

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
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: 26.03.2026

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

**Végétation et stations alpines sur serpentine
près de Davos ~~Würmmoränen~~**

Brigitte EGGER

1994

VORWORT DES HERAUSGEBERS

Die Arbeiten zur Serpentinvegetation der alpinen Stufe in Davos wurden bereits 1973 begonnen und zu einem grossen Teil in den siebziger Jahren durchgeführt. Aus verschiedenen Gründen hat sich die Beendigung der Arbeit verzögert und konnte erst 1993 vollzogen werden. Am Anfang der achtziger Jahre, als die Niederschrift der Arbeit begonnen wurde, waren die technischen Möglichkeiten der Textverarbeitung noch beschränkt. Eine Uebertragung in heutige Systeme hätte ohne grossen Aufwand nicht durchgeführt werden können. Um die Herausgabe der umfangreichen Arbeit nicht noch weiter zu verzögern, haben wir uns deshalb entschlossen, die Arbeit, so wie sie abgegeben wurde, zu veröffentlichen. Wir glauben, dass der grosse Informationsgehalt mit den zahlreichen neuen Ergebnissen und der Darstellung vielerlei origineller Diskussionspunkte eine Veröffentlichung im jetzigen Zeitpunkt rechtfertigt, auch wenn die Uebersichtlichkeit der Arbeit nicht optimal und das Lesen in der vorliegenden Form oft mühsam ist.

E. L.

Table des matières

VEGETATION ET STATIONS ALPINES SUR SERPENTINE PRES DE DAVOS

Remerciements	7
1 INTRODUCTION	9
1.1 L'originalité et la question de la serpentine	9
1.2 Aspects étudiés	14
2 DOMAINE ETUDIE	15
2.1 Cadre géographique de Davos	15
2.1.1 Influences humaines	15
2.1.2 Climat	16
2.1.3 Glaciations et flore	18
2.1.4 Géomorphologie	19
2.2 Géologie de la serpentine	21
2.2.1 Tectonique	21
2.2.2 Pétrographie	31
2.2.3 Minéralogie	31
2.2.4 Géochimie	35
2.2.5 Géologie et géobotanique	36
3 METHODES	38
3.1 Méthodes d'analyses pédochimiques	38
3.1.1 Récolte, préparation, conservation des échantillons de sol	38
3.1.2 pH	39
3.1.3 Macronutrients : C et P	42
3.1.4 Teneurs totales, valeurs isolées : Ni Cr etc.	43
3.1.5 Complexe absorbant : T Ca Mg K Na etc.	44
3.1.6 Erreurs d'analyses pédochimiques	45
3.1.7 Sources agronomiques et limites des méthodes	47
3.1.8 Nutrition des plantes et liens entre diverses fractions extraites	47
3.2 Méthodes d'analyses de l'azote	51
3.2.1 Azote total et minéralisé	51
3.2.2 Densité de germes du sol	53
3.3 Méthodes d'analyses pédologiques	54
3.3.1 Profils pédologiques	54
3.3.2 Granulométrie et texture	54
3.4 Méthodes des relevés de végétation	56
3.4.1 Choix et caractéristiques des parcelles	56
3.4.2 Relevé des données de végétation	57
3.4.3 Relevé des données de station	58
3.5 Traitement des relevés de végétation	58
3.5.1 Ordination tabellaire	59
3.5.2 Classification	59
3.5.3 Valeurs indicatrices des espèces	60
3.6 Détermination des espèces et liste floristique de Davos	60
3.7 Méthodes d'analyses phytochimiques	61
3.7.1 Récolte, provenance, préparation des plantes à calciner	61
3.7.2 Calcination des plantes et dosage des métaux	62
3.7.3 Dosage de N et P	64
3.7.4 Calculs de caractéristiques ultérieures	64
3.7.5 Estimations des oxalate et Ca solubles des feuilles	65
3.8 Traitements mathématiques	65
3.8.1 Tests statistiques	65
3.8.2 Analyse des correspondances	65

4	RESULTATS : SOLS SUR SERPENTINE	68
4.1	Teneurs chimiques des sols	68
4.1.1	Teneurs pédochimiques moyennes	68
4.1.2	Similitudes entre teneurs pédochimiques	71
4.1.3	Rapports entre variables pédochimiques	78
4.1.4	Cas particuliers : Ni Cr etc.	80
4.2	Azote et micro-organismes	83
4.2.1	Minéralisation de l'azote	83
4.2.2	Azote et humus : discussion	86
4.2.3	Micro-organismes du sol	89
4.2.4	Ammonification et nitrification, régimes NH_4^+ et NO_3^-	92
4.3	Profils	94
4.3.1	Profils pédologiques et types de sols	94
4.3.2	Profils pédochimiques	103
4.4	Granulométrie et texture	106
4.4.1	Types de texture	106
4.4.2	Corrélations entre textures et variables stationnelles	112
4.4.3	Granulométrie : discussion	112
4.5	Altération et pédogénèse sur serpentine : discussion	113
4.5.1	Résistance à l'altération	114
4.5.2	Changements géochimiques et fraction solubilisée	117
4.5.3	Brunification ou podzolisation sur serpentine	122
5	RESULTATS : VEGETATION ET STATIONS SUR SERPENTINE	126
5.1	Physionomie de la végétation	126
5.2	Classification et ordination de la végétation	127
5.3	Caractéristiques stationnelles des unités de végétation	131
5.4	Liens entre les unités de végétation	133
5.4.1	Répartition de la végétation en gradients	133
5.4.2	Similitudes floristiques entre relevés	133
5.5	Unités de végétation et pédochimie	151
5.5.1	Similitudes floristiques et pédochimiques combinées	151
5.5.2	Valeurs pédochimiques moyennes des unités de végétation	153
5.5.3	Relevés ordonnés selon les valeurs pédochimiques	153
5.6	Valeurs indicatrices stationnelles de la végétation	156
5.6.1	Fiabilité des valeurs indic. pour les esp. de serpentine	156
5.6.2	Valeurs indicatrices moyennes des unités de végétation	159
5.6.3	Similitudes entre valeurs indicatrices des relevés	160
5.7	Particularités floristiques	161
5.7.1	Lichens	161
5.7.2	Mousses	164
5.7.3	Asplenium, Festuca, divers	164
6	RESULTATS : ESPECES ET SUBSTRATS	168
6.1	Teneurs chimiques des plantes sur serpentine et autres substrats	168
6.1.1	Teneurs phytochimiques moyennes selon les substrats	168
6.1.2	Similitudes entre teneurs phytochimiques	172
6.1.3	Teneurs phytochimiques et géochimiques comparées	176
6.1.4	Ni et Cr	177
6.1.5	Comportement de Ca Mg K	182
6.1.6	Silicicoles et calcicoles sur serpentine	186
6.1.7	Comportements particuliers d'espèces	190
6.2	Cations, anions et acides organiques	193
6.2.1	Rapports entre cations et anions	193
6.2.2	Oxalate et calcium solubles dans les feuilles	196
6.3	Résistance et tolérance : discussion	200

7	DISCUSSION : SITUATION DE LA SERPENTINE DE DAVOS	203
7.1	Situation des sols de la serpentine alpine de Davos	203
7.1.1	Situation des sols par rapport aux silicates et carbonates	203
7.1.2	Situation des sols par rapport aux autres serpentines	204
7.2	Situation des teneurs phytochimiques sur la serp. alp. de Davos	205
7.2.1	Situation phytochimique p.r. aux silicates et carbonates	205
7.2.2	Situation phytochimique p.r. aux autres serpentines	206
7.3	Situation de la flore de la serpentine alpine de Davos	207
7.3.1	Liens entre flores de serpentine, silicates, carbonates	207
7.3.2	Terminologie : liens des taxons à la serpentine	210
7.3.3	Spectres taxonomiques	215
7.3.4	Spectres des aires géographiques des espèces	220
7.3.5	Spectres des formes de vie	221
7.4	Serpentines les plus proches de Davos	222
7.4.1	Davos subalpin	223
7.4.2	Arosa	223
7.4.3	Oberhalbstein	224
7.4.4	Aoste	224
7.5	Situation de la végétation de la serpentine alpine de Davos	225
7.5.1	Situation de la végétation p.r. aux silicates et carbonat.	225
7.5.2	Situation de la végétation p.r. aux autres serpentines	226
8	CONCLUSION : VIE SPECIALISEE, VIE AU RALENTI SUR SERPENTINE	228
8.1	Biomasse et productivité restreinte sur serpentine	228
8.2	Serpentinomorphoses	231
8.3	Effets ralentissants convergents de l'oligomorphie et xéromorphie	232
8.4	Effets ralentissants des métaux lourds et éléments toxiq. en excès	233
8.5	Effets ralentissants du climat alpin et arctique	234
8.6	Conclusion : vie spécialisée, vie au ralenti sur serpentine	235
	Résumé	238
	Riassunto	240
	Zusammenfassung	242
	Summary	244
	Bibliographie	246
	Annexes	261
1	Légende des abréviations	262
2	Données brutes des sols de serpentine de Davos	264
3	Données brutes de l'azote des sols	267
4	Indications sur les placettes des relevés de serpentine	268
5	Liste des espèces peu fréquentes sur serpentine	270
6	Données brutes des cendres de plantes	271
7	Liste floristique des plantes vasculaires alpines de Davos	274

en affectueux hommage

au Dr Anne Maguire
Blackburn et Londres

à Hugo Roman Müller
à Steffen Kerland Vetterli
à Christian Hertig
mes amis décédés

à mes chères nièces, filleules
et à mes chers neveux

Un nom qui peut être prononcé
n'est pas le Nom éternel.
Lao Tseu, tao te king 1

Un verbe a été prononcé :
l'ange et l'humain et toutes les créatures.
Il existe un autre verbe, pensé et prononcé,
grâce à lui je peux former en moi des images.
Il est encore un autre Verbe qui n'est
ni prononcé, ni pensé, qui ne sort jamais;
bien plutôt il demeure éternellement
en celui qui le prononce.

Eckhart, sermon 9

Remerciements

Au seuil de cet ouvrage j'ai le plaisir d'exprimer ma très vive gratitude à toutes les personnes qui m'ont aidée au cours de ce travail :

- M. le Pr Elias Landolt sous la direction duquel cette thèse a vu le jour à l'Institut de géobotanique de l'EPF de Zurich, et que je remercie pour la confiance et l'autonomie qu'il m'a accordées,
- M. le Pr Roman Bach†, qui a accepté la coréférence de ce travail, pour sa sollicitude et ses conseils judicieux,
- M. le Pr Otto Wildi, qui a bien voulu accepter la succession de la coréférence et lire le manuscrit avec grand soin,
- M. le Pr Hans Sticher, qui a bien voulu accepter la coréférence pour les questions de pédologie,
- les membres de l'Institut de géobotanique,
- M. Erwin Schäffer du laboratoire de chimie de l'Institut, pour son assistance et son intérêt infatigables lors de toutes les analyses chimiques, de la mise au point et de l'amélioration des méthodes et lors des mesures au SAA effectuées dans d'autres Instituts,
- le personnel de l'Institut, en particulier M. Eugène Brouillet† et Mmes Anita Hegi et Maggy Siegl pour leur aide lors de l'installation et de l'entretien des cultures expérimentales et lors des analyses chimiques,
- mes collègues de l'Institut, Marianne Porret, Anna Ruggli-Walser, Suzanna Züst, Otto Wildi, Andi Keel, Andreas Gruenig, Luca Vetterli, Alessandro Fossati, Hans-Ruedi Binz, Edi et Hanna Meisterhans-Kronenberg, pour les échanges d'idées, le soutien stimulant et les expériences partagées,
- Mme le Dr Ingeborg Markgraf-Dannenberg pour la détermination des fétuques et d'autres graminoides,
- M. le Dr Philippe Clerc pour la détermination des lichens,
- M. le Dr Edi Urmi pour la détermination des mousses,
- M. le Pr Kurt Hanselmann pour son aide et son engagement dans l'étude des germes du sol, à l'Institut de biologie végétale de l'Université de Zurich;
- M. le Dr Heinz Häni pour ses conseils et l'analyse de métaux lourds à la Station fédérale de recherches de Liebefeld.

Ma reconnaissance s'adresse également aux institutions suivantes :

- le Fonds national, l'Institut de géobotanique et la Fondation Rübel pour la mise à disposition de l'infrastructure et pour un certain temps d'une place de bureau à l'Institut; pour la mise à disposition, après une période de campement, d'un logement dans la région de Davos pour le groupe alpin; pour le dédommagement des frais de transport,
- l'EPF/Z pour une bourse d'une année après une maladie,
- l'EAWAG et l'Institut de pédologie pour la mise à disposition de leur SAA,
- la "Stiftung für freies Forschen", et l'amie ou l'ami qui a su rester anonyme derrière cette dénomination, pour le gros mandat versé lors d'un assèchement financier.

Au milieu de cette énumération, je tiens à exprimer tout mon respect à l'égard de cette parcelle de terre qui s'est livrée à mes investigations, avec ses pierres, ses rares plantes et ses animaux, et en particulier envers toutes les plantes que j'ai tuées pour mieux comprendre comment elles ont vécu.

Enfin mes pensées les plus affectueuses vont à tous mes amies et amis et à ma famille qui m'ont aidée sans compter dans les travaux pratiques les plus ingrats, qui m'ont chaleureusement soutenue dans mes intérêts scientifiques et encouragée dans ma tentative de situer ceux-ci dans une vision plus profonde de l'existence :

- Marianne Porret pour l'assistance infinie dans les analyses au laboratoire de chimie et de microbiologie,
- Fabia Vetterli pour de nombreux travaux sur le terrain,
- Sylvain Meier qui m'a aidée à transporter à dos une demie tonne de terre pour les cultures,
- Françoise et Bernard Junod-Borle pour leur participation active et patiente lors de mémorables excursions sur serpentine et de visites d'Instituts aux Etats-Unis,

- Graham Jackson qui a corrigé les textes anglais,
- mes parents Madeleine et Fritz Egger-Moreau qui m'ont prêté leur machine à écrire avec traitement de textes, mon père qui a corrigé le résumé allemand,
- Luca Vetterli, en particulier pour sa compagnie lors des interminables travaux au centre de calcul, pour la relecture des manuscrits, la dactylographie de la bibliographie, la traduction du résumé italien, à n'importe quelle heure du jour, de la nuit et de la semaine,
- le Dr Gotthilf Isler qui m'a transmis les diverses variantes de la légende de la Totalp et qui, avec le Dr Anne Maguire et d'autres, m'accompagnent dans le voyage ardu à travers les symboles, les rêves, vers les sources de la conscience et de la transformation : là où matière, serpentine, corps, âme, esprit, tant miens que du monde, sont susceptibles de se rejoindre; là où description, investigation, compréhension de la nature (et des catastrophes que nous lui infligeons) peuvent s'avérer description, investigation, compréhension de l'âme et où peut se révéler le secret du chemin à suivre.

Pour conclure, j'aimerais exprimer ici mes sentiments les plus affectueux à Elisabeth Egger, ma chère soeur, qui a assumé le travail titanesque de la dactylographie, y compris les innombrables versions, corrections, tableaux et calculs d'exploitation des données; et à mon indéfectible ami Luca Vetterli qui plus que tout autre a suivi pas à pas les affres et joies de la mise au monde de ce travail.

A toutes et à tous, nommés et non nommés, j'adresse de tout coeur mes remerciements les plus vifs et les plus sincères,

Brigitte Egger

1 INTRODUCTION

1.1 L'originalité et la question de la serpentine

Entre les flancs verts et clairs des montagnes qui l'entourent, aux pieds soigneusement ourlés de forêts denses et drues, le massif de la Totalp, l'Alpe-Morte, surgit comme d'un autre monde : sombre et rouillé, avec d'inquiétants reflets bleutés, à la base buissonneuse du vert olive des zones arides, telle une barbe trop maigre et mal soignée; et puis, de tout près, avec des champs de pierres noires, bleues, vertes, aux écorces rugueuses et ocre, où ne croissent guère que quelques rares plantes et plaques d'herbe, telles des pierres précieuses au milieu d'un chaos, épanouies envers et contre tout, en lutte aux limites de la vie, en proie à un mystérieux frein, à un mystérieux tribut.

Un contraste frappant qui se répète dans bien des parties du monde.

Encore bien avant que d'aiguiser la curiosité des scientifiques, la singularité de la végétation sur serpentine a tourmenté l'âme populaire du voisinage et inspiré plus d'une légende (p. 15). Il fallait se l'expliquer, la situer parmi ce qu'on connaissait, comprendre son message secret. Un extraordinaire qui ne nous laisse guère en paix.

L'exceptionnel attire l'oeil et permet de mieux concevoir le normal. Les choses sont souvent plus claires dans leurs extrêmes. L'étude du particulier contribue à mieux saisir le général. L'exception confirme la règle. Elle l'enrichit aussi. Si MARGALEF (1968:26) a pu dire que les écologistes reflètent les propriétés des écosystèmes dans lesquels elles ont grandi, on peut se demander réciproquement si elles ne choisissent pas tout autant d'étudier les écosystèmes dans lesquels elles se reconnaissent et en fait s'y décrivent elles-mêmes, les écosystèmes en tout cas qui les fascinent.

"Festinatio ex parte diaboli est".

"Toute hâte vient du diable".

Rosarium philosophorum

Artis auriferae, Bâle 1593

Eparpillées à travers le monde en d'innombrables chapelets de petits affleurements, les roches résumées sous le terme de serpentine contribuent à moins de 1% de la surface des continents (BROOKS 1987:5). Surgies des profondeurs de la terre, elles en ramènent un chimisme excentrique, en résumé pauvre en éléments nutritifs K P N Ca et riche en toxiques Ni Cr Mg, et contrastent radicalement d'avec les roches formant les sols les plus répandus, par rapport au chimisme desquels la grande majorité des plantes a évolué et acquis un équilibre (KRAUSE 1958:798). Ainsi la première particularité de la serpentine face aux végétaux est-elle d'être quasi toujours dans un rapport de minorité de par sa composition et extension (ce qui lui a souvent attiré l'attribut judiciaire d'anormal).

La réaction immédiate, face à la serpentine, des plantes non adaptées à ce substrat, que ce soit après semis ou transplantation, est très marquée : la plupart n'y survivent pas à la longue, mais toutes répondent par un ensemble de symptômes qu'on peut résumer par "croissance au ralenti", semblables aux "serpentinomorphoses" décrites sur le terrain, voir fig 1, symptômes qui s'avèrent néanmoins des traits adaptatifs, soutenus par la sélection.

Au niveau des communautés végétales naturelles, les particularités de la serpentine induisent d'une part, quasi dans toutes les parties du globe, une physiologie en vif contraste avec celle des substrats voisins par ses peuplements réduits en hauteur, clairsemés et xéromorphes (fig 1, points 1-3), soit à biomasse et à productivité restreintes; un contraste qui n'est guère atténué qu'en climat tropical humide à flore très ancienne, sur sols ferrallitiques, c.-à-d. bien développés (p.ex. Nlle Calédonie, JAFFRE 1980:221).

D'autre part, les serpentines abritent un choix d'espèces original : plus la colonisation y est ancienne, plus les particularités taxonomiques sont marquées

(fig 1, points 5-10) et touchent un degré d'hierarchie élevé, d'autant plus si les affleurements sont étendus. Pour citer deux extrêmes : la flore des serpentines du N de la Suède, couvrant environ 56 km², réparties sur quelques 600 km, libérées des glaciations pléistocènes il y a 10'000 ans, compte quelques 100 espèces vasculaires, 4 espèces à aire disjointe et aucune endémique si ce n'est au niveau des sous-espèces et variétés, sur les quelques 400 espèces de la région (RUNE 1953:78); alors que la flore des serpentines de Nlle Calédonie, dont l'affleurement couvre le 1/3 de l'île, soit 5'500 km², colonisées depuis 35-40 millions d'années, compte quelque 1'500 espèces phanérogames, dont 30 genres et 2 familles monotypiques propres, avec 60% des espèces confinées à la serpentine sur les 3'000 espèces de l'île constituées à 80% d'endémistes (JAFFRE 1980:26,28,219).

Bien sûr, en accord avec la diversité des roches serpentines elles-mêmes, du climat, de l'âge de la colonisation et du type de flore régionale, etc., la diversité de la flore, de la végétation et des adaptations écologiques à la serpentine est vaste.

