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: 8: Conclusion: vie spécialisée, vie au ralenti sur serpentine

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: 22.11.2025

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

8 CONCLUSION : VIE SPECIALISEE, VIE AU RALENTI SUR SERPENTINE

En fait la question écologique de base au sujet de la serpentine de Davos, et avec elle de la serpentine des régions non-tropicales, est la suivante : pourquoi la végétation est-elle si clairsemée et rabougrie ? Les effets de la serpentine sur les végétations qui sautent immédiatement aux yeux sont en effet :
- une faible biomasse et une faible productivité, tant au niveau de l'écosystème que des individus
- un caractère "xéromorphique" tant par le choix des espèces et des types prédominants au niveau de l'écosystème, que par la morphologie des individus (serpentinomorphoses).

Ces caractéristiques sont explicitées fig. 1 p. 12. Or il existe d'autres conditions d'environnement qui provoquent des réponses semblables de la part de la végétation, fig. 95, ce sont :
- la sécheresse
- la pauvreté en nutrients du sol
- les métaux lourds dans le sol
- le climat alpin, arctique.

Ce chapitre se propose de discuter la réponse particulière des végétations à ces différents facteurs d'environnement extrêmes, en tentant de mettre en lien les réponses au niveau physiologique avec leurs implications jusqu'au niveau de l'écosystème pris en entier, et d'y confronter la serpentine.

8.1 Biomasse et productivité restreinte sur serpentine

Bien que l'intérêt porté à la serpentine provienne directement, en plus de son originalité floristique, de la maigreur de sa végétation, il n'y a encore guère d'étude quantitative comparée (p.ex. de la biomasse, de la productivité, du taux de photosynthèse, de la teneur et des formes énergétiques, du cycle des nutrients, de la structure des peuplements, de l'âge des individus, etc.) qui tente de cerner plus précisément cette modération dans l'expansion. On se limite le plus souvent à la décrire très anthropocentriquement comme improductive, infertile, stérile, anormale, ne serait-ce que par manque de qualificatifs non dépréciatifs au sujet de la frugalité dans notre langue. Bien sûr, quantifier une biomasse, une productivité, etc., pour comparer des écosystèmes, est une tâche autrement absorbante et délicate que p.ex. décrire une végétation sociologiquement, tâche pour laquelle on dispose de méthodes simples, uniformisées et reconnues, ne dérangeant que minimement l'écosystème. Aussi, avant que d'imaginer pouvoir relier les données quantitatives au niveau de l'écosystème (en tant qu'estimation du coût d'une adaptation à des conditions particulières extrêmes) avec des processus au niveau physiologique, paraît-il sensé d'attendre d'abord plus d'éclaircissements dans ce dernier domaine.

*

Sources fig. 95

SE : serpentinique : BARGONI 1940, 1943; EGGER 1974:37sq, 1980; HART 1977:104, 107, 1980:699; KRAUSE 1958:756; KRUCKEBERG 1954, 1969; MUNTEAN 1976:87, 1977:86; PICHI 1948:293-312; PROCTOR e.a. 1975:346,392; RITTER 1968:443, 1972; SUZA 1928; WHITTAKER 1954b.

OL : oligotrophique : CHAPIN 1980:239-250; GRIME 1979:30-33,48sq; LARCHER 1973: 29,55sq,82.121; SMALL 1973:534sq; STEEMANN 1940:2,14.

XE : xérique : SMALL 1973:534sq.

ML : des métaux lourds : ANTONOVICS e.a. 1971:22,44; ERNST 1974:189,195, 1982: 478,490-495; LOETSCHERT 1969:41,45.

AA : alpin/arctique : BILLINGS 1974:410sq,419,433, BILLINGS e.a. 1977; GRABHERR e.a. 1978:244; LANDOLT 1967:464sq, 1969:27sq; LARCHER 1977c:377; LARSEN 1974:346,348,351.

