux groupements :

- Pierriers grossiers, sur lithosols de pente, qu'il rattache au *Thlaspeetum rotundifolii* (4 relevés vers 2700 m, à recouvrement de 5-10 %, 5-7 espèces), avec *Thlaspi rotundifolium* et *Saxifraga oppositifolia* : la première absente de la flore de Davos, la seconde strictement absente de la serpentine, mais fréquente sur les carbonates adjacentes de la Weissfluh. Quoiqu'accompagné de *Festuca violacea*, ce groupement a des analogies avec le I (Ic) de Davos p. 128; la moitié des espèces de ce *Thlaspeion* vient également sur la serpentine alpine à Davos.

- Pelouses graveleuses à *Festuca pumila*, sur lithosols de crête, qu'il considère transitoires entre le *Thlaspeetum rotundifolii* et l'échelon terminal du *Seslerietum coeruleae* (5 relevés vers 2500 m, à recouvrement de 5-10 %, 9 à 12 espèces). En gros ce groupement comporte quelques espèces qui à Davos indiquent nettement des influences de carbonates, telles *Helianthemum alpestre*, *Draba*

aizoides, *Saxifraga aizoon*, etc. Il a des analogies avec le IV de Davos p. 129.

Plus tard VERGER 1983 décrit le *Caricetum fimbriatae* comme la pelouse caractéristique, à l'étage alpin, des grands affleurements des Alpes Pennines, chaîne alpine interne. Homologue sur serpentine du *Curvuletum elynetosum*, cette association colonise les endroits rocailleux et éboulis fixés jusqu'aux pentes et replats, en gazons presque fermés, sur sol brun jeune et humifère. RICHARD 1985 en présente une vingtaine de relevés des Alpes Occidentales. Cette endémique des Alpes centrales médianes est absente de Davos, mais présente dans le sud des Grisons. Les deux tiers des espèces des 10 relevés de VERGER 1983:776 viennent également sur la serpentine alpine à Davos.

KAPLAN 1983:110 présente 2 relevés de gazon à *Festuca (varia) scabriculmis* à 2040 et 2430 m.

Pour l'étage montagnard VERGER 1982 décrit des groupements proches de la sous-série *Deschampsio-Pinetum sylvestris*, le pin sylvestre étant également l'essence forestière principale dans la Vallée d'Aoste. (Notons qu'à Davos on a renoncé à la dénomination d'associations phytosociologiques, p. 127).

VERGNANO e.a. 1979sq (résumé chez BROOKS 1987:233) ont effectué des analyses phytochimiques et trouvé des quantités surprenantes de Ni dans plusieurs plantes alpines de ces sites, bien supérieures à celles de Davos (cf p. 117 et 207).

7.5 Situation de la végétation de la serpentine alpine de Davos.

7.5.1 Situation de la végétation par rapport aux silicates et carbonates

Physionomiquement, le premier contraste de la serpentine de Davos avec les montagnes d'alentour est son recouvrement végétal fragmenté, clairsemé, si ce n'est pas absent, face au manteau quasi continu de gazons et prairies tout au tour. Le second contraste est sa limite de forêt décalée : sur serpentine les dernières guirlandes de pin rampant grimpent jusque vers 2200 m, alors que de nos jours sur silicates et carbonates la forêt cesse en dessous de 2000 m, refoulée jusqu'à plus de 200 m en dessous de la limite naturelle par les activités humaines qui ont évité la serpentine (p. 15 et 126).

La végétation alpine sur serpentine recouvre les formations des buissons nains, prairies, gazons pionniers, plantes à coussinets ou isolées, située entre les formations subalpines à pins, et celles nivales à cryptogames et thallophytes. En cela elle ne diffère pas de la séquence des formations sur les substrats voisins, à ceci près que les limites des étages y sont rabaissées et rapprochées. Physionomiquement on peut dire que la végétation alpine sur carbonates constitue une sorte d'intermédiaire entre celle sur serpentine et celle sur silicates : déjà moins dense, plus inhomogène, plus riche en sous-arbrisseaux que sur silicates à végétation dense et principalement herbacée. Dans les lieux ouverts sur serpentine les individus âgés sont fréquents et la propagation végétative importante (p. 126).

*

Sociologiquement, les unités de végétation décrites pour la serpentine alpine de Davos (p. 128), à caractère avant tout local, ne peuvent être attribuées à aucune association phytosociologique existante, car les espèces singulières dont elles se composent trouvent leur distribution principale dans des associations stationnellement et sociologiquement très divergentes pour ne pas dire contradictoires (p. 127; principalement dans les *Thlaspietalia* et *Salicetalia*). Pour la serpentine alpine du Val d'Aoste VERGER p.ex. prend un autre parti et décrit soit des associations déjà connues sur autres substrats, soit une neuve (p. 224sq).

7.5.2 Situation de la végétation par rapport aux autres serpentines

Les végétations sur serpentine ressemblant le plus à celle de Davos, fig. 94, sont bien sûr celles des Alpes, puis celles d'Ecosse et de Scandinavie, où l'étage "alpin" peut descendre en dessous de 900 et 700 m. Déjà au niveau floristique tous ces affleurements ont plusieurs espèces principalement arctiques-alpines en commun. Y dominent :

- sur rochers secs : l'"*Asplenion viridis*", avec à l'étage subalpin de Davos l'*Asplenium serpentini* sinon typique des étages et latitudes inférieurs sur les autres serpentines européennes les plus proches;
- sur éboulis ou sols meubles initiaux : des groupements surtout à caryophyllacées, soit l'*Arenarion norvegicae*, soit des groupements à différents *Cerastium*, *Silene*, *Armeria* ou *Thlaspi*;
- sur sols plus ou moins brunifiés et plutôt secs : des formes de landines-landes à éricacées; sur sols plutôt frais : des groupements à différentes fétuques ou laiches;
- à l'étage subalpin sur sols brunifiés plus ou moins acidifiés : des forêts de pins le plus souvent sylvestre (si ce ne sont des landes secondaires). Le pin de montagne, rampant ou dressé, apparaît comme une particularité des serpentines de la zone Davos-Oberhalbstein (Alpes centrales orientales).