Bref, la serpentine a tout les traits d'un environnement extrême, où un ou plusieurs facteurs de stations décisifs par rapport à la vie végétale atteignent un minimum ou un maximum, c.-à-d. où les conditions du milieu tendent à prédominer nettement par rapport aux interactions entre végétaux. Or un environnement extrême, d'autant plus si les populations sont restreintes et isolées, aboutit quasi toujours à une sélection renforcée, et avec le temps à la création de spécialistes (LOETSCHERT 1969:1). A cet égard la serpentine est sans doute un des exemples les plus clairs de discontinuité végétale induite édaphiquement (KRUCKEBERG 1969:16).

*

Les premières descriptions de la singularité de la flore et de la végétation sur serpentine connues remontent au 16e siècle en pays toscan (le fameux Caesalpino, 1583). Les études se multiplient dès le milieu du 19e siècle, principalement en Europe centrale, mais également outre-mer, bien que la littérature concerne surtout des pays sous influence occidentale. Aujourd'hui encore les territoires les plus riches en espèces serpentiniques comme les archipels malaysiens, le Brésil, etc., sont à peine effleurés. Cela suggère d'ailleurs à BROOKS (1987: 122) la conclusion malicieuse que le nombre de travaux sur serpentine est assez inversement proportionnel à l'amplitude et à la richesse floristique de même qu'à l'étendue de serpentine d'un pays.

Les résumés des auteurs suivants couvrent largement les travaux accessibles sur la serpentine :

BROOKS 1987:5	MENEZES 1969:116	KRAUSE 1958:775sq
KINZEL 1982:381sq	KRUCKEBERG 1969	WHITTAKER 1954:258
PROCTOR e.a. 1975:263sq	LOETSCHERT 1969	RUNE 1953:6,77sq
GAMS 1975:125sq	DUVIGNEAUD 1966:275	PICHI 1948:37
ERNST 1974		

Les chercheurs se sont d'abord contentés de cataloguer la composition en espèces des divers affleurements de serpentine, puis parallèlement au développement de l'écologie classique, ont tenté de saisir les corrélations entre répartition des espèces et facteurs de station ou de l'environnement. Globalement l'étude de la serpentine ne dépasse encore guère ce cadre, son poids principal reste floristique, comme en témoigne significativement la récente monographie de BROOKS 1987. Des travaux ponctuels de physiologie, de génétique ont été effectués, mais sans atteindre l'importance de ceux concernant les végétaux des sols à métaux lourds et des sols à carence nutritive. Il n'y a guère de vue d'ensemble de la sociologie des végétations sur serpentine. Et la pédologie sur serpentine en est également à ses débuts.

Les premiers auteurs avaient chacun sa propre théorie, "son facteur de la serpentine", dépendant de ses observations ou de ses expériences, jusqu'à ce qu'on en vienne à envisager une combinaison de plusieurs facteurs, se conditionnant les uns les autres (historique chez MENEZES 1969:116; fig 1-2). On peut mettre

cela en parallèle avec le passage de la pensée linéaire à la pensée cybernétique après la 2e guerre mondiale, juste à un moment où les problèmes écologiques engendrés par les hommes deviennent si graves qu'une telle pensée ou conscience se fait urgente, sans qu'il soit néanmoins évident qu'elle s'avère suffisante dans la course contre la destruction de la biosphère, la pensée linéaire et unilatéralement causale, entre autres, nous ayant arrogamment et tragiquement fait sous-estimer ou réprimer les multiples interactions imprévisibles et l'impondérable.

Une manière ultérieure d'aborder la serpentine consisterait à envisager l'écosystème dans sa totalité p.ex. du point de vue énergétique (productivité, taux de photosynthèse, accumulation de biomasse, cycles des minéraux, etc.) et de le comparer, p.ex. en tant que système précis, fermé, à d'autres écosystèmes recevant le même input d'énergie de la part du soleil (on postule implicitement toujours un élan vital semblable), puis de tenter de discerner les divers points de résistance spécifiques qui amènent en particulier à moins de biomasse, etc. sur serpentine (qu'on postule le principe évolutif selon MARGALEF 1968 ou selon LIETH 1976:337,349). A ma connaissance cela n'a encore jamais été fait (si ce n'est une ou deux analyses photosynthétiques). Le trait le plus frappant de la serpentine étant sa faible productivité et biomasse, cela peut surprendre. Pourtant si la différence physionomique de la végétation sur serpentine est souvent mentionnée, les aspects quantitatifs de la biomasse n'ont jamais été explicitement formulés. On se borne à parler d'infertilité, anthropocentriquement, la serpentine étant généralement impropre à l'agriculture. Bref, le qualitatif a été étudié avant le quantitatif; plus généralement en botanique, la systématique a été étudiée avant la sociologie et l'écologie; l'individu avant la communauté; le discontinu avant le continu (le logos pris au sérieux avant l'éros suis-je tentée d'ajouter).

Il serait en particulier intéressant de voir à quel point les résistances suggérées ci-dessus ne se révéleraient pas en partie, proportionnellement à l'énergie qu'elles absorbent, être des particularités telles stratégies d'adaptation et de tolérance, en quelque sorte une densité accrue en information, un "savoir", où finalement le peu de biomasse n'équivaudrait plus simplement à une infertilité, mais plutôt à des qualités extra-ordinaires.

L'intérêt purement scientifique pour la serpentine en tant que curiosité de la nature s'élargit à mesure de nouvelles dimensions, plus pressantes celles-ci. Ainsi très pratiquement, à l'heure actuelle où la pollution de notre environnement devient de plus en plus cruciale, une importance inquiétante revient aux métaux lourds dans les sols, en tant qu'apports anthropogènes toxiques et surtout non biodégradables. Or le comportement à longue échéance des métaux lourds n'est guère connu. C'est ainsi que les écosystèmes à teneurs naturellement élevées en métaux lourds, tels sur ultramafites et en particulier sur serpentines riches en Ni et Cr, sont l'objet d'un intérêt croissant pour l'étude de la dynamique naturelle des métaux lourds (voir JUCHLER 1988:15sq,76).

Un autre pôle d'intérêt pour la serpentine que je m'imagine pouvoir encore gagner du poids dans le futur, sont les adaptations des plantes à des conditions nutritives défavorables : conditions doublement défavorables sur serpentine puisqu'à la modestie en éléments nutritifs essentiels s'allie un excès en éléments à tendances toxiques. Ces adaptations pourraient en effet s'avérer précieuses pour les plantes cultivées ou autrement utiles.

PARTICULARITES DE LA VEGETATION SUR SERPENTINE

I physiologiques - anatomiques - physiologiques

- 1 biomasse et productivité restreinte
 - hauteur des peuplements réduite
 - végétation clairsemée, laissant apparaître le sol
 - seuils écologiques réduits (limite de la forêt abaissée, etc.)
 - croissance lente, individus devenant âgés, formes de vie à cycles végétatifs lents
 - production restreinte de graines
 - photosynthèse réduite par unité de biomasse
 - (écosystèmes impropres à l'agriculture, cultures déficitaires)
- 2 formes de vie dominantes typiques
 - forêts de Pinus, Araucaria, Casuarina dans zones à forêts mixtes et caducifoliées
 - formes de vie sempervirentes et pérennes plutôt qu'annuelles
 - prédominance de plantes à aiguilles, écailles et feuilles minces
 - c.-à-d. xéromorphiques, telles Erica, graminoides
 - reproduction végétative plus importante que par graines
- 3 caractères oligomorphiques et xéromorphiques des individus et espèces (altération morphologiques au niveau infraspéc. (cf serpentinomorphoses)
 - habitus prostré, touffu, branchu (péinomorphose, plagiotropisme)
 - système racinaire développé, touffu à racines fines
 - tiges internodes etc. courts (nanisme)
 - feuilles étroites et petites (sténophyllie)
 - cellules petites, tissus sclérenchymateux, peu de stomates, cellules palissadiques plus serrées, etc. (sclérophyllie)
 - glabrescence ou pubescence marquées
 - glaucescence ou couleurs spéciales
 - phénologie particulière, reproduction tardive, etc.
- 4 particularités phytochimiques et physiologiques
 - teneurs élevées des plantes en Mg, Ni, Cr, Co, basses en Ca, etc.
 - systèmes de tolérance/résistance aux éléments excédents/carents tels:
 - tolérance à des excès dans les tissus mêmes
 - limitations des besoins en nutriments majeurs
 - cycles végétatifs lents
 - transpiration faible, c.-à-d. diminution de l'assimilation passive
 - absorption ou exclusion sélectives des nutriments
 - excrétions de certains éléments, etc.

II sociologiques - floristiques

- 5 groupements sociologiques propres (à physiologie semblable sur les différentes serpentines : pineraies, maquis, landes, etc.)
- 6 flore pauvre en espèces (espèces régionales exclues)
- 7 présence conjointe de basicoles et d'acidicoles
- 8 écotypes de sippes répandues, ubiquistes, rudérales, etc., races différant écologiquement ou morphologiquement des types
- 9 fréquence d'espèces restreintes à la serpentine
 - endémiques (sauf dans les régions ayant subi les glaciations pléistocènes) p.ex. famille des Flacourtiacées en Nlle Calédonie
 - à aire disjointe, hétérotopes
 - à présence extrazonale (p.ex. déalpines)
- 10 fréquence d'hybrides et d'espèces hybridogènes
- 11 espèces souvent mauvaises concurrentes
- 12 souvent dominance de certaines familles (p.ex. caryophyllacées dans le nord de l'Europe, fougères)

Fig. 1

PARTICULARITES DES SOLS SUR SERPENTINE

(= Hypothèses expliquant la particularité de la végétation)

- 1 affleurements restreints et isolés, peu de parents géochimiquement proches
- 2 teneurs basses en nutriments majeurs K P N Ca
- 3 teneurs élevées en éléments à tendance toxique Mg Ni Cr Ci (Fe), etc.
- 4 rapport Ca/Mg défavorable
- 5 peu d'Al (pédogénétique), peu de Mo, etc.
- 6 réaction alcaline du substrat, faible tamponnage, acidification rapide
- 7 faible capacité d'échange cationique
- 8 pédogénèse restreinte
- 9 altération défavorable à la pédogénèse
- 10 sol squelettique et superficiel, pauvre en fraction fine (mauvaise texture)
- 11 géomorphologie et couvert végétal clairsemé encourageant l'érosion
- 12 métabolisme hydrique (et microclimat) év. défavorables
- 13 maigre apport de litière et litière persistante
- 14 faune et activité pédologique restreinte
- 15 somme de plusieurs facteurs défavorables.

Fig. 2

Particularités des sols sur serpentine, pour la plupart envisagées comme hypothèses expliquant la particularité de la végétation sur ce substrat. Bien des points mentionnés se conditionnent les uns les autres. La serpentine est le plus souvent impropre à l'exploitation agricole.

Complété selon WALKER 1954:262sq; KRAUSE 1958.

Peculiarities of serpentine soils, for the most part considered as hypothesis explaining the peculiarity of serpentine vegetation. Many of the points mentioned condition each other. Serpentine outcrops are mostly unfit for agricultural use.

Fig 1 (p. 12)

Particularités de la végétation sur serpentine à travers le monde (seulement partiellement valables pour les régions tropicales humides) contrastant vivement avec celles des substrats voisins.

Complété selon MESSERI 1936:345sq; RUNE 1953:77; WHITTAKER 1954:258; KRAUSE 1958:755sq; BRADSHAW 1965:130; KRUCKEBERG 1969:21,95sq; WENDELBERGER 1974:12sq; HART 1977:101sq; ERNST 1982:484sq; KINZEL 1982:381sq.

Peculiarities of serpentine vegetation all over the world (only partially valid for humid tropical regions) vividly contrasting with the ones on adjacent substrata.

1.2 Aspects étudiés

Cette étude se propose de :

- décrire la végétation et le sol de la serpentine alpine de Davos,
- comparer la réponse de la végétation et des plantes à la serpentine avec celle aux silicates et carbonates voisins,
- situer la serpentine de Davos par rapport aux serpentines les plus proches
- chercher des éclaircissements quant aux facteurs qui déterminent les différences frappantes entre végétation et sols de la serpentine et des substrats voisins telles :
 - modeste développement du sol
 - choix restreint d'espèces des substrats voisins
 - modestes degré de colonisation et densité de la végétation
 - croissance ralentie et taille limitée des végétaux.

En effet, la végétation de l'affleurement de la serpentine de Davos, le plus important sur territoire suisse à caractère aussi extrême (et cela vaut également pour celle du vaste complexe du Val Malenco, quelques 60 km au sud de Davos), n'est jusqu'à présent guère mentionnée qu'en marge d'autres études floristiques, contrairement à celle des affleurements en France, Italie, Autriche, fig. 6 p. 22. Ce travail s'inscrit dans une série d'études écologiques dont la région de Davos fait l'objet (voir liste des publications de l'Institut à la fin du livre).

De plus Davos offre une occasion favorable pour analyser les effets de la seule différence de la roche-mère sur la végétation et le sol, et cela à l'étage alpin, dans un environnement largement naturel. En effet la géologie multicolore de Davos s'associe à une topographie assez régulière, sur un espace restreint, donc à mésoclimat semblable. Comme les dernières glaciations ont recouvert tout le territoire, on peut supposer que la colonisation végétale ait repris simultanément sur les différents substrats, à partir d'un potentiel d'espèces commun, avec la restriction que les plantes étaient sans doute bien mieux préadaptées aux autres substrats, répandus, qu'à la serpentine vu sa rareté.

*

Ce travail se limite à l'étude des zones à serpentine (augite) au sens strict, sans tenir compte des zones intermédiaires très inhomogènes assez étendues des serpentines riches en veines de calcite et des diverses ophicalcites (voir p. 132).

2 DOMAINE ETUDIE

2.1 Cadre géographique de Davos

Vallée haute de l'ouest des Alpes centrales, au fond dépassant les 1500 m, la région de Davos (canton des Grisons, Suisse) jouit déjà d'un climat à tendances continentales. Elle a été fortement marquée par les glaciations. La zone alpine étudiée, la Totalp, au nord de Davos, comprend 3.5 km² de serpentine pure, affleurant le long d'une chaîne de crêtes voisines des 2500 m. Elle est limitée par la géologie d'une part et par l'étage alpin d'autre part, au-dessus de la limite supérieure de la forêt vers 2200 m sur serpentine. Pour certaines comparaisons on a prélevé des données également sur roches carbonatées et silicatées voisines, surtout au sud de la serpentine. Ces substrats ont fait l'objet d'études phytosociologiques détaillées de la part de VETTERLI 1981, 1982. Leurs sols sont résumés p. 122. Voir cartes 6 à 10 p. 22sq.

2.1.1 Influences humaines

La vallée de Davos et l'importante voie de communication vers le SE passant par le col de la Fluela semblent avoir été parcourues dès l'âge du bronze. On suppose que les rhétiens puis les romains qui y circulaient aient quelque peu colonisé la vallée. Selon la chronique, la région aurait été christianisée dès le 2e s. de notre ère.

Depuis 700 ans, la vallée de Davos est peuplée par les Walser qui l'ont intensément cultivée et pâturée. Pour leurs alpages ils ont évidemment choisi les terrains les plus favorables, laissant les éboulis et champs de pierres de la serpentine de Totalp à leur solitude.

Une malédiction pèse sur cette montagne selon la légende de la Totalp, dont il existe plusieurs versions, également en d'autres lieux. "A l'origine la serpentine était l'alpe la plus fertile, si fertile qu'il fallait traire les vaches trois fois par jour. La pâtre était une femme belle et forte, qui adorait aller danser (il était tout à fait courant chez les Walser qu'une femme seule gouverne le bétail et fasse le fromage sur l'alpe, les hommes s'occupant des travaux les plus lourds, tels les foin, dans les régions inférieures). Lors d'une grande fête à Davos, la pâtre, qui aurait bientôt dû retourner traire ses vaches, se fit railler à ce sujet et envoya son alpe au diable :

"Verfluacht siiand Mutterna, Zyprian und Ritz"

"Verfluacht übar alli Bärga n und Spitz".

(Maudites soient Ligusticum Mutellina, Poa alpina, Plantago alpina, maudites soient-elles au-delà de toutes les montagnes et de tous les pics; parfois maudite soit "d'Masseggä", Cetraria islandica, qui dès ce jour est restée brune et sèche). Sur quoi un terrible tonnerre retentit et toute la montagne se précipita dans la vallée, ne laissant qu'un désert de rochers et de pierres qu'on nomma dès lors Totalp, c.-à-d. l'Alpe-Morte. La pâtre fut bannie dans le petit lac de Totalp et devint sorcière. Par mauvais temps elle tente de sortir du lac." (BUECHLI 1958:290,28, 246,287; JECKLIN 1876:41; CAFLISCH 1974:6sq, CAMINADA 1961:273).

Les activités des Walser ont fortement marqué la région. Ainsi la limite de la forêt a été refoulée par place jusqu'à 300 m plus bas, surtout sur les silicates qui sont particulièrement fertiles. En s'orientant aux rhododendrons on estime la limite naturelle ou potentielle de la forêt au nord de la vallée à 2100-2200 m et plus sur silicates; à 2000-2200 sur dolomite; la limite actuelle de 2000 à quasi 2200 m sur serpentine étant vraisemblablement naturelle.

A l'étage alpin, malgré le pâturage jadis intense et généralisé qui n'excluait guère que la serpentine et les zones accidentées, les influences humaines sur la végétation sont toujours restées secondaires face aux rigueurs du climat qui y

règne : on ne distingue pour ainsi dire pas de groupements anthropogènes. Néanmoins, le pâturage a laissé des guirlandes de terrasses créées par le bétail dans toutes les prairies sur silice dès qu'elles sont inclinées, avec des signes d'érosion locale; un appauvrissement des pentes en éléments nutritifs retirés par le broutement; sans parler de l'eutrophisation très localisée vers les repaires à bétail (LANDOLT e.a. 1976; VETTERLI 1982:12sq).

Encore aujourd'hui l'impact des animaux domestiques, vaches, moutons, chèvres, dépasse, dans toute la zone alpine envisagée, celui des animaux sauvages tels les chamois et depuis quelque temps à nouveau les bouquetins dont les populations ne cessent de croître. Seul par places les marmottes forment de grandes colonies. Mais tous ces animaux semblent éviter la serpentine et ses rares et maigres plaques d'herbes : je n'y ai rencontré qu'un trou de marmotte et à peu près aucune fumée. Il faut dire que la serpentine, avec ses larges vallées et simples crêtes, n'offre guère de refuge ni de couvert au gibier.

*

Davos est devenu une station climatique et touristique il y a plus de 100 ans et s'est gonflée en un centre international de sport alpin et de congrès, parallèlement à un recul de l'agriculture surtout dans les étages supérieurs. Dans les montagnes cela a d'abord signifié la construction d'une infrastructure plutôt localisée. Mais depuis 20 ans l'aménagement et le nivellement des pistes de ski, la construction d'innombrables remonte-pente, le passage des machines lourdes, le plasticage de rochers qui dépassent, la pose de câbles et de conduites déficient toujours plus d'hectares (voir aussi MEISTERHANS 1988), d'autant plus sur serpentine où la modestie, si ce n'est la quasi absence de végétation, semble n'encourager à aucune retenue.

Sur la serpentine, les interventions les plus massives se concentrent autour du sommet du Weissfluhjoch, avec les stations de funiculaire et de téléphériques, ainsi que l'Institut de recherches sur la neige et les avalanches. Le haut du Dorftälli n'a plus rien de naturel presque jusqu'aux baraquements des machines, 500 m sous le sommet. Le Meierhofertälli est également très touché : c'est d'autant plus triste que cette large vallée abrite une grande partie des plantes de serpentine alpine, et les seuls rares m² de végétation humide. Il n'y a guère que le triangle du Totalhorn qui soit épargné, et tout son flanc est, quasi impénétrable à sa base accidentée et envahie de pins rampants.

2.1.2 Climat

La vallée de Davos doit à son orientation NE-SW et à sa situation entre de grands massifs montagneux la tendance continentale de son climat (LANDOLT e.a. 1976:6). La station météorologique du Weissfluhjoch vers 2600 m, elle-même sur serpentine, livre des données largement valables pour la zone étudiée. Les traits dominants du climat alpin régnant sur le flanc nord de la vallée de Davos sont :

- une température annuelle moyenne d'environ -2°C et pour les 4 mois de juin à septembre de 3.6°C;
 - des précipitations annuelles moyennes d'environ 1200 mm, avec un maximum en été, la moitié des précipitations survenant de juin à septembre; la rareté des sécheresses;
 - la possibilité de gels et de chutes de neige tout au long de l'année;
 - un enneigement durant bien plus de la moitié de l'année.
- (FOEHN e.a. 1981a et b; ANNALEN 1975-1980; GENSLER 1978:114).