CONVERGENCES DANS LES REPONSES DE LA VEGETATION A DIVERS STRESS	SE	OL	XE	ML	AA
écologiques					
biomasse réduite	X	X	X	X	X
productivité réduite	X	X	X	X	X
groupements végétaux ouverts	X	x	x	X	X
limite forêt rabaissée	X			-	-
pas de forêt	-	-	-	X	X
cultures déficitaires/absentes	X	x	x	X	X
pérennes fréquentes	X	X	X	X	X
sempervirentes fréquentes	x	x	X	x	x
plantes à rosettes fréquentes	x	x		x	x
annuelles rares	X	X	X	X	X
individus devenant âgés	X	X		X	x
reproduction végétative importante	X			x	X
floraison/reproduction retardée/avancée	x	x			x
production de graines maigre, erratique	x	X	X		X
espèces à feuilles étroites, aiguilles etc.,fréquentes	X	X	X	X	x
espèces mauvaises concurrentes sur autres sols	X			X	
litière maigre et persistante	X	X	X	X	x
morphologiques-anatomiques					
habitus prostré, stature limitée	X	X	X	X	X
feuilles étroites et petites	X	X	X	X	x
habitus touffu, branchu	X	X		X	X
rapport racines/épigée élevé	X	X		X	X
pubescence(glabrescence) marquée	x		X		x
purpurescence / couleurs spéciales	x	X			X
cellules plus petites	X	X	X	X	x
parenchyme palissadique et tissus plus compacts	x	x			
plus de tissus structural, sclérenchymateux	X	X	X		
épiderme cutinisé	x	x	x		x
feuilles plus épaisses	x		X		x
moins de fleurs		x		x	x
physiologiques					
taux de croissance inhérent réduit	X	X	X	X	X
taux de photosynthèse réduit		X	X	X	X
respiration réduite		X	X	x	X
transpiration réduite		X	X		X
efficacité métabolique durable/flexible		X	X		X
taux de chlorophylle/mat.sèche bas	X	X			x
taux d'absorption des minéraux bas		X		X	X
stockage saisonnier des minéraux	X	X			
stockage saisonnier des photosynthates		X			X
racines/feuilles devenant âgées		X			x

SE serpentinique
OL oligotrophique
XE xérique
ML des métaux lourds (heavy metals)
AA alpin/arctique

X fréquemment
x parfois
- non
pas de données

Fig. 95
Convergences dans les réponses de la végétation (phase établie) à divers environnements sévères : stratégies du type tolérance au stress selon GRIME 1979:22,48 (sources cf ci-contre).
Convergences in the response of the vegetation (established phase) to different severe environments : strategies of stress-tolerance type according to GRIME 1979:22,48 (sources see opposite page).

A l'exemple du décalage de certains seuils écologiques marquants, tel p.ex. la limite de la forêt, on peut se faire une idée globale de la restriction de la biomasse sur serpentine par rapport aux substrats voisins, et en même temps, bien que dans une moindre mesure, de la restriction de la productivité de la végétation sur serpentine. A Davos ce décalage comporte quelque 200 m si l'on s'oriente p.ex. à la limite des arbres dressés (cf p. 15, 126), correspondant à un décalage d'1°C sur la moyenne annuelle de la température (cf p. 16), si l'on veut bien considérer cela comme une grossière approximation énergétique. La limite des gazons tendrait même à être encore plus déplacée.
Dans le même ordre d'idée on peut citer certains déplacements extrazonaux (correspondant par ailleurs à la disjonction des espèces, fréquente sur serpentine cf p. 214) : p.ex. la flore typique de toundra située sur serpentine au moins à 10° de latitude plus au sud que la limite la plus méridionale de ce genre de flore, au Mt Albert en Gaspésie, Québec, mentionnée par RUNE 1953:91; ou encore les "debris" ou champs de cailloux de la serpentine des îles Shetland, habitats ouverts sinon typiques d'Islande et des îles Feroe ou des sommets de collines en Ecosse, décrits par SPENCE 1957;1970.

La densité des populations d'arbres sur serpentine atteint la moitié de celle sur diorite voisine, estime WHITTAKER 1954:278 pour une serpentine d'Orégon/Californie; et sur la base du comptage des cernes annuels, le taux de croissance sur serpentine atteint les 2/3 de celui sur diorite; de même la hauteur des peuplements est réduite. A Davos, dans une situation comparable et pour un même diamètre de tronc, les arbres sont nettement moins hauts sur serpentine que sur silice, selon CAFLISCH 1974:50 (sans données quantitatives).