KRAUSE e.a. 1963 (résumé chez BROOKS 1987:253) a élaboré une vue d'ensemble des groupements végétaux des principales serpentines d'Europe, classés selon les types de stations. Il en ressort une suite de groupements à formes de vie dominantes tant phisonomiquement qu'écologiquement, le spectre le plus fourni se retrouvant évidemment dans le sud de l'Europe avec son déploiement le plus riche dans la péninsule balcanique et l'Italie.

En résumé on peut relever d'une part qu'il est le plus souvent difficile d'ordonner les relevés effectués sur les serpentines européennes dans des associations décrites pour d'autres sols, malgré les similarités floristiques (qui sont plus grandes en altitude et vers le Nord, ces serpentines n'ayant quasi pas d'espèces propres, c.-à-d. empruntant un choix restreint d'espèces aux substrats communs voisins). D'autre part, les affleurements de serpentine étant épapillés, parfois à des distances importantes, les éléments locaux prévalent, et les groupements y diffèrent ainsi floristiquement substantiellement d'un emplacement à l'autre.

*

Une parenté de la végétation de la serpentine de Davos non moindre qu'avec celle des serpentines du Nord, est celle avec le *Violetea calaminariae* Br-Bl et Tx 1943, regroupant les associations sur sols à métaux lourds de l'Europe à la Sibérie occidentale. BIRSE 1982 rattache d'ailleurs la seule végétation spécifique de la serpentine peu colonisée d'Ecosse au *Violetea calaminariae*. *Violetea* qui devrait en fait s'appeler *Minuartietalia verna*, les écotypes de *Minuartia verna* y correspondant en effet à une espèce caractéristique absolue. On la rencontre même jusque sur la serpentine alpine du Japon (*Minuartietalia verna* japonicae OHBA 1968 ex ERNST 1974b:77sq, 136sq). Les écotypes de *Silene cucubalus* (Willdenowii) sont à peine moins importants et dominent dans les pierriers grossiers aussi bien sur serpentine, carbonates, que sur d'autres substrats riches en métaux lourds (o.c.:125). On peut de même nommer *Poa alpina*, *Hutchinsia alpina*, *Biscutella levigata*, *Lotus corniculatus* et *Galium anisophyllum* que l'on connaît de Davos.

ERNST considère du reste la serpentine comme une sous-unité parmi les groupements des sols à métaux lourds.

	fentes de rochers	pierriers instables	gazons et semi-gazons	landes	lieux humides	forêts de conifères
pays		sols bruts à ranker	ranker à sols brunifiés	s.brunns humiques (acidifiés)	s.brunns humiques à gley	sols bruns humiques
Finlande I	lichens + mousses	Cerastium alpinum + Asplenium viride			Molinia coerulea + Scirpus caespitosum	Pinus sylvestris + Betula verrucosa
Suède II	Asplenion viridis subarcticum	Arenarion norvegicae	Vaccinium myrtillus + Solidago v.	Calluna + Empetrum		(Carex lachenalii etc)
Norvège III	Asplenium viride + adulterinum	Cerastium alpinum + Silene vulgaris				Pinus sylvestris
Ecosse + Shetland IV a	Asplenium viride	Violetea calaminariae avec Armeria maritima Sileno-Armerietum-metallicolae	Cerastium nigrescens + Armeria marit. Lychnis alpina+ Armeria marit.	Vaccinio-Ericetum-cinereae etc		(Pinus sylvestris)
V b	Asplenium viride + adiantum-nigrum	Arenaria norvegica + Cardaminopsis petrea	(Carex flacca + pulicaris + Festuca pâtré)	(Calluna + Erica cinerea pâtré)	(Schoenus nigricans + Molinia coerula pâtré) lea	
Davos alpin VI	(Asplenium viride)	1 Cerastium latifolium + Hutzchinsia alpina + 4 Cerastium latifolium + Leontodon hyoseroides	2 Cerastium latifolium + Moehringia ciliata 3 Festuca pumila + Cerastium latifolium 7 Festuca violacea + Vaccinium myrtillus	5 Festuca pumila + Salix breviserrata 6 Erica carnea + Daphne striata	Trichophorum caespitosum + Carex ferruginea (relevé 100)	
subalpin	(Asplenium serpentini subalpin)					Pinus montana + Erica carnea (subalpin)
Oberhalb-stein VII	Asplenium viride	Armeria alpina + Juniperus nana				Pinus montana (subalpin)
Aoste VIII		Thlaspeetum rotundifolii avec Cerastium latifolium	Festuca pumila + Minuartia verna Caricetum fimbriatae			Pinus sylvestris + Deschampsia flexuosa (montagn.)

I LOUNAMAA e.a. 1978 ex BROOKS 1987:201

II RUNE 1953:45sq

III BJØRLYKKE 1938 ex BROOKS 1987:190

IV BIRSE 1982

V SPENCE 1970

VI tableau de la végétation p. 128

1-7 unités de végétation p. 128

VII p. 224

VIII VERGER 1979:135; 1983:776; p. 224sq (partiellement selon KRAUSE e.a. 1963:tab.9)

Fig. 94

Situation de la végétation sur serpentine de Davos par rapport aux végétations sur serpentine les plus apparentées.

Situation of the serpentine vegetation from Davos among the most related serpentine vegetations.