La température annuelle moyenne augmente en gros de .5°C/100 m de dénivellation. Quant à la période à température moyenne >5°C (voir p. 51), estimée d'après les diagrammes des climats de WALTER e.a. 1960/1967, elle comporte 40 j à 2600 m et

station météorologique	alti- tude [m]	tempé- rature [°C]*	précipi- tations [mm/an]	ennei- gement	source
Weissfluhjoch sommet	2672	-1.8	1169	9 mois	ANNALEN 1980;FOEHNe.a.81b:29
" cuvette km SE	2540	-2.5	1224	9 mois	LANDOLT e.a. 1976:6
Schatzalp	1868	2.4	1075		WALTER e.a. 1960/67
Davos	1561	2.8	1018		GENSLER 1968
meteorological station	eleva- tion	tempe- rature	precipi- tations	snow cover	source

* à 2 m au-dessus du sol

* at 2 m above ground

Fig. 3

Données climatiques annuelles moyennes de la région de Davos (v. carte p. 26).

Yearly mean climatic data for the region of Davos (see map p. 26).

Weissfluhj. 2672 m	température à 2 m [°C]					précipitations [mm]					neige j/snow d			
	1975	1976	1977	1978	moy	75	76	77	78	moy	75	76	77	78
juin	1.3	4.3	2.2	1.4	2.2	140	66	108	111	131	12	4	11	13
juillet	5.2	5.5	4.5	3.6	4.6	161	164	159	126	166	7	9	5	12
août	5.4	2.7	3.4	3.9	4.8	180	105	189	95	156	9	9	10	9
septembre	5.4	.5	1.5	1.9	2.7	87	167	37	122	98	4	12	10	12
octobre	- .8	.8	2.0	.6	- .9	28	91	25	58	72	7	14	7	9
année	-1.8	-2.8	-2.3	-2.8	-1.8	1000	1014	1128	1137	1160	126	130	150	157

Fig. 4

Données climatiques mensuelles du Weissfluhjoch (pour p. 84).

Monthly climatic data for Weissfluhoch.

125 j à 2000 m (c.-à-d. augmente de 14j/100m de dénivellation).

Les précipitations annuelles moyennes diminuent de 35 mm/100 m à Davos (plus du double dans les vallées franchement continentales). L'épaisseur de la neige atteint un maximum annuel de 2.30 m au Weissfluhjoch, contre 1.20 m à Davos (SCHUEPP e.a. 1965, feuillet 11). En période estivale, des sécheresses de plus de 10 jours sont rares (GENSLER 1978:49sq). Le sol ne se dessèche pour ainsi dire qu'exceptionnellement jusqu'au niveau des racines des plantes adultes, même en terrain ouvert. La sécheresse semble affecter plus rapidement les plantes sur carbonates que sur serpentine et silicates. Je n'ai guère observé qu'une fois des plantes entières se faner, sur un dos de terre fine de serpentine très peu colonisée.

Les vents assez faibles, <10 km/h, exercent leur fréquence maximale dans la direction SW-NE, le long de la vallée principale (SCHUEPP e.a. 1965 feuillet 13).

A l'étage alpin l'enneigement prolongé définit des périodes de végétation de 1 1/2 à 5 mois, en moyenne de quelques 4 mois vers 2400 m, augmentant à raison de 5 j/100 m de dénivellation (propres estimations; 10-15j/100m selon LANDOLT 1977:31). La durée de l'enneigement dépend évidemment beaucoup du relief et de l'exposition. Elle s'avère en corrélation étroite avec la composition de la végétation à l'étage alpin et susceptible d'entraîner des inversions dans la zonation altitudinale de la végétation (voir VETTERLI 1982:47sq; ELLENBERG 1978:530). La durée d'enneigement semble par ailleurs avoir certains liens avec le micro-climat estival (voir CAFLISCH 1974:36).

Les moyennes des températures des stations météorologiques, mesurées à 2 m au-dessus du sol et à l'ombre, ne donnent guère qu'une idée très générale de la température dont jouissent les plantes. La serpentine au soleil, ou toute autre surface foncée, peuvent accumuler une chaleur impressionnante, et certaines végétations renvoyer des souffles de chaleur bien supérieures à la température de l'air. Or les processus physiologiques décisifs pour les plantes dépendent exponentiellement de la température : les maximums et écarts journaliers autant que les moyennes au niveau du sol sont donc instructifs.

La température du sol à l'étage alpin tend à être plus élevée que celle de l'air d'autant plus que le sol est foncé et dépourvu de végétation. A une profondeur d'1.20 m dans le sol, à 2500 m, elle compterait déjà 2°C de plus sur la moyenne annuelle (ELLENBERG 1977:516).

A la surface du sol par un jour ensoleillé, les températures maximales mesurées par GIGON 1971:60 sur silicates et carbonates alpins à Davos atteignent entre 38 et 54°C pour une température de l'air de quelque 25 à 30°C à 10 cm du sol; avec le maximum absolu sur sol carbonaté dépourvu de végétation. Pour le Pic du Midi, 2877 m, sur moder noir en septembre, DIRMHIRN 1952:45 nomme un maximum de 52.3°C; et LARCHER 1977b:354 des valeurs jusqu'à 50°C sur terre nue entre buissons nains.

Quant à la surface des roches, toujours lors de jours ensoleillés en haute montagne, en fonction de leur dureté et de leur couleur, les températures maximales s'élèvent pour les diabases (aux qualités proches de la serpentine) à 3 fois la température de l'air; pour le calcaire et le marbre à 2 fois selon JAAG 1945:58; et selon MATHYS 1974 jusqu'à 4 fois la température de l'air.

Alors qu'au Weissfluhjoch, selon JAAG 1945:49sq, l'échauffement maximal d'une pierre de serpentine est de 30.3°C à la mi-avril, soit de -16°C la nuit à 14.3°C le jour, un écart de 20°C représentant une valeur courante des jours ensoleillés d'été (mesures comparables chez DIRMHIRN 1952).

Pour situer les valeurs par rapport aux plantes citons les températures de -20°C à même -40°C auxquelles peuvent résister les buissons nains en hiver (LARCHER 1977a:360); et d'autre part les quelque 40°C auxquelles les feuilles et les buissons nains peuvent s'échauffer (o.c. 320sq,354), jusqu'à plus de 50°C pour les feuilles des plantes sur roches exposées au rayonnement (à 2200 m, o.c. 1977b:379). La limite que les plantes semblent supporter sans dégâts se situerait vers 65°C, au niveau du sol, à l'étage alpin, selon KRONFUSS 1972 ex ELLENBERG 1978:529).

En général la végétation, d'autant plus si elle est fermée, tend à se créer un microclimat modéré à son avantage (CERNUSCA 1976 ex LARCHER 1977a:324, végétations subalpines à buissons nains). On peut se demander le rôle que jouent les températures, qui semblent pouvoir être extrêmes sur serpentine, lors de la colonisation d'espaces ouverts si typiques sur ce substrat, quand on songe à la sensibilité des jeunes plantules.

2.1.3 Glaciations et flore

La région de Davos a subi intensément les diverses vagues des glaciations du pléistocène qui ont recouvert le nord de l'Europe environ jusqu'au 52e parallèle et tout l'arc alpin. La dernière et la plus importante a tout englouti jusque vers 2600 m d'altitude; elle a pris fin il n'y a guère que 15'000 ans, en plusieurs étapes, laissant d'innombrables moraines.

La surface étudiée a été entièrement immergée par les glaciers, épais de 150 m. Les rares nunataks proches, telle la Weissfluh, ont été à maintes reprises envahis de névés ou de glaciers locaux. Sur les affleurements de serpentine, les mouvements des glaciers remontaient semble-t-il vers le NW, ce qui a sans doute préservé cette zone d'apports importants de moraines carbonatées. (JAECKLI e.a. 1970; HANTKE 1980:225,263; 1983:667).

On admet ainsi que seules peu d'espèces ont survécu sur place aux glaciations et que la grande majorité des espèces de la flore actuelle de Davos a immigré après le retrait des glaciers.

Les nunataks les plus proches et d'une certaine importance sont quelques rares hauts sommets entre Davos et le Rhin, et plus au nord encore, les avant-postes moins envahis par les glaciations des Alpes septentrionales : ce sont avant tout des sites calcaires très hauts, encore aujourd'hui plus riches en espèces. Or les Alpes centrales et le nord des Alpes méridionales sont pauvres en roches carbonatées, mais avec un peu partout des roches marneuses. Enfin les contreforts du sud des Alpes, à carbonates et silicates, y compris l'Engadine et ses nombreux hauts sommets, ont offert des refuges encore plus favorables aux plantes, mais en partie très éloignés de Davos.

Ainsi les espèces des carbonates ont surtout recolonisé la région à partir du nord, celles du sud étant en grande partie entravées par les grandes masses silicatées à traverser. Alors que les espèces des silicates sont venues par le sud, par l'Engadine, et n'ont, elles aussi, de loin pas toutes réussi à atteindre Davos. Aussi Davos compte-t-elle aujourd'hui une flore des carbonates plus pauvre que celle des Alpes septentrionales et une flore des silicates plus pauvre que celle des Alpes plus méridionales, les silicates abritant plus d'espèces que les carbonates. (HESS e.a. 1976,1:24sq,40sq; LANDOLT e.a. 1976:7sq; SCHIBLER 1929 (in 1937:X).) Quant à la flore sur serpentine, elle est entièrement constituée d'espèces empruntées aux environs, à l'exception d'une seule espèce strictement restreinte à la serpentine, l'*Asplenium serpentini*, dont les spores ont manifestement réussi à essaimer jusqu'à Davos, cf p. 164. La situation de la flore sur serpentine par rapport à celle sur silicates et carbonates est discutée p. 207sq.

2.1.4 Géomorphologie

La géomorphologie sur la serpentine de Totalp suit un schéma relativement simple : des crêtes de roche affleurante aigües et prolongées, avec de vastes éboulis sur les flancs, entrecoupées de larges vallées arrondies peu accidentées, au fond tapissé de champs de pierres. Par exemple :

- l'arête N-S du Weissfluhjoch
- l'arête NW-SE du Mittelgrat
- l'arête W-E du Totalphorn
- les arêtes W-E et N-S du Schwarzhorn, à serpentine veinée de calcite et à ophicalcites

Un quart de la surface est de la roche affleurante, le reste se répartit entre éboulis, moraines et fonds de vallée. Les pentes N sont plus raides que les S (N 65° W - S 65° E) car les couches plongent vers le sud. Sous les affleurements des crêtes, les éboulis débutent gravillonneux, bleu-gris et peu altérés, jusqu'à devenir au pied des pentes des amoncellements de blocs atteignant le 1/4 de m³, stables, à écorce d'altération rousse, tranchant sur le fond de la vallée. Celui-ci présente par contre toutes les classes granulométriques jusqu'aux plus fines trahissant une moraine de fond. Les massifs de serpentine-augite sont roux, beiges et bleutés, alors que l'ophicalcite du Schwarzhorn est plus sombre, noire, bleutée et les caillasses plus rouillées.

Sur silicates et carbonates la géomorphologie apparaît plus diverse et plus complexe : pics plus escarpés, accidentés, moins d'éboulis que sur serpentine. Une colonisation bien plus intensive les stabilise et freine fortement une érosion physique à grande échelle.

Eboulement de Totalp. L'arête du Totalphorn se casse le nez à l'est et bée sur la vaste niche d'ablation d'un éboulement tardi-glaciaire qui s'est répandu sur 6.6 km jusqu'à Selfranga près de Klosters (CADISCH 1921:90; FRUEH 1938:III 511sq; GUTERSOHN 1964:326). Certaines parties de ce flanc semblent plus instables à en juger les grands cônes d'éboulis gris non altérés, où l'érosion physique tend à prédominer. A moins que l'on puisse expliquer les différences d'alté-

ration tant physique que chimique déjà par des différences de texture ou de constitution de la roche (cf p. 102, 113sq). La masse de cet éboulement impressionnant, estimée à un 1/2 km³ (CADISCH 1921:67 ex MAISCH 1981:59), soit un des plus importants des Alpes, s'est répandue surtout sous la forêt de Drusatscha, créant le seuil de Wolfgang, et verrouillant la vallée vers Klosters, imposant une inversion du cours de la Landwasser qui s'écoulait jadis dans le Prättigau. Ces événements eurent lieu il y a 13'000 à 12'000 années, après le stade du Gschnitz. HANTKE (1978:111) s'explique cet éboulement par l'imbibition d'humidité accrue lors de la fonte des glaciers, associée à des dérangements tectoniques. MAISCH 1981:21,58sq démontre qu'il s'agirait d'une série d'éboulements en 3 phases principales, et que le lac de Davos, que l'on pensait né de ces événements, aurait primairement été endigué par des progressions glaciaires.

serpentine	s.s.:	au sens strict : famille de minéraux de structure $Mg_3Si_2O_5(OH)_4$ avec plus ou moins de Fe.
serpentine	s.l.:	anciennement : ensemble assez élastique de divers types d'ultramafites, plus ou moins serpentinisées en une grande variété de produits, et de roches qui sur le terrain leur sont le plus souvent associées.
	:	en géobotanique : serpentinites, péridotites et pyroxénites, soit en gros ultramafites (sans amphibolites), c.-à-d. des roches unilatéralement ferromagnésiennes et pauvres en Ca, Al, K, P.
serpentinite	:	roche constituée des minéraux serpentines, issue de la serpentinisation des minéraux olivine et pyroxènes.
serpentinisation	:	métamorphisation par altération hydrothermale de péridotites, aboutissant à de la serpentinite et à une part changeante de composés plus ou moins libres de Fe, Ca, Al.
péridotites	:	roches constituées principalement du minéral olivine et secondairement de minéraux pyroxènes.
pyroxénites	:	roches constituées principalement de minéraux pyroxènes.
mafique	:	ferromagnésien, riche en magnésium (ma) et fer (fe), sans quartz, de couleur sombre, soit mélanocrate (par opposition à leucocrate ou sialique). Sont mafiques les minéraux serpentines, grenat, olivine, pyroxènes, amphiboles, biotite.
ultramafique	:	contenant 70% (ou plus) de minéraux mafiques, sans quartz ni feldspath. Comprend les "serpentines s.l." et amphibolites; est plus ou moins synonyme de ferromagnésien.
ultramafite	:	roche ultramafique.
basique	:	pauvre en SiO ₂ .
ultrabasique	:	contenant 45% (ou moins) de SiO ₂ . Les roches ultrabasiques réunissent encore plus de roches que les ultramafiques. Peut prêter à confusion si employé en parlant de serpentine s.l.
ophiolite	:	association génétique distincte de roches à prédominance mafique à ultramafique.
	:	à l'origine : synonyme de serpentinit(e).
ophicalcite	:	(ophiolite, ophite) : serpentinite mélangée à des minéraux carbonatés.
roches vertes	:	synonyme de basites et ultrabasites.

Fig. 5

Serpentine et nomenclature géologique associée. Complété par fig. 13, 14 p. 32. (COLEMAN 1977:1-7; BROOKS 1987:8sq; PETERS 1963:534; BACH 1976:161; GANSSE 1973).

Serpentine associated geological nomenclature.

2.2 Géologie de la serpentine

L'affleurement de la verte serpentine de Totalp, au nord de Davos, se situe au carrefour de plusieurs nappes géologiques, riches de leurs différentes couches, appartenant en particulier à la zone des écaillles d'Arosa. Les roches voisines de la serpentine alternent ainsi, sur un espace restreint, entre silicates acides et carbonates.

- "Silicates" dans ce travail résume les roches cristallines acides, soit : avant tout des paragneiss et schistes micacés, au Salezerhorn (NW), au Grüenturm et au Strela; des gabbros au Salezerhorn (SE); ainsi que quelques radiolarites crétaciques, p.ex. au Gotschna au N de Parsenn, et au N du Schwarzhorn.
- "Carbonates" résume les roches sédimentaires basiques, soit : des dolomies triassiques et quelques autres calcaires, au Schiahorn et au Gotschna; des dolomies crétaciques au Weissfluh.

Voir Totalp fig. 9 à 11 p. 27sq; carte géologique de la Suisse 1972 1:50'000; et pour Davos CADISCH e.a. 1929; 1953:389-390; 1963, etc.; (nouvelle version de la carte géologique de Davos en préparation).

*

La géologie de la serpentine et de ses proches parents, particulièrement compliquée, n'est guère mieux comprise et discutée au niveau international que depuis une quinzaine d'années. Il a régné jusque là une abondance de termes à usage limité et changeant à propos de ces roches, véritable jungle pour les biologistes. Il est ainsi bon de garder à l'esprit de quelle époque datent les travaux cités. Ce chapitre a pour but de cerner géologiquement ce que l'on entend par serpentine et de situer l'usage qui en est fait en géobotanique.

2.2.1 Tectonique

Du point de vue tectonique, la serpentine de Davos et les roches voisines qui serviront de termes de comparaison - et avec elle quasi toutes les serpentines alpines - se logent sur l'importante démarcation orogénique qui sépare les masses (au N et W) principalement sédimentaires de la nappe pennique, plongeant ses racines vers le SE, des masses (au S et E) avant tout cristallines de la nappe austro-alpine, superposées sur les premières (cf fig. 7 et 12 p. 24sq). Cette zone intermédiaire correspond à une nappe d'ophiolites alpines mésozoïque (DIETRICH e.a. 1974:304).

*

L'originalité des serpentines commence ainsi déjà par leur tectonique particulière qu'elles partagent plus généralement avec quelques autres roches associées sous le terme d'ophiolites. Selon COLEMAN (1977:7-14, 145, 57) les ophiolites correspondent en général à de la croûte océanique ancienne et à des fragments relictuels du manteau supérieur (ou Sima à caractère basique). Cette lithosphère océanique est elle-même générée à partir du manteau supérieur, dans les sillons dorsaux océaniques où il y a déjà métamorphose (primaire). Le passage dans l'océan jusque vers les marges continentales s'accompagne de modifications et d'associations d'autres éléments. Vers la jonction avec les plateaux continentaux, la croûte océanique s'enfonce dans ou sous les marges continentales. Ces lignes de suture sont aussi des zones séismiques et orogéniques remarquables. Une infime partie de cette croûte océanique échappe à cette subduction et émerge dans la croûte terrestre (ou Sial, le plus souvent acide) en parcelles isolées dans des paysages géologiques très différents. Ces fragments subissent alors souvent de fortes métamorphoses. Or les péridotites serpentinisées lors de ces mouvements tectoniques initiaux offrent des qualités physiques qui rappellent le sel. Elles forment un milieu plastique, moins dense que les roches adjacentes, et peuvent ainsi incorporer des fragments d'ophiolites, de sédiments associés, etc., jusqu'à créer des mélanges à structure interne encore compliquée par les



Fig. 6

Serpentines de l'Europe de l'Ouest (parfois non distinguées des autres ultramafites; principalement d'après IRWIN e.a. 1972; littérature géobotanique cf vue d'ensemble chez BROOKS 1987).

Serpentines of Western Europe (sometimes not distinguished from other ultramafites; mainly according to IRWIN e.a. 1972; geobotanical literature see general view in BROOKS 1987).