*

Au niveau des individus, non seulement les plantes de la serpentine tendent à révéler un taux de croissance lent inhérent, accompagné d'autres particularités inhérentes; mais la serpentine elle-même induit une croissance lente et certaines autres particularités. Ainsi :

- La plupart des sippes d'origine serpentinique croissent mieux sur serpentine que celles d'origine non serpentinique (p.ex. KRUCKEBERG 1951:411, 1967:136, 140; EGGER 1974:44sq).
- La plupart des sippes d'origine serpentinique croissent mieux sur sol non de serpentine que de serpentine (p.ex. KRUCKEBERG 1951:413; EGGER o.c.; Silene Willdenowii SCHOOP et EGGER 1980:70; ZUUR 1982:103).
- Les individus des sippes d'origine serpentinique sont souvent plus petits, etc. (cf serpentinomorphoses fig. 1 no 3 p. 12) que ceux d'origine non serpentinique. En conditions naturelles à l'étage alpin de Davos par contre, les différences de taille des individus des sippes de serpentine par rapport à celles d'autres substrats ne sont que rarement marquées, divers facteurs jouant un rôle, tels le climat alpin, dont le type de stress qu'il impose aux végétaux tend vraisemblablement à effacer ces différences (cf p. 234), ou tel encore l'abroutissement marqué sur silicates et carbonates et quasi absent sur serpentine (SCHOOP et EGGER 1980:57; GASSER 1988).
- Un grand nombre de sippes d'origine serpentinique croît plus lentement que leurs parents d'origine non serpentinique sur sol non de serpentine, et révèle ainsi un taux de croissance lent inhérent (p.ex. pour Biscutella levigata et Lotus alpinus tetraploïde, WEILENMANN 1980:90,103 ou 1981:97; typique des espèces restreintes à la serpentine par rapport aux ubiquistes sur serpentine, HART 1977:101sq).
- La plupart des sippes communes à la serpentine et à d'autres substrats sont différenciées écotypiquement (KRUCKEBERG 1967:138, éventuellement moins fréquemment chez les graminoïdes, cf p. 191).
- La plupart des sippes d'origine serpentinique révèlent une tendance, plus ou moins fixée génétiquement, à développer un système racinaire important (p.ex. SCHOOP et EGGER 1980:62sq; typique des espèces restreintes à la serpentine par rapport aux ubiquistes sur serpentine, HART 1977:101sq), tendance se manifestant dès la germination; parfois même la différence est plus marquée au début de la croissance que par la suite. Un système racinaire abondant constitue un avantage pour faire face à une carence nutritive du sol, alors

qu'un système aérien développé constitue un avantage dans la compétition p.ex. pour la lumière (cf TURITZIN 1977:15).
- Le seul taux de germination varie beaucoup d'une espèce à l'autre, il s'avère largement indépendant du substrat d'origine et plutôt en lien avec le type de reproduction, sexuée ou végétative, etc. Les plantes des lieux ouverts tendraient à manifester un plus grand taux de germination. Par ailleurs la mortalité est généralement plus élevée sur sol nu que couvert de végétation (FOSSATI 1976, 1980:170sq; SCHWANK 1977:112; WEILENMANN 1981:84; ZUUR 1982: 105; cf aussi KRUCKEBERG 1951:413). Les plantes sur serpentine ont souvent moins de fleurs par individu, moins de graines, parfois plus grosses, parfois moins grosses que celles non de serpentine, la mortalité des graines et des plantes étant élevée (p.ex. HART 1977:101sq, 1980:699; TURITZIN 1977:11).
- (Au sujet de la compétition sur serpentine, citons simplement qu'à Davos le rapport nombre d'espèces / degré de recouvrement sur serpentine diminue d'un facteur inférieur à 2 entre placettes colonisées par des plantes isolées et gazon, cf p. 131.)

8.2 Serpentinomorphoses

Nous avons défini p. 212 les "serpentinomorphoses" comme les particularités morphologiques typiques d'un ou plusieurs caractères rencontrées plus ou moins fréquemment chez les serpentinicoles de toutes sortes; génétiquement fixées ou non; ou apparaissant chez des plantes non serpentinicoles cultivées sur serpentine, voir fig. 1 p. 12. Elles se recouvrent largement avec les réactions des plantes soumises à un stress sévère, fig. 95.

La conscience que la morphologie des plantes, et plus précisément que certains traits morphologiques dépendent du milieu, remonte au siècle passé, sur la base de l'observation des plantes des lieux extrêmes, tels la serpentine, les sols à métaux lourds, etc. Cependant les limites entre plasticité dépendant de l'environnement et caractères morphologiques génétiquement fixés sont restées longtemps très floues (en particulier dans la plupart des travaux citant des serpentinomorphoses). Le fait que les caractéristiques s'exprimant dans la plasticité sont le plus souvent adaptatives n'arrange guère les choses. A SADEBECK 1887 (ex KRAUSE 1958:793) on doit la première étude expérimentale des "formes serpentiniques", qu'il rattache aux modifications non héréditaires; à NOVAK 1928:43 l'introduction du terme serpentinomorphose en tant que changement de forme d'une plante par réaction à la composition chimique (chémomorphose) particulière de la serpentine. Mais c'est à PICHI 1948:243,292-315 (remontant aux travaux de MESSERI 1936:277-372; PICHI 1936:461sq) que revient la distinction conceptuelle claire entre taxons serpentinicoles et changements morphologiques les affectant. Sa définition des serpentinomorphoses recouvre celle ci-dessus.

Puis KRUCKEBERG 1951 (cf aussi 1954:270), le premier à mener des cultures expérimentales sur la variation écotypique sur serpentine, démontre l'existence d'écotypes serpentiniques, morphologiquement plus ou moins fortement différenciées jusqu'à avoir été nommés variétés.
Les serpentinomorphoses sont reconnues et décrites par la suite par plusieurs auteurs, pour ne citer que RUNE 1953:78,108sq; RITTER 1968:443,463; avec photos 1963:152sq; pour Davos p.ex. SCHWANK 1977:103; SCHOOP et EGGER 1980:56sq; WEILENMANN 1980:90, 1981:97. Il est en outre renvoyé à l'intéressante vue d'ensemble sur les taxons liés à la serpentine en Autriche de WENDELBERGER 1974:11, comprenant espèces, sous-espèces, variétés et formes.

Si l'on admet qu'à la base de tout phénomène morphologique, génétique, il y a d'abord un niveau physiologique, les serpentinomorphoses apparaissent en fait comme la seule pointe visible dans le domaine floristique (taxonomique, anatomique) de tout un iceberg qui plonge sa base dans les domaines complexes de la physiologie. En effet, plus on descend dans l'échelle hiérarchique en dessous de l'espèce en direction de la population, plus on a affaire à des entités plasti-

ques, souvent synonymes de différenciations plus récentes. La variation importante d'un point de vue écologique est avant tout infraspécifique, où la divergence est le plus fréquemment récente (souvent néoendémique). Cette variation résulte en grande partie de processus écologiques à l'intérieur de la population par l'intermédiaire de la sélection naturelle. Or les caractéristiques des populations sont déterminées par les conditions de croissance les plus adverses, et non par les optimales (BRADSHAW 1965:139). Ainsi les types de sols extrêmes sont liés à une pression de sélection primordiale (KRUCKEBERG 1951:415). Le temps qu'il faut à certaines espèces pour évoluer une tolérance à un nouveau substrat peut être extrêmement court. KRUCKEBERG 1967:149 nomme 2 mauvaises herbes introduites dans une région où elles ont su former des écotypes tolérants aux ultrabasiques dans l'espace de 50 à 75 ans. Selon STACE 1980:183 la différenciation écotypique peut apparaître à tout échelon taxonomique infraspécifique, le niveau étant déterminé par le nombre de caractères changés, ou par les autres caractères avec lesquels elle corrèle. Les divers écotypes ou variantes écotypiques d'une espèce restent interfertiles.
Ces différenciations sont encore peu étudiées sur serpentine. On peut en particulier s'attendre à en trouver autour de la photosynthèse, si l'on se rapporte à ce qui a été trouvé pour d'autres environnement (p.ex. oligotrophes CHAPIN 1980: 252; métallicoles BRADSCHAW 1965:130).

La ressemblance entre serpentinomorphie et xéromorphie a souvent été soulignée. Certains auteurs s'expliquent d'ailleurs les serpentinomorphoses par le caractère ouvert et pionnier de la végétation et la sécheresse qui l'accompagne (p.ex. PROCTOR e.a. 1975:346), d'autres les envisagent également comme xéromorphie secondaire liée à la frugalité nutritive ou aux métaux lourds du substrat (p.ex. KRUCKEBERG 1954:270; WHITTAKER 1954b:281sq; VERGNANO 1958:152).

8.3 Effets ralentissants convergents de l'oligomorphie et de la xéromorphie

Les végétations et espèces des substrats à sévère carence nutritive ont une série de traits en commun, fig. 96, qu'on peut résumer en une faible productivité au niveau de l'écosystème, correspondant chez les individus à un taux de croissance bas inhérent, et cela chez des espèces phylogénétiquement non apparentées. Ces réponses spécifiques correspondent à ce que GRIME 1972:22, dans son hypothèse unificatrice, nomme stratégie de tolérance au stress, parmi ses 3 stratégies végétales adaptatives, à savoir par opposition aux stratégies compétitive et rudérale.