SERPENTINES DE L'EUROPE DE L'OUEST

Italie

- 1 Genova NW; Framura, Camporgiano / Spezia NW-E (Liguria)
- 2 Bobbio, Piacenza S, Bologna W (Emilia-Romagna)
- 3 M. Ferrato, Impruneta, Alta Val Tiberina, Murlo, Val di Cecina / Firenze, Siena, Livorno (Toscana)
- 4 Isola d'Elba
- 5 Latronico (Potenza)

France

- 6 Cap Corse - Nonza - Corte - St Antoine (Hte Corse)
- 7 Fréjus E, Draguignan E (Var, Côte d'Azur)
- 8 Lavalens NW / Grenoble SE (Isère, Alpes)
- 9 Gougeaux / Eloyes / Epinal S (Vosges)
- 10 Massif armoricain (Finistère, Bretagne)
- 11 La Flotte, La Roche l'Abeille, St Germain les Belles / Limoges S (Hte-Vienne, Limousin)
- 12 Puy de Voll, Massif de la Cau / Firmi/ Figeac E (Aveyron, Midi)
- 13 St Béat, Bagnère de Luchon, lac de Lherz (Hte Garonne, Pyrénées) (d'où lherzolite)

Espagne

- 14 Sierra Bermeja / Ronda S (Málaga)
- 15 Santiago de Compostela - Mellid - Cape Ortegal (La Coruña)

Portugal

- 16 Bragança - Vinhais, Rio Sabor (Trás-os-Montes) (d'où bragançaite)

Grande-Bretagne

- 17 Lizard Point (Cornwall) (d'où lizardite)
- 18 Balmahie Hill, Grey Hill (Ayr, Scotland)
- 19 I. of Arran (Scotland)
- 20 Loch Lomond, Glendaruel (Stirling, Argyll, Scotland)
- 21 Glen Urquart / Loch Ness, Arnamurchan Point (Inverness, Scotland)
- 22 I. of Skye, I. of Rhum (Scotland)
- 23 région de Fife (Scotland)
- 24 Meikle Kilrannoch, Coyles of Muick, H. of Towanreef, Glenkindie, etc. (Aberdeen, Scotland)
- 25 Shetland, Fetlar, Keen of Hamar en Unst

Norvège

- 26 Høle (Rogaland)
- 27 Sunnmøre (Romsdale, More W)
- 28 Leka, Rødøy (Nord Trondelag N, Nordland S)
- 29 Rana / Narvik W, Tromsø S (Troms)
- 30 Stjernøy, Seiland (Finnmark)

Suède

- 31 Handöl, Kall (Jämtland W)
- 32 Muruhatten - Ammarfjällen (Västerbotten NW, Jämtland N)
- 33 Kvikkjokk, Gällivare (Norrbotten)

Carélie (incomplet)

- 34 Petschenga

Finlande (incomplet)

- 35 Juuka, Kaavi, Outokumpu (Kuopio)

Allemagne

- 36 Vosges
- 37 Clausthal (Harz, Niedersachsen) (d'où harzburgite)
- 38 Zöblitz (Erzgebirge, Sachsen)
- 39 Wurlitz, Grötschenreuth (Fichtelgebirge, Bayern NE), Frankenwald (Bayern), Vogtland (Sachsen)
- 40 Furth im Wald SE (Böhmerwald, Bayern E)

Pologne

- 41 Zabkowicz, Szklana Gora (Silésie polonaise)

Tchécoslovaquie

- 42 Mariánské Lázně (Bohème W)
- Einsiedel, Berounka, Nikles (Moravie N)
- 43 Krems / Čes. Budějovice SW (Bohème S)
- 44 Mohelno / Mor. Budějovice - Mor. Krumlov; Náměšt S, SE (Moravie SW); V. Meziříčí E - Tischnowitz (Moravie)
- 45 Dobšiná (Basses Tatras)
- 46 Raskov (?)

Autriche

- 47 Gurhofgraben / Aggsbach / Melk, Dunkelsteinerwald, Krems (Nieder Oesterreich)
- 48 Bernstein, Erdödy Graben / Güns, Kohfidisch / Eisenberg (Burgenland)
- 49 Kraubath, Speik-Kogel, Kirchdorf / Pernegg (Glein-Alpen, Steiermark)
- 50 Oppenberg, Trieben / Rottenmann (Rottenmanner Tauern, Steiermark)
- 51 Heiligenblut, Stubach-Tal, Tauern-K. (Hohe Tauern), Gross-Glockner, Lasörling (Ost-Tirol)
- 52 Zillertaler Alpen, Ahrntal (Tirol: A, I)

Yougoslavie

- 53 Maribor, Celje / Slovenska Bistrica (Slovénie)
- 54 Zagreb N (Slovénie)
- 55 Kozarac (Prijedor, Kozara) (Bosnie-Herzégovine)
- 56 Ozren : Banjaluka - Dobo - Žepče; Velez : Banovici - Olovo (Bosnie-Herzégovine)
- 57 Rudo - Drinsko (Bosnie-Herzégovine)
- 58 Vajevo S - Čačak NW (Serbie)
- 59 Beograd - Kragujevac (Serbie)
- 60 Raska / Ibar (Serbie)
- 61 Kos. Mitrovica - Skopje (Kosovo)

Albanie

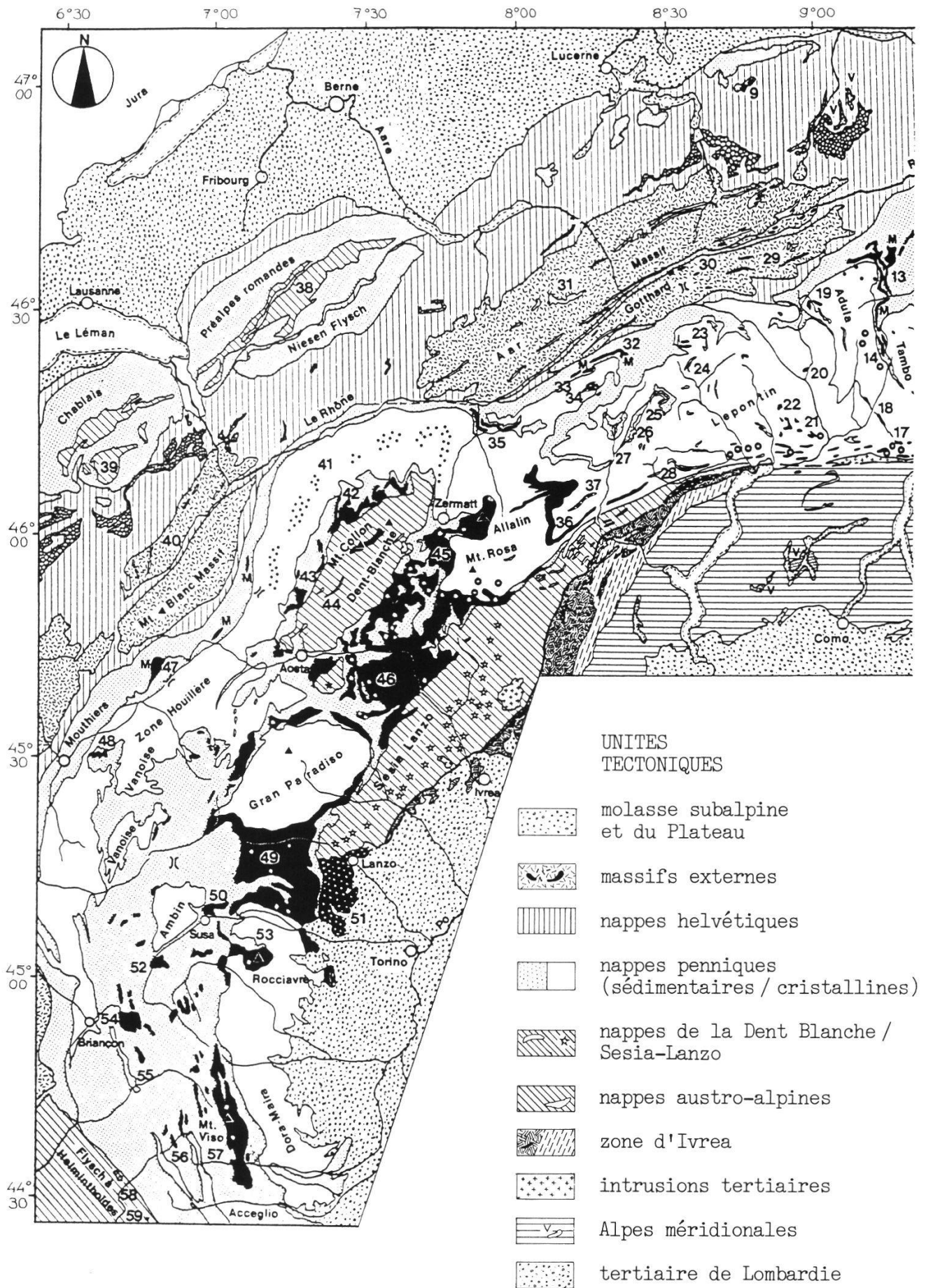
- 62 Kukës - Tropojë - Pukë - Burrel
- 63 Korëë - Qukës - Leskovik (- Mt Smólikas)

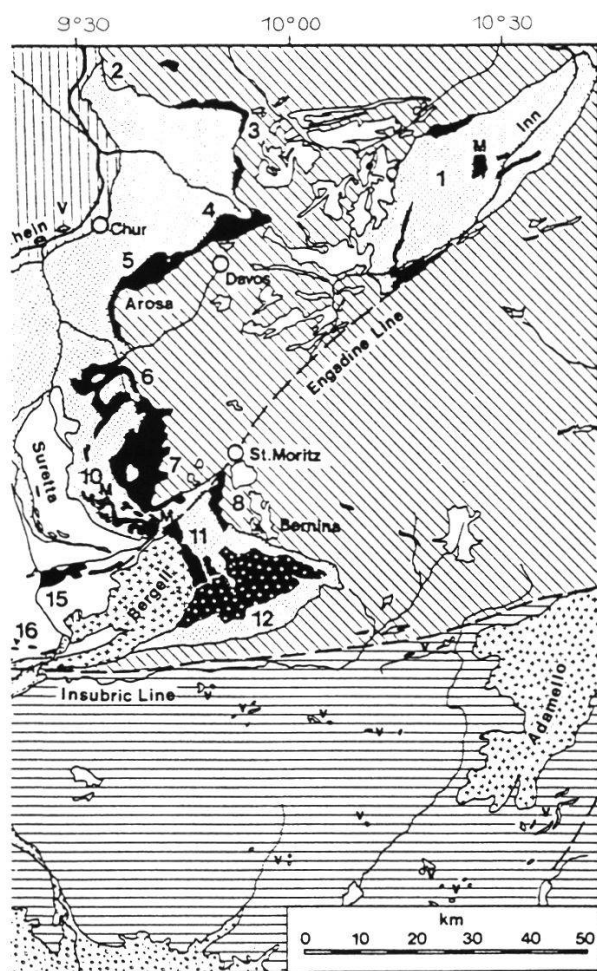
Grèce

- 64 Mt Smólikas, Chromion, Mt Grammos, Col de Katara (Ioannina)
- 65 Kteni, Mt Vourinos, Pr. Servia (Olympos N) (Kozánē)
- 66 Domokos (Óthrys)
- 67 Argolís, Kórinthos N (Pelóponnēsos)
- 68 Mantúdition, Évboia)
- 69 Mt Voras (Pélla)
- 70 Vavdos / Thessalonikē S, Ormiglia / Athōs NW, Nigrita (Chalkidikē, Thessalonikē)
- 71 Suflíon (Thrakē)
- 72 Mytilene (Lésbos)
- 73 Ródos NW
- 74 Crète SWW

Bulgarie

- 75 Ferdinandovo / Plovdiv S (Plovdiv)
- 76 Kirkovo, Gol. Kameniane, Sinikli / Momčilgrad S (Haskovo)





MAFITES ET ULTRAMAFITES
DU METAMORPHISME ALPIN

	ophiolites
	ultramafites
	éclogites, schistes bleus
	amphibolites
	mafites volcaniques
	sédiments mafiques

LOCALITES A SERPENTINE

	km ² ophiolites:serpentes
1 Basse Engadine : Samnaun N+E, Tarasp-Scuols N+S	23:
2 Liechtenstein E	8:
3 Rätikon	4:
4 Klosters-Davos-Totalp	20:6
5 Arosa	33:
6 Oberhalbstein N : Tiefencastel	35:
7 Oberhalbstein S : Lac de Marmorera	77:14
8 Haute Engadine : Val Fex	5:1
10 Val Bregaglia : Piz Duan N	16:
12 Val Malenco	:100
13 Vals-Safien	27:
15 Chiavenna, Val Bondasca	13:
19 Adula, V. Carassina, Cima Giù	
21 Arbedo W : Alpe Arami, Alpe Alai	1:
27 Agaro, Valle del Isorno	1:
28 Valle Vigezzo, Centovalli	4:
34 V. Conches S : Geisspfad	5:
35 Viège	4:
36 Domodossola SW : Antrona - Val Laona	55:4
37 Domodossola W : Moncucco	4:
42 Dent Blanche : Zinal - Mauvoisin	33:
43 Aosta : Val d'Ollomont	11:
45 Zermatt - Saas Fee - Aosta NE	80:9
46 V.d'Aosta : Châtillon S	119:
48 Moutiers SE : Mt-Jovet	3:
49 Grand Paradis : Stura d'Ala - Stura di Viù	110:
51 Lanzo S	136:
53 M.Rocciavré, Fenestrelle	15:
54 Briançon E : Montgenèvre	20:
55 Briançon SE : Queyras	3:
56 M. Viso W : Haute Ubaye	16:
57 Monte Viso	47:

Fig. 7

Ophiolites Alpines, avec 32 localités présentant soit des serpentinites, péridotites ou pyroxénites, selon DIETRICH e.a. 1974, et ordre de grandeur des affleurements selon les cartes géologiques de la Suisse et de l'Italie.

Alpine ophiolites, with 32 localities presenting either serpentinites, peridotites or pyroxenites, according to DIETRICH e.a. 1974, and an approximation of the outcrop surfaces according to the geological maps of Switzerland and Italy.

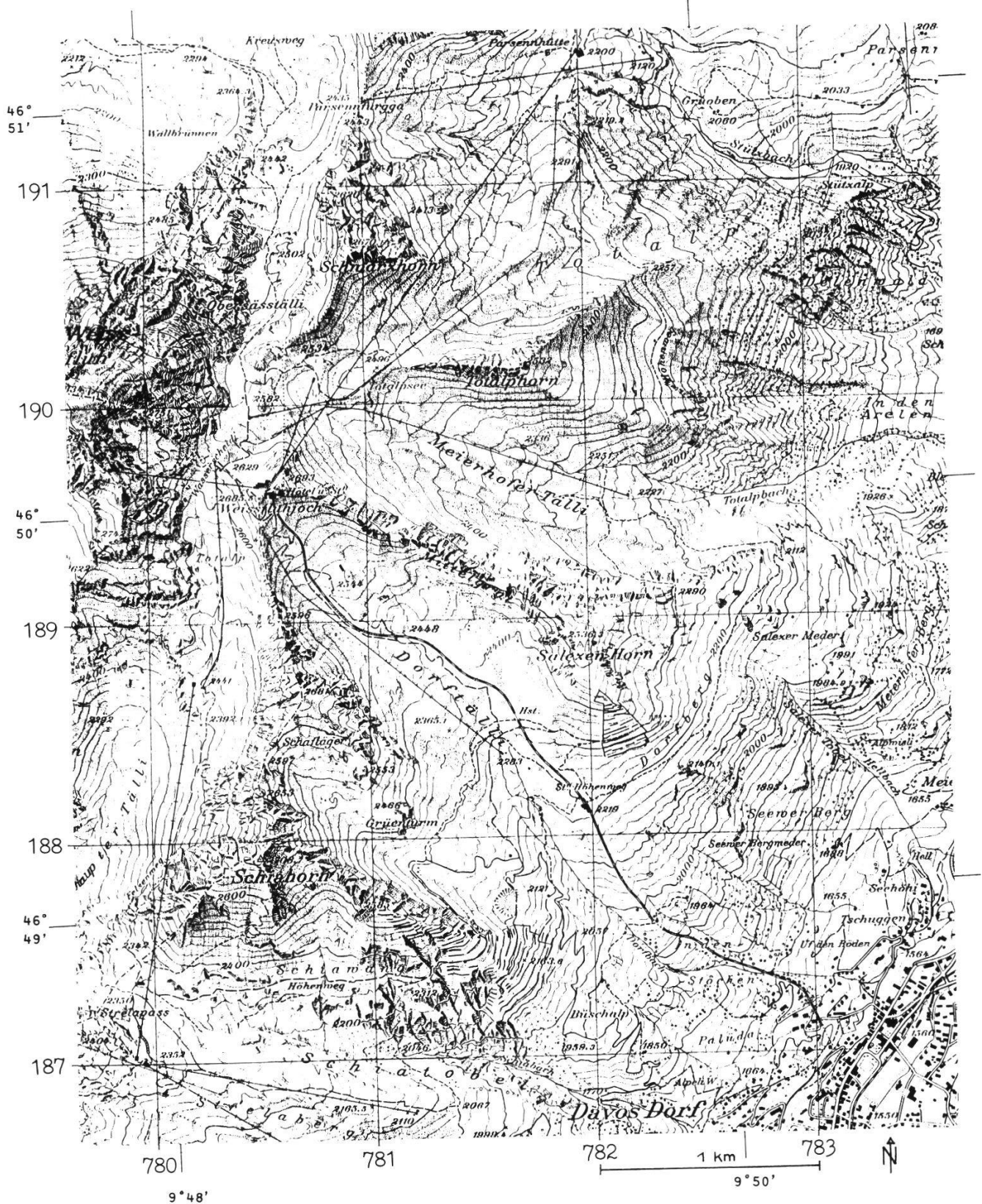
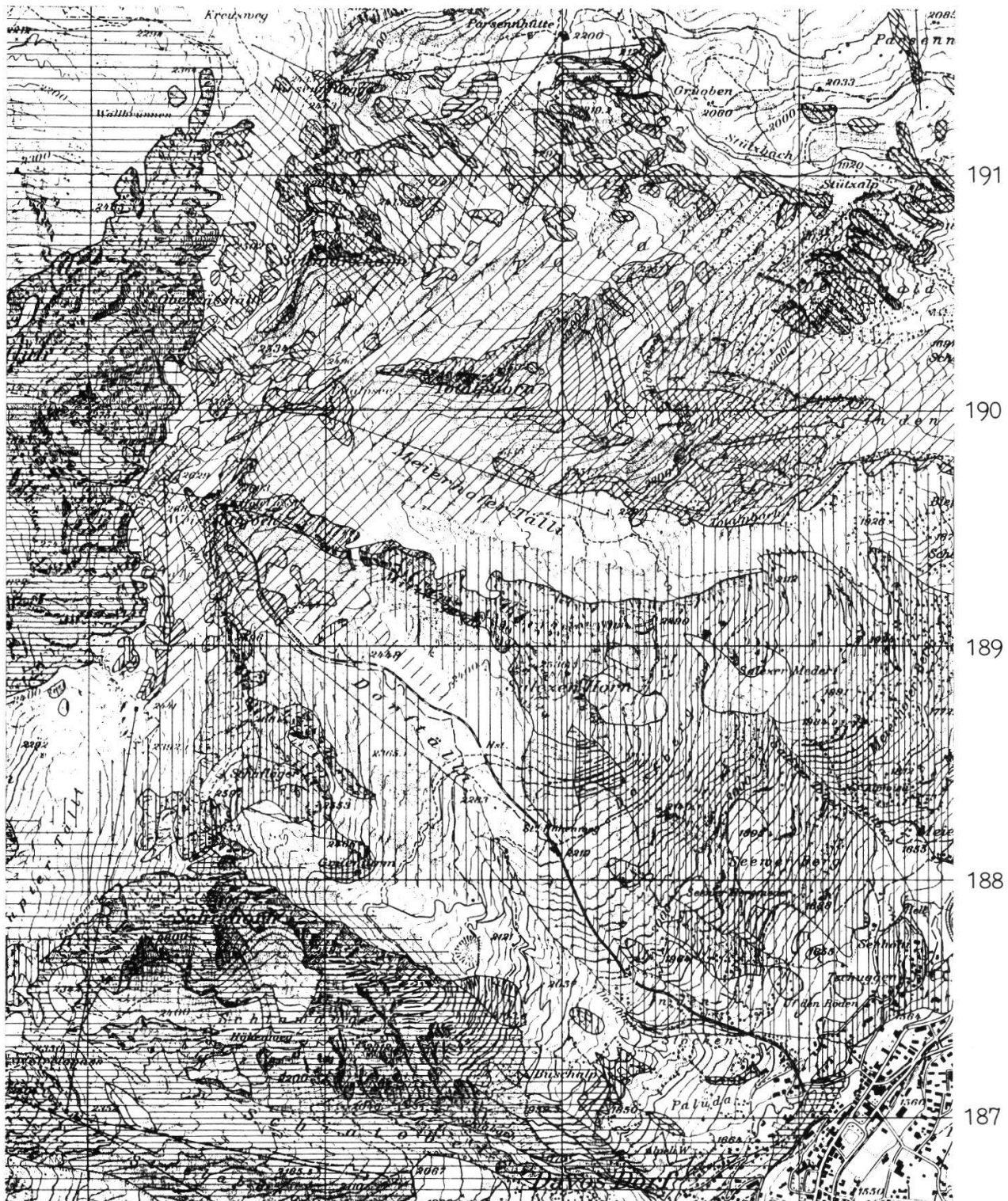


Fig. 8
Géographie de Davos (extrait de la carte nationale 1:25000 feuillet 1197 de 1985
reproduit avec l'autorisation du service topographique fédéral).
Topographic map of Davos.



géol.	sols	
		serpentine-augite, serpentine vraie, péridotite, pyroxénite
		ophicalcite rouge et verte, serpentine à veines de calcite
		silicates, cristallin
		carbonates, sédimentaire
		autre, mélange

Fig. 9
Géologie de Davos : affleurements et sols en dérivant (reportée d'après la carte géologique de Davos de CADISCH e.a. 1929 et pour la serpentine de PETERS 1963).
Geologic map of Davos.

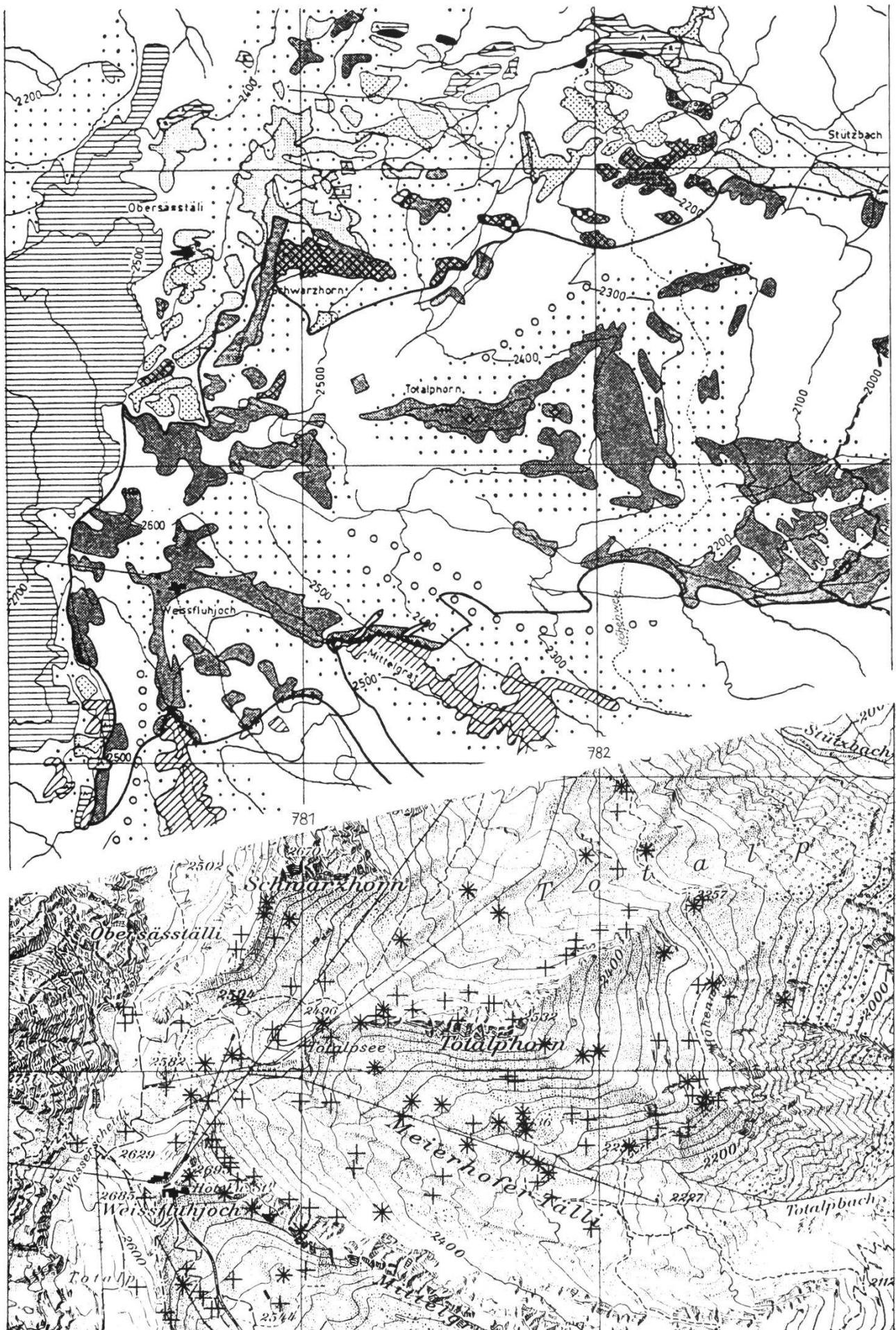


Fig. 12 (données annexe 4)
Emplacements des relevés de la végétation + et du sol x sur serpentine.
Situation of the vegetation + and soil x relevés on serpentine.

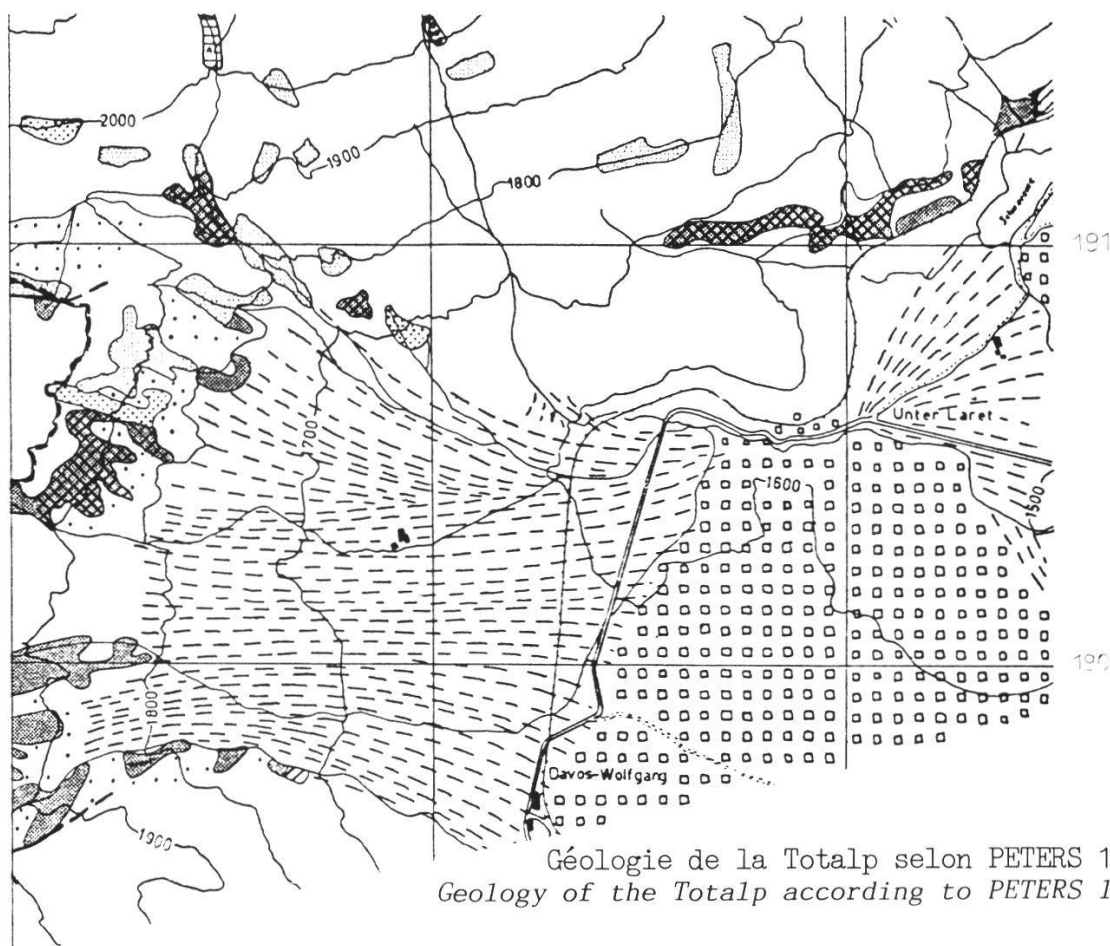


Fig. 10
Géologie de la Totalp selon PETERS 1963:tab.I.
Geology of the Totalp according to PETERS 1963:tab.I.

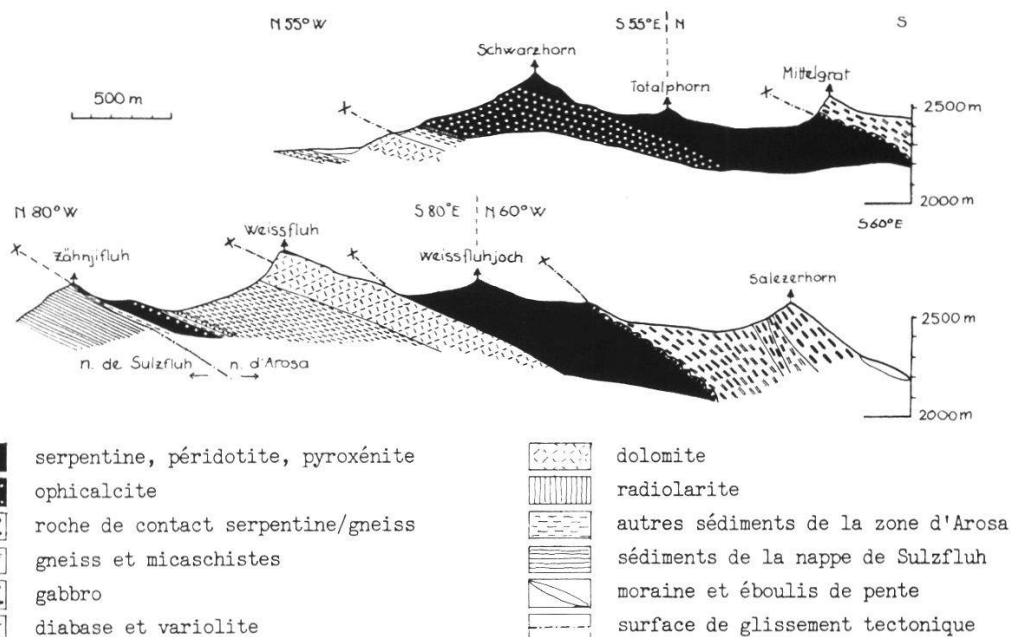
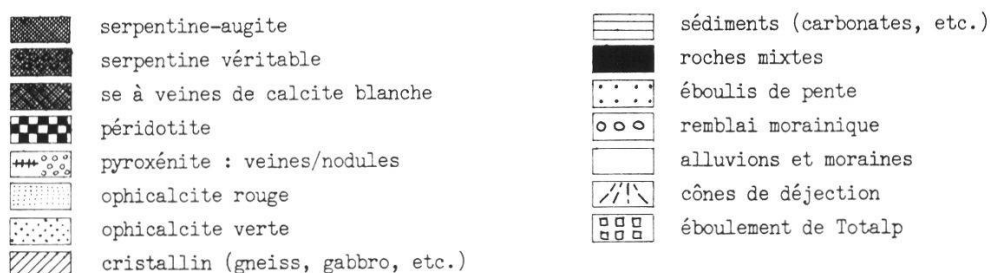


Fig. 11
Profils à travers la serpentinite de Totalp selon PETERS 1963:tab.II.
Profiles through the serpentinite of Totalp according to PETERS 1963:tab.II.

tectonismes ultérieurs. Ces protrusions vers le haut conduisent ainsi souvent au démembrement des ophiolites. Cela explique les affleurements complexes de ces roches qui ne constituent que <1% de la surface émergée de la terre (BROOKS 1987:5). Voir distribution mondiale des ceintures ophiolitiques chez COLEMAN 1977:96,103,141, étroitement liées aux bordures des plaques tectoniques.

Les associations de roches des ophiolites comprennent en principe, de la base au sommet :

- des ultramafites, prédominantes, principalement des péridotites métamorphiques, constituées au départ de proportions variables en dunite, harzburgite, lherzolite, et plus ou moins serpentinisées par la suite;
- des mafites gabbroïques (pouvant dériver en amphibolites, telles prasinites, etc.);
- des mafites basaltiques, diabases, etc. (généralement absentes des Alpes);
- des mafites volcaniques, telles pillow lava, auxquels peuvent s'associer des sédiments pélagiques (radiolarites, etc.) et des précipités métallifères. (COLEMAN 1977:6,17,22; DIETRICH e.a. 1974:292; fig. 13).

*

En Europe, les roches ultramafiques affleurent dans deux zones principales (fig. 6) :

- au bord NW de la plaque tectonique eurasiennne, dans la vieille ceinture ophiolitique calédonienne, datant surtout du précambrien et paléozoïque, s'étendant de l'Ecosse à la Scandinavie;
- au bord S de la plaque eurasiennne, dans la jeune ceinture ophiolitique méditerranéenne (continuant jusqu'à l'Himalaya), datant surtout du crétacé au mi-tertiaire, à savoir dans les plissements alpins causés par la pression de la part de la plaque tectonique africaine (voir schéma évocateur du développement ophiolitique alpin chez DIETRICH e.a. 1974:307). (BROOKS 1987:170, 208sq).

La nappe alpine d'ophiolites fig. 7 comprend en particulier les ophiolites d'Arosa, avec la zone de Totalp et des écaillés d'Arosa, les ophiolites de la nappe de la Platta et celles d'Oberhalbstein. Bien plus, elle commence très mince déjà dans le Lichtenstein et le Rätikon et émerge en quelques points autour de la fenêtre de l'Engadine, en Basse-Engadine et, au-delà de la ligne tectonique de l'Engadine, dans le vaste affleurement du Val Malenco. Elle s'éclipse ensuite en Haute-Engadine pour réapparaître en surfaces importantes dans les Alpes occidentales, bordant les massifs du Monte Rosa et de la Dent Blanche, la moitié E du Val d'Aoste dans les Alpes Pennines puis Graies, ainsi que le S du Gran Paradiso, complexe d'ophiolites schistes lustrés dans les Alpes Graies. Elle continue par morceaux dans les Alpes Cottiennes, Monte Viso, etc., jusqu'à l'extrémité S de l'arc alpin.

*

Dans la région de la Totalp de Davos, la nappe d'ophiolites compte, à côté des roches plus ou moins serpentinisées, d'importants affleurements d'ophicalcites rouges et vertes (voir fig. 10). Ces ophicalcites sont des mélanges de matériaux calcitiques et péridotitiques fortement serpentinisés (PETERS 1963: 531), mélanges liés en particulier aux phénomènes de subduction au début de l'orogénèse alpine au crétacé (voir fig. 12). Alors que vers Arosa les affleurements de la nappe d'ophiolites comptent surtout des diabases et des mafites volcaniques (pillow lava).

Le métamorphisme ultérieur subi à divers degrés par ces masses pendant l'orogénèse alpine est plutôt modéré à Davos et plus prononcé vers le S (DIETRICH e.a. 1974:306; TROMMSDORF e.a. 1974:338). Il s'exprime par exemple par différents degrés de serpentinisation, de mélange et de refonte avec les roches de contact, etc., résultant en une diversification minéralogique.

*

2.2.2 Pétrographie

La serpentine est une roche à cassure tantôt vert sombre, noire ou bleue, polycristalline compacte, de texture massive à feuilletée, parfois traversée de filons fibreux ou à structure maillée. Serpentine et ophiolite tirent leur étymologie de serpent, la première du latin, la seconde du grec, vraisemblablement à cause de leur couleur verte plus ou moins chinée, si ce n'est inconsciemment à cause de leur rareté, de leur étrangeté teintée de monstrueux et de leur origine des couches profondes du monde, tous des attributs que symbolise le serpent (JUNG 1950:373). La serpentine peut être très fissurée, souvent à cause de l'augmentation du volume due à la serpentinitisation. Ces fissures sont parfois remplies de calcite (PUTNAM 1969:136). Les serpentines forment souvent, et dans toutes les parties du globe, des éboulis de petits blocs (DE QUERVAIN e.a. 1963:57) et les sols squelettiques et peu profonds y sont très typiques et répandus (voir p. 113). L'altération chimique externe, si elle a lieu, se traduit souvent par une croûte rousse, très rugueuse, les différentes composantes minéralogiques s'altérant différentiellement (PETERS 1963:619,672sq et p. 117).

*

En Suisse on exploite la serpentine comme pierre de taille et de décoration à Selva (Poschiavo), Kämmleten (Hospental), Pontresina, etc. (DE QUERVAIN e.a. 1949:150-152). Quant à la pierre ollaire (de olla, latin, signifiant le pot) - communément appelée serpentine - il s'agit d'une variété compacte de serpentine quasi réfractaire à l'eau, à teneur variable en talc, serpentine, magnésite, etc., mais où le talc prédomine. Elle peut être polie ou façonnée au tour, utilisée dans la confection de fourneaux et de récipients, la pierre durcissant au feu. Elle est d'autant plus dure et difficile à sculpter que la teneur en olivine et diallage p.ex. s'accroît (DE QUERVAIN e.a. 1949:150).

Les massifs de serpentine peuvent renfermer des gisements exploitables de Cr et Ni, voire de Co et Cu, en particulier là où des phénomènes latéritiques conduisent à une concentration de ces éléments : Nouvelle Calédonie, Grandes Antilles, Oregon (PEDRO e.a. 1966:613 et LACROIX 1943 ex BERRE 1974:146). La chromite a été exploitée à partir du 19^e siècle à Unst (Shetland; SPENCE 1957:923). Associées aux ophiolites elles peuvent encore accompagner d'autres minerais (cf p.ex. carte des minerais de l'Oberhalbstein, DIETRICH 1972).

2.2.3 Minéralogie

Les roches ultramafiques sont essentiellement composées des minéraux mafiques serpentines, olivines, pyroxènes, amphiboles, biotite, fig. 5 p. 20 et fig. 13; parmi les minéraux accessoires on compte des oxydes de métaux, tels magnétite Fe_3O_4 , chromite, spinelles (oxydes XY_2O_4 de divers métaux), ainsi que des grenats, biotite et talc (voir aussi PROCTOR e.a. 1975:257).

Comme en écologie, peut-être plus encore qu'en géologie, on réserve le terme de roche "serpentine s.l." à des silicates unilatéralement ferromagnésiens, pauvres en Ca, Al, K, P, on ne compte généralement sous ce terme que les ultramafites pauvres en amphiboles et sans biotite, par contre souvent des roches riches en talc. En effet, les minéraux les plus exclusivement magnésiens sont les serpentines, olivine (forstérite Mg_2SiO_4), enstatite et talc; alors que les minéraux clinopyroxènes, et plus encore les amphiboles, sont des ferromagnésiens déjà plus riches en Ca et Al; et les biotites en K, fig. 13.

Les minéraux serpentines, s'ils sont majoritaires, constituent les roches serpentinites. Alors que les minéraux olivines avec les nombreux pyroxènes constituent une multitude de roches, selon leurs proportions relatives, les conditions de genèse et l'intensité de la métamorphisation : à savoir principalement des péridotites, fig. 13 et 14.

serpentinite	: roche constituée en prédominance des minéraux serpentine lizardite, clinochrysotile et antigorite, avec des teneurs mineures en talc, brucite $Mg(OH)_2$, magnétite Fe_3O_4 et carbonates.
dunite	: péridotite constituée à plus de 90% d'olivine et de très peu de pyroxènes.
harzburgite	: péridotite constituée surtout d'olivine, puis d'orthopyroxènes, avec du spinelle chromifère. Prédomine dans quasi toutes les ophiolites.
lherzolite	: péridotite constituée surtout d'olivine, plus riche en pyroxènes, tant ortho- que clino-, et en Al_2O_3 , CaO et alcalis que l'harzburgite, avec du spinelle chromifère. Considérée comme péridotite des zones racinaires; non accompagnée des roches habituellement associées aux ophiolites.
wehrlite	: péridotite constituée surtout d'olivine, puis de clinopyroxènes.
webstérite	: pyroxénite constituée surtout de pyroxènes, puis d'olivine.

Fig. 14

Serpentine et nomenclature des roches associées. Complète fig. 5 p. 20 et fig. 13. (COLEMAN 1977:21sq,98,158; BROOKS 1987:13sq.)

Serpentine and nomenclature of associated rocks.

composantes principales	augite (diallage) $CaMg(Si,Al)_2O_6$	composantes secondaires	olivine $(Fe,Mg,Mn)_2SiO_2$
	enstatite $(Mg,Fe)_2SiO_6$		surtout forstérite Mg_2SiO_4
	chrysotile $(Mg,Fe)_3(Si,Al)_2O_5(OH)_4$		magnétite Fe_3O_4
	lizardite "		pentlandite $(Fe,Ni)_9S_8$
			grenat $Ca_3(Fe,Al,Cr)_2(SiO_4)_3$
			picotite (spinel) $(Fe,Mg,Ni)(Al,Cr)_2O_4$
			rutile TiO_2
			titanite $CaTiSiO_5$ etc.