En résumé, les espèces tolérantes au stress exploitent judicieusement les sols infertiles par un taux de croissance bas inhérent, adéquatement maintenu par une basse capacité de photosynthèse et d'absorption des nutrients : elles sont adaptées à conserver les nutrients minéraux, plutôt qu'à en maximiser la capture et qu'à produire immédiatement de la matière sèche comme les espèces compétitives. Il n'y a en effet aucune évidence que les plantes des sols pauvres sachent extraire plus efficacement les nutrients minéraux quand ceux-ci sont en faible concentration.
Ces espèces maximisent l'acquisition de nutrients primairement en maintenant une importante biomasse de racines (et mycorrhizes associés), en grande partie par un lent turnover des racines. Cette longévité des racines peut être elle-même partiellement responsable de la faible capacité d'absorption des racines, car celle-ci diminue généralement avec l'âge.
Les feuilles sont également plus durables et la sclérophyllie prononcée (feuilles plus dures et cutinisées, à tissus structural abondant, à cellules petites et compactes, etc.). En effet, les teneurs faibles du sol en N et P s'accompagnent le plus souvent de teneurs faibles de la plante en nutrients, correspondant à relativement plus de tissu structural, c'est-à-dire à moins d'appareillage photosynthétisant, donc à un taux de photosynthèse inférieur. De plus les feuilles xéromorphes (sclérophylles, étroites, petites, pubescentes, etc.) réduisent la transpiration, avec les implications que cela peut avoir, telles

restriction de l'absorption de nutrients et accroissement des possibilités de régulation de la part de la plante (p. 190sq); elles réduisent également la perte en nutrients par lessivage.
Le taux de croissance bas inhérent, et la réponse à des afflux occasionnels de nutrients par une croissance modérée, permettent à ces plantes d'accumuler et de maintenir certaines réserves et ainsi de survivre à des périodes de disponibilité en nutrients dans le sol extrêmement basse. L'efficacité métabolique est maintenue plus longtemps. Bref, absorption des nutrients, photosynthèse et croissance végétative tendent à être indépendantes les unes des autres. A leur tour les faibles taux de production de tissus et de pertes par sénéscence et lessivage renforcent les faibles besoins annuels en nutrients.
(CHAPIN 1980:39sq,253; GRIME 1979:19,28-33,48sq; LARCHER 1973:97sq).

Des taux de croissance bas inhérents sont connus chez des graminoïdes, fougères, ligneux (CHAPIN 1980:244), sur serpentine aussi chez des herbacées (p. 230).
Cette tolérance au stress se fait au prix d'une réduction de la vigueur non seulement végétative, mais également de la vigueur reproductive et de la compétitivité (GRIME 1979:22,39).

Les convergences entre oligomorphie et xéromorphie ont été reconnues très tôt. Il semble que les propriétés physiologiques inhérentes à la xéromorphie soient adaptatives dans les deux cas (SMALL 1973:534sq) : sur station sèche la stratégie de réduction de la transpiration équivaut à rendre l'alimentation frugale, alors que sur station oligotrophe l'alimentation frugale s'accompagne de sclérophyllie. Sur station sèche la première fonction de la sclérophyllie est vraisemblablement la capacité de tolérer, grâce à la tolérance mécanique, de grands potentiels hydriques. En outre la cutinisation, les tissus compacts, etc., décroissent la perte en eau (o.c.).
Les éricacées xéromorphiques, quasi toujours présentes sur serpentine dans l'hémisphère nord, sont peut-être les végétaux les plus spécialisés à l'égard d'une disponibilité faible en nutrients. Ainsi certaines de leurs espèces des tourbières, stations acides, pauvres et humides, se retrouvent jusque dans les stations arides et dans les stations froides. La plupart des buissons nains alpins de cette famille sont extrêmement résistants à la dessiccation (o.c.).

8.4. Effets ralentissants des métaux lourds et éléments toxiques en excès

L'excès d'un élément peut causer la réduction de la croissance d'une plante. Cet élément peut être un micronutrient fonctionnel, tel Mg B Cu Zn ou un oligonutrient non essentiel à la croissance, tel Ni Cr Co Pb, etc. (BANNISTER 1976: 188). Cela est vrai autant pour les espèces sur substrats contenant naturellement ces éléments en excès que comme réaction de la part d'espèces normales en cultures expérimentales.

Au niveau des individus, SHKOLJNIK e.a. 1970 (ex PROCTOR e.a. 1975:347) ont démontré des corrélations entre teneurs élevées en Ni Co Cr B et certains changements morphologiques, en partie héréditaires, du même style que les serpentinomorphoses : nanisme, péinomorphose, xéromorphie, etc. (cf p. 12). Et selon ERNST 1982:494sq, les espèces tolérantes aux métaux lourds (en particulier Zn Cu) sont très souvent plagiotropes, c.-à-d. ramifiées à la base, en forme de coussinets, à rosettes, le point commun important étant la longévité des individus et leur capacité de produire continuellement des organes accumulateurs (à part quelques annuelles à courte vie).

Au niveau des communautés, les sols à très hautes teneurs en métaux lourds sont en fait généralement à peu près dépourvus de végétation et sans arbres, la colonisation s'intensifiant proportionnellement au décroissement de la concentration en métaux (ANTONOVICS e.a. 1971:19,22sq). ERNST 1974b:3 reconnaît un effet sélectif des métaux lourds sur la végétation à partir de concentrations supérieures à 0.1 % du sol. D'autres substrats, à chimie unilatérale, s'accom-

pagnent également de végétations rappelant, en plus ou moins atténué, celles sur serpentine : p.ex. talc, magnésite et quelques dolomites, à excès en Mg; gypse à excès en S (WHITTAKER 1954b:283; BRAUN-BLANQUET 1951:231, 1964:353sq; p. 37).

La tolérance aux métaux lourds s'accompagne souvent d'une tolérance accrue à de faibles teneurs en nutrients, les deux caractéristiques s'alliant souvent sur le terrain, soit parce que le milieu est peu organique (mines), si ce n'est pour des raisons d'antagonismes, l'excès d'un élément pouvant conduire à des carences en d'autres, etc. (ANTONOVICS e.a. 1971:22,45: BANNISTER 1976:188,199). Il se peut en outre que le caractère ouvert de la végétation typique de ces lieux en conditionne également le caractère xéromorphique.

Les mécanismes de tolérance (mentionnés p. 200sq) requièrent tant d'énergie que la production de biomasse de la part des races tolérantes se trouve réduite de 20 à 50 %, sans que ce soit dû à une respiration cellulaire accrue (ERNST 1974a: 195). Estimation qui vaut grossièrement aussi pour la serpentine, sur la base de cultures expérimentales (p.ex. EGGER 1974:44sq). Cette réduction de la vigueur défavorise évidemment les espèces tolérantes dans la compétition intra- et interspécifique et les exclut ainsi des sols normaux (BAUMEISTER 1954 ex ERNST 1974a:195; BANNISTER 1976:201).

Il se peut que la présence importante de dolomite $CaMg(CO3)2$ dans la région de Davos corresponde à une préadaptation des espèces basicoles à beaucoup de Mg. En effet, comme l'ont montré p.ex. FERREIRA 1964 et STEELE 1955, le $MgCO3$ est toxique pour les calcicoles non de dolomite.

8.5 Effets ralentissants du climat alpin et arctique

Les réponses des plantes et de la végétation au climat alpin-arctique et à la serpentine convergent dans un grand nombre de traits surtout morphologiques, mais aussi physiologiques et dans le choix des formes de vie, fig. 95, traits qu'on pourrait appeler "alpinomorphiques".

En dehors de la courte période de végétation et des températures froides correspondant nécessairement à une réduction de la production végétale, l'environnement alpin exerce de surcroît un stress particulier par sa sécheresse, l'intensité lumineuse qui y règne, et parfois un stress nutritif du fait de la décomposition réduite dans la plupart des environnements froids (cependant mull sur serpentine alpine à Davos, cf p. 86sq, 95). La sécheresse est d'abord due à l'air sec, l'humidité absolue de l'air diminuant avec l'altitude et le froid; puis aux vents forts, desséchant d'autant plus les végétations rases et ouvertes; enfin au sol froid inhibant l'alimentation rapide des plantes en eau. Ainsi toute une série de traits typiques des plantes alpines servent-ils à réduire la transpiration : habitus prostré et touffu, organes souterrains bien développés, feuilles petites, pubescentes, dures, enroulées, etc. Alors que l'intensité lumineuse, comme on le sait, tend à inhiber la croissance des tiges, à favoriser la création de tissus palissadique et à conserver les parties aériennes modestes (LANDOLT 1967:465, 1969:20sq; LARCHER 1973:29). LANDOLT o.c. cite BONNIER 1894 qui a transplanté dans les Alpes et les Pyrénnées à plusieurs altitudes, des espèces répandues en plaine, et observé après quelques années des modifications morphologiques tout à fait dans le sens de celles trouvées dans les populations alpines naturelles (telles celles décrites fig. 95). On reconnaît là des similitudes de réponses aux plus divers stress, tant au niveau de réactions immédiates en cultures expérimentales que comme stratégies adaptatives en milieu naturel.