Fig. 15

Composantes minéralogiques de la roche serpentine augite de Davos, selon PETERS 1963:620.

Mineralogical components of the augite serpentine rock from Davos.

	minéral augite	minéral enstatite	minéral chrysotile massif	minéral grenat (déma- toïde)	roche augite	minéral anti- gorite	minéral olivine	minéral ortho- pyroxène	minéral diopside	minéral chlorite	minéral talc
%											
SiO ₂	49.0	57.2	38.	36.	39.3	42.5	40.8	57.8	55.1	33.9	62.1
Al ₂ O ₃	8.0	2.2	3.6	4.6	3.3	2.1	<.02	.02	<.03	12.2	<.02
Fe ₂ O ₃	2.7	5.3	4.8	28.0	8.4	3.21	8.85	6.18	.91	2.80	1.29
FeO	18.0	33.0	40.0	1.25	34.2	39.9	49.5	35.5	18.2	35.3	31.5
MgO	18.0	1.6	.3	30.	2.8	<.02	.01	.08	25.7	.01	.02
CaO	2.4	.43	.03	.01	.24						
Na ₂ O	.02	.01			.08	<.01			<.02		
K ₂ O	.025	.08	.016	.0006	.08	.22	.40	.07	.05	.23	.27
NiO	.90	.4	.004	.024	.09	.25		<.01	.02	3.07	.01
Cr ₂ O ₃	.10	.11	.052	.013	.21	.04	.18	.23	.02	.02	.01
MnO	.80	.02	.002	.007	.15						
TiO ₂											
tiré de la roche	serpentine augite	pyroxénite sans spinelle	serpentine à veines de calcite	serpentine augite		péridotites alpines					

Fig. 16

Composition chimique des principaux minéraux de la roche serpentine de Davos selon PETERS 1963:593,589,600,564,624,625.
Chemical composition of the principal minerals of the serpentine rock from Davos.

Fig. 17

Composition chimique des principaux minéraux des péridotites alpines selon TROMMSDORF e.a. 1974:347.
Chemical composition of the principal min. of the alpine peridotites.

La serpentinisation est l'altération plus ou moins intense des minéraux olivines et pyroxènes aboutissant en définitive au minéral serpentine, soit un silicate de Mg, et à de la magnétite Fe₃O₄. Une part d'Al et Ca peut être incorporée dans les structures cristallines de la serpentine (PETERS 1963:667sq); et des quantités significatives d'éléments peuvent en substituer d'autres, p.ex. Ni, Cr, Co, Fe substituer Mg (PROCTOR e.a. 1975:259; BROOKS 1987:15), en particulier Ni substituer Mg dans le minéral serpentine, Cr substituer Fe dans les pyroxènes et spinelles et autres minéraux accessoires (RABENHORST e.a. 1982:611; JUCHLER 1988:58,74; et p. 117).

Des trois formes du minéral serpentine, l'antigorite est typique des zones à métamorphisme alpin le plus fort, p.ex. du Val Malenco (PETERS 1963:597). Mais le plus commun dans les péridotites des ophiolites est le chrysotile fibreux à structure tabulaire. La lizardite et l'antigorite sont cristallisés en feuil-

Fig. 18a			DAVOS								SERPENTINES DES ALPES									
roche	lieu/pays	auteur																		
serpentine-augite	Totalp CH	PETERS 1963:624,5									serpentinite Marmorera CH (lizardite + chrysotile)	DIETRICH 1972								
serpentinite (chrysotile + lizardite)	Totalp CH	PETERS 1963:628									serpentinite Marmorera CH (antigorite)	DIETRICH 1972								
serpentine à veines de calcite ôtées	Totalp CH	PETERS 1963:635									dunite	Nlle Calédonie ex BROOKS 1987:14								
serpentine + 10 % de calcite	Totalp CH	PETERS 1963:635									harzburgite	Nlle Calédonie ex BROOKS 1987:14								
ophicalcite rouge clair	Totalp CH	PETERS 1963:651									lherzolite	Serrania de Ronda E ex BROOKS 1987:14								
silicates	Davos CH	NIGGLI e.a. 1930									pyroxénite	Nlle Calédonie ex BROOKS 1987:14								
carbonates	Davos CH	FREI 1944									serpentes mondiales	moyennes KRAUSE 1958:764								
*			2.	1.	1.	1.	1.			4.	5.						20.			
SiO2			39.3	38.4	38.5	34.6	4.4	68.5	6.	38.6	40.9	35.8	41.1	44.6	56.0	40.5				
Al2O3			3.3	3.9	4.	3.6	1.2	14.4	.3	2.85	2.56	.15	.1	3.66	2.05	1.77				
Fe2O3			8.4	6.9	8.3	7.5	2.7	6.	1.	5.68	4.24	2.8	1.7	.59	2.94	6.01				
FeO										2.42	2.31	4.8	5.55	7.58	2.	4.84				
MgO			34.2	37.5	35.4	31.8	3.5	1.9	20.	37.	37.2	44.3	44.3	39.	34.9	37.4				
CaO			2.8	.2	1.7	7.1	50.	1.6	31.7	<.1	.46	.16	.2	3.31	.6	.74				
Na2O			.24	.39	.25	.23	.46	2.5		<.05	<.05	.05	.09	.26	.03	.15				
K2O			.08	.07	.08	.07	.01	3.9	.04			.03	.02	.01	.03	.1				
P2O5			<.05					.24	.03	<.06	<.06					.02				
CO2						4.4	37.		44.3											
H2O			11.4	12.7	12.5	10.9	1.1			13.	12.2	10.6	4.7	\$	.05	10.2				
NiO			.08	.16	.13	.12	.051			~.21	~.21	.38	.32	.27	.15	~.3				
Cr2O3			.09	.19	.16	.14	.083			~.25	~.25	.27	.27	.33	.6	~.5				
CoO			.005	.005	.006	.005	.005			~.006	~.006	.03	.03	.02	.03	.008				
MnO			.21	.24	.1	.09	.1	.06		.17	.12	.1	.1	.13	.19	.22				
TiO2			.15	.14	.18	.16	.09	.75		<.2	<.1	.1	.1	.14	.06	.65				

* nombre d'analyses

\$ rapporté à une base sans eau ni carbonates

Fig. 18 (a et b)

Composition géochimique des roches serpentines et de quelques roches de référence.

Geochemical composition of serpentine rock and some rocks of reference.

lets, sans qu'on les connaisse sous forme fibreuse (COLEMAN 1977:98). (Voir propriétés physico-chimiques des minéraux p. 114.)

Au niveau des qualités de ces minéraux, les argiles autour de la serpentine sont connues pour être rigides face à l'absorption d'eau et n'ont pas de qualité plastique (BACH 1976:28,55; DUCHAUFOUR e.a. 1977:49,50) déléguant la structuration des sols surtout à l'action de la matière organique. Par contre le chrysotile et l'antigorite sont capables de retenir des métaux lourds tels qu'on les trouve dans les eaux usées, p.ex. Fe, Mn, Cu, As, Pb, Cd (SUNDARESAN e.a. 1978) et des phosphates solubles (BULUSU e.a. 1978). On emploie d'ailleurs des superphosphates de serpentine en agriculture pour allier des amendements en P et Mg (p.ex. HOGG e.a. 1976).

*

Le complexe de la serpentine de Davos, selon PETERS (1963:533,671sq), résulte de la métamorphisation de lherzolite et n'est complètement serpentinisé que par endroits (selon DIETRICH 1985:comm. orale, approximativement 50% harzburgite, 30-40% lherzolite, 10% dunite, 10% pyroxénite). On y rencontre surtout les roches suivantes (voir fig. 5 p. 20) :

- serpentine augite
- serpentine vraie (= serpentinite)
- serpentine à veines de calcite
- péridotites à grains fins
- diverses pyroxénites
- ophicalcites à matériau calcaire rouge et gris vert.

La roche la plus répandue est la serpentine augite, voir fig 10, 16 et 17. La forme du minéral serpentine la plus fréquente est le chrysotile, sous ses conformations massive et fibreuse, accompagnée d'un peu de lizardite, la serpentine de Davos n'a guère été marquée par le métamorphisme alpin (o.c.:672).

*

Fig. 18b	serpentine augite	serpentinite vraie	serpentine à v. de calcite	ophicalcite rouge clair	serpentinite	dunite serpentinisée	dunite	dunite	harzburgite	lherzolite	pyroxénite	ultramafite	granite	carbonates
B					[145]					6		3	9	20
Cd						(.009)			(.019)			.1	.13	.04
Cl					800	12			80					
Co	40	40	45	40	110	129	135	210	110	159	110	150	4	.1
Cr	625	1300	1100	700	2300	2200	4000	2900	2730	3200	24000	1600	13	11
Cu	60	45	50	100	28	27	6	10	9	[140]	18	10	20	4
F						(290)			12	(240)				
Mn	1650	1900	780	780								1620	470	1100
Mo	tr	tr	tr	tr		1.4	.14		(5)	1.3		3	1.2	.4
N	0	0	0	0								6	20	
Ni	650	1250	1000	400	2000	1330	2350	2050	2400	1600	560	2000	10	20
P												220	760	400
Pb	0	0	0	0	18	5	11	7	11	7	6	1	17	9
S	341		1300	1200		110				(300)				
V	85	105	115	35	75	7	11	40	30	39	230	40	66	20
Zn	0	0	0	0	92	82	47	90	42	[137]	100	50	50	20
échan- tillon	9+20	76	70	236	UB-N	MY2	DTS	NIM-D	PCC	MY1	NIMP			
source	Totalp PETERS 1963: 624,625,628,635,651				GOVINDARAJU 1984							BROOKS 1987:16 in GREEN 1972		

[] valeur anormale due au type d'échantillon
() valeur difficile à déterminer

Fig. 18 (suite)

2.2.4 Géochimie

Les roches serpentine se composent en résumé de parts changeantes de serpentine, dunite, harzburgite, lherzolite, pyroxénite, dont la composition spécifique est en principe stable (valeurs fig. 18) puisque ces roches proviennent des mêmes processus (DIETRICH 1985:comm. orale; voir aussi sa remarque p. 34; notons que selon ce dernier les valeurs de PETERS 1963 de Cr et Ni sont 2 fois trop basses, Mn trop élevé, Zn entre 10-20 ppm et S très variable).

Ainsi les roches serpentiniques et leurs proches parents à minéraux mafiques s'avèrent des silicates ferromagnésiens de constitution très unilatérale (fig. 13 et 83). Même leurs minéraux accessoires tels magnésite, chromite, talcs, etc. (voir RUNE 1953:10-43; PROCTOR e.a. 1975:258; PETERS 1963; STICHER 1978:6; fig. 49 p. 114) sont le plus souvent riches en fer et en magnésium; et les substitutions fréquentes de Mg souvent en faveur de Ni, Cr, Co, Fe, favorisent des ultramafites en général (KRAUSE 1958:763).

Les valeurs moyennes des 20 serpentines mondiales proposées par KRAUSE 1958:764 restent une bonne référence. La serpentine de Totalp s'en distingue p.ex. par une teneur à peine majorée en Al et Ca, et plus faible en Ni et Cr, caractéristiques du minéral augite : elle tend donc à être moins extrême. Pour les deux échantillons d'augite de PETERS (1963:624,625), les rapports atomiques de ses éléments sont comme suit :

850 Mg:650 Si:110 Fe:65 Al:50 Ca:3 Mn:1.9 Ti:1.7 K:1.2 Cr:1.1 Ni:1.0 S.

2.2.5 Géologie et géobotanique

Du point de vue écologique le complexe "serpentine" est sis au carrefour entre critères géologiques et "effets serpentiniques" sur la végétation, distinguant celle-ci de la végétation des substrats adjacents. Les "effets serpentiniques" s'expriment en résumé par une originalité dans la combinaison d'espèces, la physionomie et la répartition de la biomasse (réduite surtout en zone non tropicale) voir p. 12. Aussi la définition écologique de serpentine reste-t-elle élastique : elle comprend les ultramafites et roches riches en talc éventuellement avec quelques restrictions (voir p. 31 et fig 14).

De toutes les roches ultrabasiques c'est la serpentine qui a l'effet le plus frappant sur la végétation, d'autant plus que le degré de serpentinitisation de la roche est élevé, conclut RUNE (1953:5,101, Scandinavie). Il est un des rares auteurs à s'être intéressé aux différences dans la végétation dues aux différences dans la minéralogie des ultrabasites, et à avoir systématiquement précisé la minéralogie des stations décrites. En résumé selon lui, l'olivine et le talc ne livrant le plus souvent guère de sol, ces roches sont à peu près dépourvues de végétation; la magnésite ($MgCO_3$ quasi pur) abrite une végétation intermédiaire entre celle sur serpentine et carbonates (LAEMMERMAYR 1928a,b 1934, Autriche) ou assez proche des carbonates (BJOERKMAN 1937 ex RUNE o.c., Suède du N); la dolomite ($Ca,Mg(CO_3)_2$), sans être une ultrabasite, peut arborer certaines caractéristiques de la serpentine, p.ex. former des communautés végétales spécifiques (BRAUN-BLANQUET 1951:236). Plus récemment WERGER e.a. 1978, Rhodésie, distinguent des communautés spécifiques sur pyroxénites et sur serpentine (= serpentinite ?). Rappelons que les ultrabasites sont fréquemment en présence conjointe sur le terrain où il n'est pas toujours aisé de les distinguer, d'autant plus pour les géobotanistes.

La particularité des serpentines la plus aisée à décrire est celle de leur chimisme. On sait que les magmatites des profondeurs révèlent souvent des carences en nutriments mineurs, en plus de K (BACH 1976:165,166) et parfois de P. Plus généralement les roches à chimie unilatérale tendent à être très modestes en macronutriments : cela vaut autant pour les serpentinites et périclites que pour les quartzites, calcaires, dolomies et certains marbres. Par contre les roches à

minerais, dont les conséquences sur la végétation évoquent la serpentine, peuvent atteindre pour certains oligo-éléments des concentrations toxiques à la plupart des végétaux, sans présenter pour autant forcément de carence en nutriments majeurs (ERNST 1974b:10).

Bref, confronté aux valeurs moyennes de la lithosphère, on peut résumer les particularités géochimiques des serpentines comme suit :

- pauvreté en nutriments majeurs P K Ca; P et K 10 à 100 fois inférieurs, soit de l'ordre des teneurs des carbonates. Notons que les moindres variations de la présence de ces éléments se répercutent visiblement sur la végétation;
- excès en Ni Cr d'environ 100 fois, de Mg Cu Co d'environ 10 fois, conjoint à une teneur élevée en Fe;
- balance Mg/Ca en faveur de Mg;
- éventuellement carence en micronutriments fonctionnels, Cl Mo B etc. (en supposant que ces éléments sont rarement analysés parce que présumés en teneurs infimes ou nulles);
- pauvreté en Al Na Ti, éléments dont on parle peu en rapport avec la végétation, alors qu'Al peut jouer un rôle important dans la formation d'un sol. La teneur en Al n'atteint pas les déficiences enregistrées sur carbonates.

Ainsi la serpentine-augite de Totalp près de Davos est en gros moins extrême que la moyenne des serpentines, surtout par rapport à ses teneurs en Ca, Ni, Cr (voir réserve p. 35sq).

Bien qu'elles soient excentriques, et cela d'une manière assez homogène par rapport aux substrats les plus répandus et à leurs effets sur la végétation, les serpentines peuvent révéler des différences notables d'un lieu à l'autre. C'est sans doute une des données qui peut amener divers investigateurs(trices) à des conclusions différentes et donner matière à controverse quant à la discrimination des facteurs "principaux" ou "décisifs" et quant aux généralisations que l'on aime bien tirer.

*

Dans les Alpes on pourrait s'attendre à trouver des végétations du type serpentinique dans les lieux de la carte p. 24 et 25 cités d'après DIETRICH e.a. 1974: 324 qui a recensé les différents types et localités des ultramafites alpines. Celles-ci ne ressortent sinon guère des cartes géologiques p.ex. au 1:25'000 de la Suisse que partiellement à jour, où les serpentinites et proches parents, d'extension souvent minime, figurent le plus souvent sous les termes collectifs d'ophiolites, ultrabasites et même amphibolites. D'habitude les affleurements géologiques de serpentine n'hébergent de végétation serpentinique caractéristique que s'ils sont d'une certaine taille, non disloqués ou en bandes, et si les lieux sont à l'abri d'apports étrangers, tels sur sommets, etc.

3 METHODES

3.1 Méthodes d'analyses pédochimiques

3.1.1 Récolte, préparation, conservation des échantillons de sol

Les échantillons ont été prélevés vers la fin de la saison entre mi-septembre et octobre. Si le début de la saison, à la fonte des neiges, semble correspondre à un moment où les réserves nutritives du sol atteignent plutôt un maximum (minéralisation et altération hivernale; pH $\pm$ maximal), la fin de saison correspond plutôt à un minimum (épuisement par la végétation; lixiviation surtout dans les sols bruts; pH $\pm$ minimal). La choix des sols à analyser a été fait avant l'élaboration des relevés de végétation beaucoup plus nombreux, et visait à retenir les sols les plus divers sur serpentine. Valeurs brutes annexe 2 et 3.

Les prélèvements de sol comprennent un minimum de 4 prises sur moins d'un m², mélangées, c.-à-d. bien en dessous des quelques 20 prises sur moins d'un ha préconisées en agriculture : le terrain étudié est partout très inhomogène et j'ai préféré avoir une image des sols ponctuelle plutôt que moyenne. Les échantillons destinés à être analysés frais ont été gardés à + 3°C, les autres ont été immédiatement séchés à l'air, tamisés à 2 mm et conservés jusqu'à l'analyse à température ambiante 18-20°C, dans des bocaux non hermétiques protégés de la poussière. Selon l'élément analysé les échantillons ont dû être analysés en plus d'une série. J'ai effectué 2 analyses parallèles par échantillon. Les erreurs par rapport à la moyenne de ces 2 répétitions comportent en moyenne ± 2 à ± 5 %, jusqu'à 10 % pour des valeurs faibles. Sauf indication, les valeurs se rapportent à la terre séchée à l'air ("sec"), c.-à-d. contenant entre .6 à 2.7 % H₂O.

élément	état du sol	tamisé [mm]	broyé	mesuré en n séries	conservation avant analyse	répétitions	erreurs de mesure (vs moy.)	prise [g]	sol: solution de l'extraction	pH	extractants, dispersant, etc.
pH	frais	2		p. 40	p. 40	1	$\pm 2(.5)$ upH	20	1:2.5		H2O/CaCl2 .01M
C	sec	2	+	2	3-5m	2	$\pm 2.5\%$	1	1:40-65		H2SO4c.;K2Cr2O7 2N
C gran	sec	2		2	1-5a	1	$\pm 1. \%$	10-50	variable		H2O2 30%
P assim	sec	2	+	1	3; 17m	1-3	$\pm 5. \%$	3.5	1:10	8.5	NaHCO3 .5M
P tot	sec	2		1	10a	2		.5	1:10		70% HClO4
ML tot	sec	2		1	3a	1		10.	1:5(25)		HCl + HNO3
S tot	sec	2	+	1	3a	1	$\pm 1. \%$	.02-1.			coulométrie
T=CEC	sec	2		1	3a	2	$\pm 3.5\%$	2.5	1:12	7.0	CaCl2 1N;NH4OAc 1N
S cat	sec	2		1	7m	2	$\pm 3.5\%$	2.5	1:12	7.0	NH4OAc 1N
N tot	sec	2	+	1	3;5a	2	$\pm 2. \%$	1.	1:10(20)		H2SO4 c.
NH4+	frais	4		p. 51	3j/6s	1		5	1:8		KAl 1%
NO3-	frais	4		p. 51	3j/6s	1		20	1:2.5		KAl 1%
sédim.	sec	2		1	1-5a	1		10	1:10		Na2P2O7 1%
tamis.	sec	2		1	"	1		50	1:10		"
element	soil: dry or fresh	sifted [mm]	ground	measured in n series	conservation before analys.	repetitions	errors of measure (vs average)	sample [g]	soil: solution of extraction	pH	extractants, dispersant, etc.

j = jour = day; s = semaine = week; m = mois = month; a = année = year.
sédim. = sédimentation; tamis. = tamisage

Fig. 19

Conditions d'analyse des échantillons de sols, légende annexe 1.

Conditions of soil samples subjected to analysis, legend annex 1.