Parallèlement à ce qu'on a vu pour l'oligomorphie et la xéromorphie, où les propriétés de l'une sont également adaptives pour l'autre, on est en bon droit de s'attendre à ce que les adaptations physiologiques des plantes au climat ou stress alpin correspondent à des préadaptations positives pour supporter le stress de la serpentine, et donc que les différences entre serpentine et sub-

strats voisins sous ce climat soient atténuées par rapport à celles aux étages inférieurs. C'est bien ce que nous avons constaté pour la phytochimie, les spectres taxonomiques, phytogéographiques et biologiques p. 203, 206sq, 222.
Par ailleurs, vu leur histoire très particulière, on peut s'imaginer que les plantes alpines, lors de la recolonisation postglaciaire, aient profité de certains avantages leur facilitant l'adaptation à la serpentine de Davos. En effet, dans les Alpes, les orophytes ont beaucoup migré à cause des glaciations et ont une toute autre histoire que les taxons des régions basses (cf stock commun d'espèces orophiles européennes assez homogène p. 215). La formation de sippes écologiques alpines et la grande variabilité génétique nécessaires à une telle formation ont été favorisées en particulier par les fluctuations du climat et des glaciers pendant et après les glaciations et les déplacements et recolonisations liées à celles-ci, ainsi que par la variété des conditions écologiques propre aux Alpes. Or on sait qu'une large amplitude de variation des caractères et une faible concurrence s'avèrent favorables pour la colonisation d'une nouvelle station (LANDOLT 1967:474, 1969:11-14, 1971:130; LARSEN e.a. 1974:364sq).
Ainsi RUNE 1953:38 constate que les espèces alpines vraies semblent plus tolérantes à la serpentine et pense que cela s'exprime entre autres dans le fait que la proportion de la flore régionale venant sur serpentine en basse altitude est bien plus réduite. (A titre indicatif la serpentine alpine de Davos, 2200-2600 m, 47° N, abrite environ 40 % de la flore de la région, p. 207; les serpentines du nord de la Suède, 350-1400 m, 64-70° N, environ 25 %; de même pour leurs continuations sur la côte ouest de la Norvège; celles du Mt Albert en Gaspésie, 1100-1230 m, 49° N, environ 8 %, RUNE o.c., pour rester dans les zones ayant subi les glaciations pléistocènes.)

8.6 Conclusion : vie spécialisée, vie au ralenti sur serpentine

La réponse originale de la végétation à la serpentine s'inscrit dans un ensemble plus vaste et cohérent en tant que stratégie de "tolérance au stress", l'une des trois stratégies fondamentales des plantes selon l'hypothèse unificatrice de GRIME. La serpentine a la particularité de réunir plusieurs facteurs de stress à la fois, listés dans la fig. 2 p. 13, changeant quelque peu d'un lieu à l'autre, et dont les principaux sont la modestie en éléments nutritifs essentiels (K P N Ca) et l'excès en éléments à tendance toxique (Mg Ni Cr Co). Comme les réponses de la végétation à ces facteurs de stress singuliers sont largement convergentes, dans le sens d'un ralentissement de la vie, ainsi qu'on vient de le voir (fig. 95), elles tendent à se présenter encore renforcées sur serpentine, ce qui conduit au grand contraste entre la végétation sur ce substrat et celle sur les substrats communs voisins. Cette réponse originale correspond à une somme de spécialisations (cf p. 10) aussi bien issues de ces conditions d'environnement sévères qu'apte à y faire face.
Dans le cas de la serpentine alpine de Davos, les effets du stress particulier à ce substrat, distinguant sa végétation de celle des environs, sont vraisemblablement quelque peu atténués par divers facteurs : du fait de l'assujettissement des plantes alpines elles-mêmes au stress important du climat; dans une certaine mesure du fait de la préadaptation des basicoles au stress d'un excès en Mg, vu l'abondance de la dolomite dans la région; et du fait d'une certaine souplesse adaptative de la part du trésor d'espèces alpines ayant recolonisé Davos après les glaciations, souplesse liée à leur histoire mouvementée.

On peut envisager les divers facteurs de stress propres à la serpentine, et la différenciant des substrats voisins communs, comme induisant diverses résistances spécifiques (cf p. 11), qui en fin de compte contribuent à freiner la croissance, la formation de biomasse, la productivité, comme l'illustre le schéma de la fig. 96, toujours en comparaison avec les substrats voisins communs.
On peut en outre envisager le ralentissement de la vie sur serpentine comme le prix énergétique des adaptations et tolérances, c'est-à-dire des spécialisations permettant de supporter les conditions difficiles de ce substrat. Et envisager ces spécialisations, tel le taux de croissance lent inhérent pour n'en citer qu'une, sous une autre forme : comme un savoir particulier, supplémentaire, caché derrière ce que l'on nomme facilement à première vue la stérilité de la serpentine, et qui révèle en quelque sorte une richesse unique.