3.1.2 pH

Le pH a été déterminé potentiométriquement avec une électrode en verre, dans une solution soit d'eau distillée (pH_A), soit de CaCl₂ .01M (pH_C), la mixture secouée vigoureusement, laissée reposer 24h et mesurée en remuant l'électrode, à partir d'échantillons frais (pH_f) et secs (pH_s). STICHER e.a. 1971:75; fig. 19. Les pH employés dans le texte sont des pH de terre sèche, sauf mention spéciale.

Le pH est une mesure courante présente dans quasi tous les travaux traitant de la serpentine, le plus souvent cependant sans précision ni de méthode ni de contexte. Or la valeur du pH varie substantiellement selon les conditions de mesure. Aussi la discussion plus détaillée qui va suivre est-elle destinée à mieux comparer les résultats obtenus par les diverses méthodes et dans les diverses conditions, ainsi qu'à mieux situer leur signification.

Dans les analyses des correspondances (p. 73) pH corrèle assez avec C, T et Mg/Ca, ce qui peut contribuer à justifier la valeur écologique assignée au pH (voir travaux de VAN LIEROP e.a. 1977 et BANNISTER 1976:124). Quant à la corrélation inverse entre pH et H⁺ (=T-S), elle ne ressort pas particulièrement de ces analyses, alors que portés en fonction l'un de l'autre, leur lien n'est pas trop mauvais, fig. 37 p. 80.

Le comportement écologique du pH n'étant ici guère logarithmique et les pH ne différant que peu entre eux, je me suis permise de calculer des moyennes en traitant les pH comme des valeurs non logarithmiques (la moyenne d'une série de valeurs logarithmique vaudrait pratiquement la valeur supérieure de cette série).

Variations des mesures du pH

En résumé (d'après VAN LIEROP e.a. 1977:56 principalement) les mesures du pH des sols peuvent varier selon :

- 1 L'époque de prise des échantillons : en principe le pH est maximal à la fonte des neiges, minimal en fin d'été; l'oscillation annuelle du pH_A comporte jusqu'à plus de 1 upH, à la suite de la dilution par la pluie, de la nitrification, etc.; fig. 20; RUNGE 1974:224; DUCHAUFOR 1960:85.
- 2 L'état du sol frais ou sec : le séchage entraîne une acidification surtout du pH_A : fig. 20; VAN LIEROP e.a. 1977:58,59; SCHEFFER e.a. 1976:114; LAURA e.a. 1975:463sq.
- 3 La durée de la conservation : la conservation entraîne soit une basification, fig. 20, surtout s'il s'agit de sols riches en matière minérale semble-t-il; soit une acidification, d'autant plus importante que la teneur en matière organique est grande, LAURA 1975:463sq.
- 4 La nature des électrodes.
- 5 Le rapport sol:solution : le pH est plus acide s'il y a moins de solution, à moins qu'on ne remue l'électrode pendant la mesure; KAWAMURA 1976:360; RUNGE 1974:221.
- 6 La nature de l'électrolyte ou sel additionné : les pH_C sont plus acides que les pH_A correspondants.
- 7 La concentration en sel de la solution : le pH est d'autant plus acide que la concentration est élevée.
- 8 La nature du cation dominant dans le complexe d'échange et la pression partielle du CO₂ : HCO₃⁻ joue un rôle tampon important dans les sols à pH supérieurs à 6.8 et probablement prioritaire si les sols sont pauvres en matière organique comme mes sols serpentiniques; Al³⁺ dans les sols à pH entre 4 et 5; H⁺ à pH inférieur à 4 (ROUILLIER e.a. 1980:173; 1983 comm. écrite).
- 9 Le domaine même du pH.

Variations dues à la saison de récolte, le séchage, la conservation

Saison. Sur serpentine à Davos, les données ponctuelles, fig. 20, suggèrent un pH plus ou moins constant de juillet à août, devenant plus basique en gros de .5 upH d'août à septembre, sans que je dispose du pH à la fonte des neiges (il permettrait de se faire une idée de l'oscillation annuelle, qui à son tour, sur les sols peu développés, pourrait donner une idée du tamponnage des sols).

Séchage. Les mêmes sols accusent après séchage une acidification d'un ordre de grandeur inférieur aux fluctuations saisonnières, fig. 20. VAN LIEROP (e.a. 1977:58,59) constatent également une acidification à la suite du séchage à 110°C de leurs divers types de sols cultivés : ce sont les pH des sols frais mesurés dans KCl 1M qui offrent les meilleures corrélations avec les diverses propriétés d'échange; suivis des pHA des sols secs (idem sur serpentine, voir ci-dessus); sans que les corrélation entre sols secs et pH dans d'autres solutions ne soient mauvaises. SCHLICHTING (e.a. 1966:82) note que la CEC tend à être plus élevée dans les sols secs que dans les humides. (Par ailleurs la CEC des sols basiques est généralement supérieure à celle des sols acides.)

variable	inter- valle	série no	nb d' éch. sols	pH moy de départ	Δ pH ($\pm$ Sx) moyenne des	différence assurée à (100-prob)	tendance à changer
1 saison							
Δ pHaf:15.7→19.8	36j	1	30	6.4	+0.03($\pm$.23)	48. %	constant
Δ pHaf:12.8→23.9	41j	2	7	6.3	+0.46($\pm$.29)	**99.4%	basific.
variation annuelle DUCHAUF0UR 60:85	12m				.5 à 2.		
2 séchage							
Δ pHA:frais→sec	14m	1	30	6.4	-.25($\pm$.26)	***100. %	acidific.
Δ pHA:f→s+conserv!	39m	2	7	6.3	+0.13($\pm$.27)	75. %	(basif.!!)
Δ pHA :f→s	1j 110°C		10	5.0	-.51($\pm$.20)		acidifi- cation
Δ pH CaCl2.015M:f→s			10	4.1	-.21($\pm$.14)		
Δ pH KCl 1N :f→s			10	3.8	-.28($\pm$.19)		
VAN LIEROP ea.77:58							
3 conservation							
Δ pHCs:conservation	36m	3	40	6.4	+0.16($\pm$.38)	*99. %	basific.
Δ pHCs:conservation	34m	2	7	6.0	+0.47($\pm$.28)	**100. %	basific.
variable	inter- val	ser- ies no	no of soil samp.	mean pH at begin.	mean change	significant difference	tendency to change

Δ différence f frais fresh j jour day * 5-1 %
A acqua dest. s sec dry m mois month ** 1-.1 %
C CaCl2 .01M etc. Sx écart type = standard deviation *** .1-0 %

Fig. 20

Variation des mesures de pH de Davos dues à la saison de récolte, au séchage, à la conservation des sols et comparaison avec d'autres travaux.

Variation of pH measurements from Davos due to yield season, drying and conservation of the soils and in comparison with other works.

Conservation. Elle s'accompagne, dans les exemples empruntés à la serpentine, d'une basification du même ordre que les modifications précédentes. La basification enregistrée au deuxième exemple rangé sous "séchage" fig. 20 est sans doute due à l'effet plus important de la conservation que du séchage lui-même, vu les 39 mois qui séparent prises fraîches et mesures sèches. Voir en outre point 3 p. 39.

Variations dues au milieu de mesure

Le pH dans l'eau distillée étant sujet à beaucoup de variations, on a pris l'habitude de mesurer le pH dans une solution soit de CaCl₂ 1M, soit de KCl .1N ou 1.N, qui compriment les effets des fluctuations saisonnières, du séchage, du rapport sol:solution et des potentiels de jonction ou de diffusion etc. (VAN LIEROP e.a. 1977:56,58; RUNGE 1974:224; SCHLICHTING e.a. 1966:93,94). Par contre ces sels solubilisent des H⁺ et une part de cations échangeables, Al³⁺ etc. : aussi les valeurs de pH_C sont-elles inférieures à celles de pH_A et plus arbitraires, mais elles ont fait leur preuves pratiquement. Les pH CaCl₂ .01M et KCl .1N sont largement semblables. VAN LIEROP e.a. 1977:58,59 trouvent les meilleures corrélations avec les diverses propriétés d'échange pour le pH mesuré dans KCl 1M. (Discuté également chez SCHLICHTING : o.c.).

$-\Delta pH$ ↗	pH _C CaCl ₂ .01 M	pH _C CaCl ₂ .1 M	pH _C CaCl ₂ 1. M	pH _C KCl .1 N	pH _C KCl 1. N	domaine du pH _A ± Sx	sols	nb éch. sols	auteur
pH _A H ₂ O	.68±.15 .39±.17 .42±.11 .34±.13			.93±.12		4.76±.26 5.19±.54 6.35±.31 7.06±.20 7.19±.31 7.47±.16	silicates silicates serp 5.5 à 6.75 serp 6.75 à 7.5 ophic 6.6 à 7.9 carbonates	8 26 47 54 46 8	GIGON 1971:74 DICKENMANN 1982:56 GIGON 1971:74
	.60 .55	.92	1.08±.08		.70 .94±.08		loess org. cultivés luzulo-fagetum	n.i. 20 5	SCHEFFERea 76:114,5 V.LIEROPea 77:62 RUNGE 1974:225
						pHArange	soils	no	author

Fig. 21

Changements des valeurs de pH suivant la solution où ils sont mesurés.

Changes in the pH values according to the solution in which they were measured.

Dans les sols de Davos, l'écart entre pH_A et pH_C paraît augmenter avec l'acidité, fig. 21, 22. Or dans les analyses factorielles des correspondances entre variables du sol, ΔpH sur serpentine s'avère ne corrélérer avec rien. Par contre selon ROUILLIER (e.a. 1979 ex BARTOLI e.a. 1979:82) les différences entre pH_A et pH_C donnent une idée du pouvoir tampon du sol et permettent de caractériser les propriétés de surface des particules organo-minérales du sol : un ΔpH approchant 0 correspond à une tendance à favoriser la floculation, un ΔpH négatif la dispersion et la migration. Cependant dans le domaine du pH où les sols sont saturés, soit pH de 6.0 à 7.5, l'intérêt du ΔpH est moindre, surtout si les sols sont pauvres en matière organique : en effet, au voisinage de la neutralité le sol n'a pas de pouvoir tampon aluminique, et au-dessus de pH 6.8 c'est HCO₃ qui affecte un rôle tampon important, c.-à-d. que le sol n'a plus de pouvoir tampon dépendant de ses propres qualités. (ROUILLIER comm. écrite 1983; DUCHAUFOR e.a. 1979:359sq).

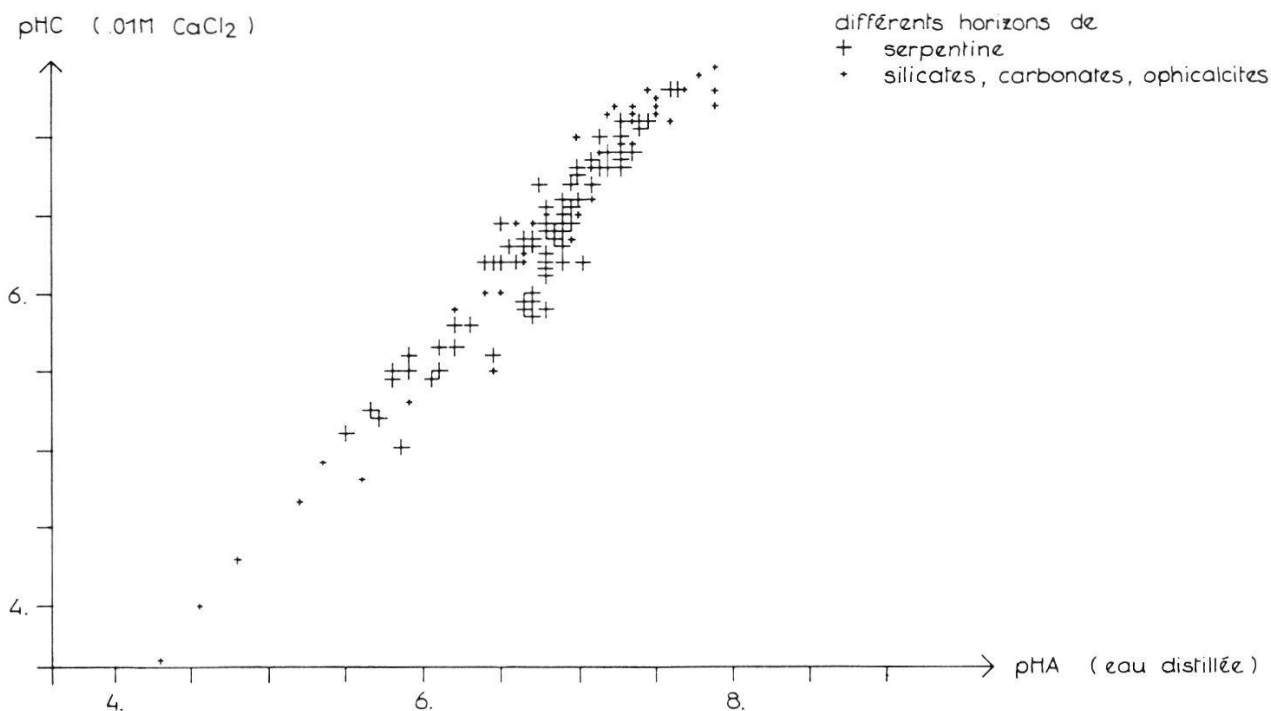


Fig. 22
pH_a et pH_c des sols de Davos.
pH aqua dest. and pH .01M CaCl₂ of soils from Davos.

3.1.3 Macronutrients : C et P

C organique total : méthode Riehm-Ulrich.
Oxydation liquide au H_2SO_4 concentré, puis au $K_2Cr_2O_7$ 2N en étuve à $120^\circ C$.
Mesure photométrique à 578 nm du Cr^{3+} formé, étalonnage au $Na_2C_2O_4$. SCHLICHTING
e.a. 1966:121; fig. 19.

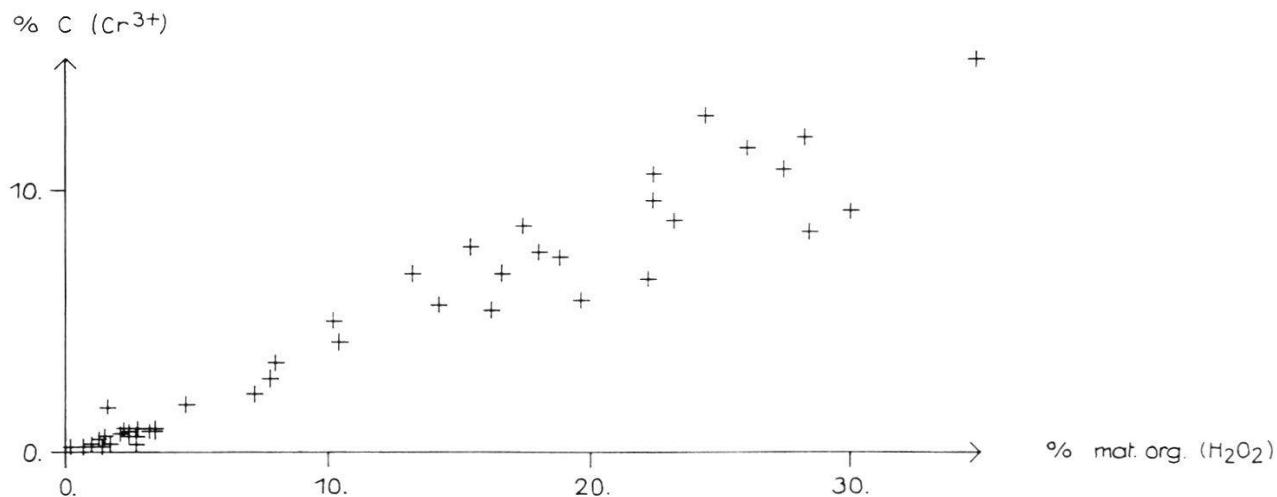


Fig. 23
Comparaison des analyses de C : valeurs de C obtenues par calcination au H_2SO_4 conc. et $K_2Cr_2O_7$ 2N et valeurs de la substance organique perdue par calcination au H_2O_2 30% (45 échantillons de sols).
Comparison of C analysis : C content obtained by calcination with conc. H_2SO_4 plus 2N $K_2Cr_2O_7$ and content of organic matter lost by calcination with 30% H_2O_2 (45 soil samples).

Cette méthode appréhende suivant les sols environ 90 % de la substance organique, sans le carbone élémentaire, supposé négligeable sur serpentine. Selon la moyenne de 45 échantillons de sols comparés, fig. 23, les valeurs de la substance organique perdue par calcination au H₂O₂ (p. 55) sont 2.1 fois supérieures aux valeurs de C obtenues par calcination au K₂Cr₂O₇. Si l'on admet que la substance organique, l'humus, contienne en moyenne 58 % de C (STICHER e.a. 1971:79) correspondant à un facteur 1.7, et que la calcination au K₂Cr₂O₇ appréhende 90 % du C, correspondant à un facteur 1.1, on s'attend à un rapport entre les valeurs des deux méthodes de $1.7 \times 1.1 = 1.9$, à confronter au 2.1 trouvé. Ainsi la calcination au K₂Cr₂O₇ livre des valeurs inférieures à celle au H₂O₂. Selon REHDER 1976a:414 les valeurs obtenues par calcination au K₂Cr₂O₇ sont moins fiables que celles obtenues par analyse gazeuse, et également le plus souvent trop basses.

*

PO₄(3-) assimilable : méthode OLSEN.

PO₄(3-) extrait au NaHCO₃ .5M à pH 8.5, l'échantillon agité 30 min puis centrifugé à 12'000 t/min, la solution acidifiée à pH 5 au H₂SO₄ 5N, rapidement chauffée à 90°C, éventuellement filtrée, et PO₄(3-) complexé au bleu de Mo. Complexes mesurés colorimétriquement après 10 min, à 840 nm (750 nm), étalonnage au KH₂PO₄. OLSEN e.a. 1954, ex JACKSON 1958; fig. 19.

Aucune méthode d'analyse de PO₄(3-) n'est pleinement satisfaisante, et les teneurs obtenues par divers extractants sont difficilement comparables, vraisemblablement du fait des multiples formes que PO₄(3-) peut revêtir dans les sols. Les extractions courantes sont faites en milieu soit basique soit acide et se basent sur le déplacement d'équilibres existant dans les sols. Ces extractions sont donc relativement fortes puisqu'elles ont lieu indépendamment du pouvoir tampon du sol par rapport à P : aussi les valeurs indiquent-elles plutôt une limite supérieure de disponibilité momentanée (DUCHAUFOR e.a. 1979:400; ABBOTT 1978:82sq; GUPTA e.a. 1974; PIRKL e.a. 1969). PO₄(3-) est le mieux disponible entre pH 6 et 7 (LARCHER 1973:136). L'extrait au NaHCO₃ est usuel en pays anglophones, valable pour sols calcaires ou non; l'extrait à l'oxalate de NH₄ .2N pour sols calcaires, à l'acide citrique à 2 % à pH 2 pour sols acides et neutres en France; l'extrait au lactate en Allemagne. Notons encore que le séchage des sols augmente la minéralisation de P (GUPTA e.a. 1974).

*

P total : phosphate dit résiduel.

Extrait par attaque de .5 g de sol à l'aide de 5 ml de 70 % HClO₄. Selon BOHNE e.a. 1958 et DUCHAUFOR e.a. 1979:397.

3.1.4 Teneurs totales, valeurs isolées : Ni, Cr, etc.

Ni Cr Cu Zn totaux.

Extrait à l'eau régale (HCl + HNO₃) pendant une nuit, chauffé légèrement 2 h, filtré et dilué, dosé par absorption atomique. Analyses effectuées par le Dr HAENI en 1979, Station fédérale de recherches, Liebefeld.

*

S Soufre total.

Echantillons de sols et de roches pulvérisés dans un moulin en agate 4 à 6 min, le soufre mesuré dans un coulomètre : à savoir titration de l'électrolyse produite par le gaz s'échappant du four chauffé à 1400°C, les échantillons déposés dans une cuvette en porcelaine par portions de 20-100 mg. Analyses effectuées chez le Pr DIETRICH en 1981, Institut de Pétrographie de l'EPF, Zurich.

3.1.5 Complexe absorbant : T Ca Mg K Na etc.

On caractérise l'état du complexe absorbant par :

T (CEC) capacité d'échange cationique : en fait charge globale de l'échangeur, exprimée en nb de lieux d'échange/poids de terre.

T_{pot} potentielle (maximale) à pH 7.0 (SCHEFFER e.a. 1982:81,93sq; correspond aux charges "permanentes+variables", DUCHAUFOR e.a. 1979:342). Dans le texte T = T_{pot}.