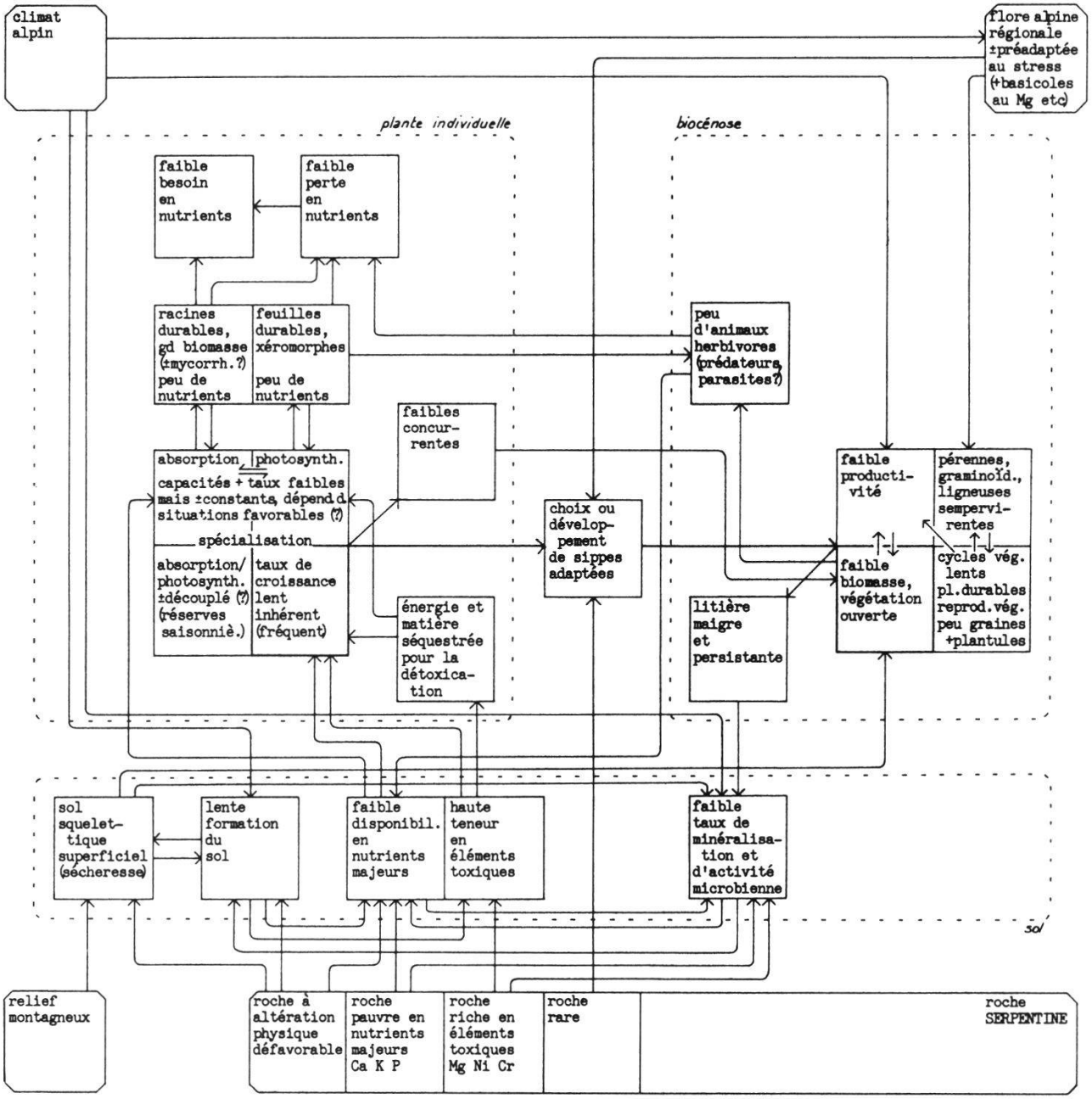

Fig. 96
Schéma de la réponse originale des plantes de la serpentine (à l'exemple de la Totalp): vie spécialisée, au ralenti.
Scheme of the original response of the plants to serpentine (taking the example of Totalp) : specialized life, slow life.