(T_{eff}) effective au pH du sol, non tamponné, (charges "permanentes", non analysées ici).

S Somme des cations métalliques actuellement retenus par le complexe : pratiquement Σ (Ca²⁺ + Mg²⁺ + K⁺ + Na⁺) qui dominent. Les valeurs singulières de ces éléments, le rapport entre eux autant que leur somme, conditionnent la fertilité (LEMEE 1978:106). Théoriquement mesurés au pH du sol, ici à pH 7 comme T.

H H⁺ d'échange ou acidité d'échange : en principe H = T_{pot} - S. L'acidité totale titrable correspond à l'acidité d'échange H⁺ et Al³⁺ des charges permanentes, plus les sites acides de surface des charges variables (ROUILLER e.a. 1980:172).

V taux de saturation du complexe absorbant en cations métalliques : $V = S/T_{pot} * 100$.

Malgré les liens peu rigoureux entre T S H, il est courant de ne mesurer que 2 des valeurs. La majorité de mes sols étant neutres ou modérément acides, je m'attendais à une teneur en H⁺ peu élevée. Je me suis bornée à calculer H = T - S. H s'avère assez lié au pH (voir p. 80). Selon les analyses factorielles des correspondances (fig. 36-1 à 9, p. 75sq) V est inversement bien corrélé avec T et H, et plutôt indépendant de S.

*

T capacité d'échange cationique.

Complexe absorbant saturé à CaCl₂ 1N par agitation en volume fini avec 3 renouvellements de la solution; lavé à l'alcool isopropylique; les Ca²⁺ adsorbés extraits et dosés comme ci-dessous.

*

S : Ca²⁺ Mg²⁺ K⁺ Na⁺ Al³⁺ Ni²⁺ Cr³⁺ échangeables.

Cations extraits à NH₄OAc 1N pH7, dosés par absorption atomique. Addition aux dernières solutions de 25 ppm La(NO₃)₃ pour éviter les perturbations des mesures de Ca et Mg par PO₄ (par la formation de composés de ces éléments difficilement atomisables dans la flamme du SAA); de 25 ppm CsCl pour comprimer l'ionisation de K sous l'action des sels de Mg et Na (K absorberait alors à d'autres longueurs d'onde; effet de compression possible du Cs sur Ca négligé). Toutes les mesures, indépendamment des dilutions, effectuées dans NH₄OAc 1N. BLACK e.a. 1969; DUCHAUFOR e.a. 1979:444sq modifié selon les instructions du spectrophotomètre de flamme à absorption atomique PERKIN-ELMER 1974; fig. 19.

Ti Mo Fe n'ont pas été mesurables dans ces extraits. Les teneurs en Cr se situaient à la limite de sensibilité de l'appareil, ainsi que la plupart des teneurs en Al et Ni (et Na).

Sols calcaires. L'anion acétate de la solution d'extraction forme en milieu 1M et pH7 un complexe avec Ca (et avec Mg), à constante de stabilité telle que le CaCO₃ (et le MgCO₃) est dissous d'une manière appréciable. On obtient donc pour les sols carbonatés ou à influence de carbonates, tels les sols d'ophicalcite et de serpentine à veines de calcite, des valeurs de Ca Mg T vraisemblablement surestimées (DUCHAUFOR e.a. 1979:350; SCHEFFER e.a. 1976:115).

3.1.6 Erreurs d'analyses pédochimiques

Fluctuations des résultats à l'exemple du complexe absorbant

La répétition d'une même analyse de sol révèle d'amples variations dans les résultats. Afin de m'en faire une idée, j'ai estimé les fluctuations d'une part entre les analyses parallèles des échantillons, d'autre part entre les différentes séries d'analyses. Les fluctuations entre les 2 parallèles a et b à l'intérieur d'une série d'analyse peuvent donner une idée de la dispersion due à l'inhomogénéité du matériel ainsi qu'à l'analyse mêmes. A cet effet j'ai calculé le rapport des teneurs analysées a/b ou b/a, soit $R = \text{valeur inférieure/valeur supérieure}$, et la différence $E = 100(1-R)$, fig. 24. Les échantillons présentant une différence supérieure à 25 % ont été soit écartés, soit réanalysés (sauf pour Na, sans importance écologique pour la serpentine).

élément analysé	différence moyenne E % entre parallèles a et b ± écart type Sx () nb d'échantillons			erreur par rapport à la moyenne
E[%]	série A	série B	série C	
CEC=T	13. ± 11. (35)		4. ± 4. (72)	± 3.5 (107)
Ca	10. ± 7. (35)	4. ± 6. (92)	8. ± 7. (23)	± 3.1 (150)
Mg	7. ± 7. (35)	3. ± 5. (94)	3. ± 4. (23)	± 2.2 (152)
K		5. ± 7. (94)	7. ± 8. (21)	± 2.9 (115)
Na (tous,all)	16. ± 12. (33)	22. ± 16. (58)	29. ± 20. (22)	± 10.9 (113)
Na (< 25 % E)	12. ± 9. (28)	13. ± 8. (37)	12. ± 8. (11)	± 6.3 (76)
element analysed E[%]	mean difference E % between parallels a and b ± standard deviation Sx () no of samples			error with regard to the mean

Fig. 24

Fluctuations des résultats des analyses entre parallèles a et b.
Fluctuations in the analyses results between parallels a and b.

Les fluctuations entre les 3 séries d'analyses A, B, C peuvent éventuellement donner une idée des effets de la conservation sur les échantillons (en plus des variations ci-dessus), fig. 25.

Les différences entre séries sont nettement plus importantes que celles entre parallèles. Présent en grandes quantités dans la plupart des échantillons, le Mg fluctue aussi le moins entre les mesures. Par contre, proches de la limite de sensibilité de l'appareil, les teneurs en Na, frisent l'arbitraire. Problématique également le K, présent ici en faibles doses, et dont la mesure est fortement brouillée par les interférences d'autres éléments. Bref, les valeurs de ces analyses sont à prendre avec quelque réserve.

*

6 échantillons du sol 109.1-6 ont été analysés simultanément (annexe 2; p. 104):

- 1 et 2 récoltés à 2 ans d'écart
- 2 à 6 récoltés en même temps mais traités différemment :
- 2 tamisé à $\ll 2$. mm, normalement; 6 tamisé à $\ll 2$ mm; 4 tamisé à $\ll 1$ mm
- 5 fraction 1. à 2. mm
- 3 broyé

Les différences assez grandes entre les résultats sont peu interprétables. La fraction 4, la plus fine, tend à avoir les valeurs biogènes les plus élevées.

*

Les valeurs retenues pour ce travail proviennent pour les cations S d'une seule série estimée 7 mois après la prise des échantillons et pour T d'une autre série estimée 38 mois après la prise. Il se peut donc que les valeurs T soient surestimées par rapport aux cations S correspondants.

série d'analyse X ↓ Y interv.X→Y nb comparés	A ↓ B 23 mois (9)	B ↓ C 32 months (9)	A ↓ C 55 mois (13)	A ↘ C↗ B calculé				
Y=m.X	B=m1.A m1 ± Sx	C=m2.B m2 ± Sx	C=m3.A m3 ± Sx	E[%]		C=m1m2.A m3'	E[%]	
CEC			1.34 ±.24	25.				
Ca	.97 ±.15	.76 ±.06	.90 ±.12	10.		.74	26.	
Mg	1.13 ±.16	.85 ±.08	1.03 ±.36	3.		.96	4.	
K		1.08 ±.14		2.				
Na	.50 ±.14	1.13 ±.43	.98 ±.46	11.		.57	43.	
Y=m.X+n	B=m1.A+n1 m1 n1	C=m2.B+n2 m2 n2	C=m3.A+n3 m3 n3	r ²		C=m1m2A+m2n1+n2 m3' n3'		
CEC			1.01A+704.	.98				
Ca	1.20A-77.5	.79B-109.	1.03A-43.1	1.00		.95A - 170.		
Mg	1.33A-102.	.75B-108.	1.00A-42.1	.93		1.00A - 184.		
K		1.19B-3.81		.98				
Na	.63A-1.65	.51B+4.13	.39A-5.56	.13		.32A + 3.29		

écart type : Sx : standard deviation
 différence moy. entre séries : E : mean difference between series
 mesure de l'adaptation à une droite : exacte si $r^2=1.00$: r^2 : measure of the adaptation to a straight line : exact if $r^2=1.00$
 séries de mesures : X,Y,A,B,C : series of measurements
 facteurs des rapports : m,m1,m2,m3 : factors of ratios
 et régression : n,n1,n2,n3 : and regressions
 intervalle : interv. : interval

Fig. 25

Rapports ($Y = m.X$) et régressions linéaires ($Y = m.X + n$) entre teneurs de quelques échantillons d'une série d'analyse à l'autre.

Ratio ($Y = m.X$) and linear regression ($Y = m.X + n$) between the values of samples from one analysis series to another, A, B, C.

Effets de la conservation sur les résultats

Le séchage et la conservation d'un sol, effectués pour des raisons pratiques évidentes, (ainsi que le séchage à haute température) se répercutent le plus souvent irréversiblement sur la disponibilité ou la forme des éléments analysés (par ex. SCHLICHTING e.a. 1966:93), à savoir principalement par :

- une augmentation de la teneur en H⁺, d'autant plus que la teneur en matière organique est grande, c.-à-d. un abaissement du pH entraînant :
- l'accroissement de la minéralisation de la matière organique du sol ainsi que des C et N de l'humus (LAURA 1975:463sq);
- l'élévation de la solubilité de P, peut-être l'élément le plus affecté (GUPTA e.a. 1974; REHDER 1976a:414 nomme une augmentation de 300 % après séchage à 105°C);
- soit la libération, soit la rétrogradation de K (DUCHAUFOR e.a. 1979:417; REHDER o.c nomme une augmentation de 100 % après séchage à 105°C).

- l'accroissement des valeurs de capacité d'échange (SCHLICHTING e.a. 1966:82) (en contradiction apparente avec le fait que les sols basiques ont généralement des CEC supérieurs aux sols acides).

*

Il s'avère nécessaire d'étudier les différentes fluctuations et erreurs qui accompagnent ces analyses afin d'évaluer de manière critique les limites de validité des résultats obtenus.

3.1.7 Source agronomique et limites des méthodes

Les méthodes courantes de la pédochimie - il ne faut pas le perdre de vue - sont empruntées à la technologie agricole, qui les a développées à l'origine pour estimer l'ampleur des réserves ou capacités nutritives des sols cultivés, ainsi que de leur besoin en engrais, par des tests simples et praticables en grandes séries. Ces caractérisations assez statiques des capacités nutritives des sols n'expliquent guère l'alimentation même des plantes qui est un phénomène dynamique et fort complexe. Pourtant ces méthodes sont souvent justifiées par le fait qu'elles simuleraient telle ou telle réaction (acidifiante, complexante, etc.) des racines lors de la nutrition.

La qualité d'une méthode est ainsi validée par les corrélations les meilleures le plus souvent entre teneur obtenue dans l'analyse du sol par cette méthode et teneur du même élément assimilé par les plantes de culture, avant et après fertilisation - ou encore par les corrélations entre plusieurs éléments ou rapports estimables par d'autres chemins - selon l'hypothèse que la teneur d'un élément dans une plante augmente si la teneur disponible aux plantes dans le sol augmente (ce qui est évidemment régi de surcroît par d'autres facteurs et spécifique selon les éléments). Pratiquement c'est plutôt la fixation d'une dose normale d'engrais qui est mesurée. De là sont extrapolées les teneurs dites "disponibles" aux plantes. On ne dispose jusqu'à présent quasi d'aucun moyen plus direct d'estimer cette disponibilité. (Discussion des méthodes chez DUCHAUFOUR e.a. 1979:351sq, 367, 371, 400; MENGEL 1979:226, 227; SCHEFFER e.a. 1976:210; HUNT 1972 ex MAJOR 1973a:959).

Une certaine réserve s'impose ainsi dans l'emploi de ces méthodes pour des écosystèmes naturels et aussi extrêmes qu'alpin et serpentinique. Elles ne répondent souvent ni au matériel, ni aux questions posées.

3.1.8 Nutrition des plantes et liens entre diverses fractions extraites

Nutrition minérale des plantes

Les méthodes d'analyse des nutriments du sol visent donc théoriquement à extraire (ou à mesurer) ces nutriments dans des conditions aussi proches que possible de celles dans lesquelles les plantes les ingèrent (ou les trouvent). La forme sous laquelle les nutriments du sol sont assimilés par les plantes, de loin pas pleinement élucidée, est admise être en priorité minérale, ionique, sinon organique, chélatée (éventuellement même vivante PORRET 1977:119), et toucher en dehors de N P S surtout des cations métalliques (fig. 26). L'assimilation a en principe lieu :

- soit directement à partir de la solution du sol, forme peut-être généralement préférentielle : surtout anions;
- soit par échange au niveau des radicelles, avec H^+ ou HCO_3^- livré par celles-ci : surtout cations;
- si ce n'est par libération, par l'intermédiaire de H^+ ou d'acides organiques, de réserves encore plus fortement retenues.

éléments	-nutrients		disponibilité et forme principale				
C O H N (S)	majors	organiques	atmo	gaz (+H2O!)		gazeux	
NO ₃ ⁻ NH ₄ ⁺ PO ₄ ³⁻ SO ₄ ²⁻		macro-principaux		anions surtout		soluble	
Ca ²⁺ Mg ²⁺ K ⁺ (Na ⁺)		secondaires		alc/terr		échangeab.	
Fe _* ²⁺ Fe _* ³⁺ Mn _* ²⁺ Zn _* ²⁺	mineurs	micro-	sol	ions	cations ML ^{*n+}	échangeab.	
Cu _* ²⁺ Co _* ²⁺ Mo _* ⁻ B ⁺						=fonctionnels, catalytiques etc. nécessités en petites quantités teneurs faibles → carences teneurs élevées → toxicité	et complexé ±soluble
Cl ⁻ (Ni _* V _*)							
Ag _* Al As _* Ba Cd _*							
Cr _* Hg _* Na Pb _* Se	oligo-	= non essentiels, etc. sans nécess. évidente (except.!) présents en petites quantités teneurs élevées → toxicité					
Sn _* Sr Ti U _* etc.							
Fe _* Al Si		pédogénétiquement importants		oxydes+hydroxydes		±insolub.	

Selon ERNST 1982:472; BAUMEISTER e.a. 1978:27sq; DUCHAUFOR e.a. 1979:408; MENGEL 1979:206; LEMEE 1978:109,126; STRASBURGER 1978:330sq; BERGMANN 1976:24; ANDERSSON 1975:126; LARCHER 1973:134
ML* métaux lourds, à poids spécifique > 5 g/cm³

Fig. 26

Regroupement fonctionnel des nutriments des végétaux et leur disponibilité et forme principale dans le sol.

Functional grouping of plant nutrients and their major availability and form in the soil.

Le pH local auquel l'assimilation a lieu est également encore sujet à controverse. A quel point et dans quel environnement immédiat les acides organiques livrés par les racines peuvent-ils augmenter les solubilités des phosphates et carbonates et de certains métaux lourds insolubles ou peu disponibles; les substances excrétées par les racines influencer les micro-organismes, qui participent alors indirectement à la nutrition et à la conversion des minéraux du sol, etc. ? (STRASBURGER 1978:332,333; ERNST 1974b:8; LARCHER 1973:134,139, 144sq). La plupart des assertions au sujet de la nutrition des plantes sont des déductions à partir de cultures hydroponiques (où les éléments sont le plus souvent livrés ioniquement) et à partir d'analyses de teneurs le plus souvent de cendres de plantes, d'études de la nutrition chez les micro-organismes, etc. Alors que l'étude directe de la nutrition reste délicate. Les méthodes reflètent fidèlement ces connaissances.

Disponibilité des éléments minéraux du sol

Au gradient de "disponibilité" des nutriments correspond toute une gamme d'extractants susceptibles de recueillir différentes fractions. Celles-ci sont en équilibre dynamique entre elles et très conditionnées par la teneur en H⁺. Il y a passage d'une fraction à une autre, p.ex. par l'altération, mais c'est rarement réversible. D'ailleurs les nutriments n'existent pas forcément dans chaque phase. Aussi les rapports entre les diverses formes sont très complexes et l'on ne peut conclure des uns aux autres (DUCHAUFOR e.a. 1979:344; BANNISTER 1976:129). Mais on n'a pas encore rejoint de consensus quant au procédé à emprunter pour déterminer la disponibilité des nutriments du sol et les extractants les plus divers ont été employés dans les études sur la serpentine (BROOKS 1987:35).

Liens entre fractions obtenues par divers extractants

Les limites de validité des diverses méthodes, tout comme les processus complexes de la nutrition végétale, sont mal déterminés jusqu'à ce jour. La FAO poursuit un projet international de comparaison des méthodes (voir FAO 1979).

dans fraction sol	forme	location	disponibilité dans le sol	disponib. p. plantes	extractant	M	pH	sol: solu.	fraction extraite
<.2% soluble	surtout anions év. chélates	dans la solution du sol	quantité très variable; lixiviable	mesure inférieure	lysimètre centrifugation				de la solution du sol
					eau			1:20	aquasoluble (~.1% tot)
					sels CaCl2 chlorur. NaNO3 nitrates KCl carbonat BaCl2 etc etc	.01 .1 .5	7.7 7. 8.2		"assimilable" >aquasoluble (p.ex. pour métaux l.de contaminatn)
2% échangeable adsorbée	surtout cations	sur argiles aux oxydes hydrox. matière amorphe sur mat.org	quantité assez constante; peu lixiviable	mesure supérieure	(acides dilués) acides organiques NH4OAc acétates NH4OAc lactates NH4OAc oxalates NH4-lact citrates NH4-oxal etc etc	1. 1. .5	7. 4.8 4.35 3.75 3.2	1:25	échangeable (1-5% tot) (~10x aquasolubles)
98% fixe	chélatée	complexes	libéré par minéralisation	faible	complexon Na2EDTA	.02	7.0		complexée
	peu/non échangeab/ soluble/ complexée	dans minéraux altérés	libéré par altération	faible	acides minéraux HCl (+) HNO3(+) H2SO4 etc	.1 à 2.		1:60	"totale" (~80% tot)
	inaltérée	totalément insoluble	dans minéraux inaltérés non disponible	nulle					

Fig. 27

Disponibilité des éléments minéraux dans le sol et principaux extractants des diverses fractions par ordre de force.

Availability of the mineral elements in the soil and principal extractants of the different fractions in order of strength.

Par ailleurs il ne semble guère y avoir de règles générales : on a ainsi réussi à trouver de bonnes corrélations entre les teneurs des fractions les plus diverses et les teneurs ou comportement des plantes (voir par ex. PROCTOR e.a. 1975: 282,300,308 pour Ni, Cr, Co; et BROOKS 1987:35sq).

Il n'y a guère de rapport entre teneurs totales et échangeables, les teneurs totales n'étant même pas toujours plus élevées que les échangeables. On s'explique cela entre autres par les propriétés des minéraux primaires et par la redistribution différenciée des métaux dans les chélates des plus diverses origines, etc. (ERNST 1982:474sq, avec exemples).

Les extraits des teneurs échangeables sont admises donner une mesure de la limite supérieure des teneurs à disposition des plantes (ERNST 1974b:9), tout en permettant d'analyser la plupart des éléments à des concentrations relativement stables et à des conditions analytiques fiables. Bénéficiant d'une longue tradition, l'extraction de la fraction échangeable au NH4OAc 1M à pH 7 s'est ni plus ni moins généralisée pour les macro-nutriments cationiques, et plus récemment seulement pour les micro- et oligo-nutriments ou métaux lourds (ERNST 1982:474sq; ANDERSSON 1975:125) : un problème fréquent est le fait que leur extractibilité, tout comme leur disponibilité aux plantes, dépend beaucoup du pH de la solution, spécifiquement pour chaque élément, les macro-nutriments cationiques étant plutôt bien disponibles à pH basique (DUCHAUFOR e.a. 1979:409; fig. 28). Par ailleurs les valeurs échangeables varient selon l'ion échangeur (BaCl2, CaCl2, NH4OAc; SCHEFFER e.a. 1976:113) et augmentent avec la concentration de l'extractant.

En principe c'est la solution du sol en équilibre dynamique avec le revêtement en ions des particules du sol qu'on aimerait analyser, afin de s'assurer la

limite inférieure des nutriments sûrement à la disposition des plantes (DUCHAUFOR e.a. 1979:161sq; SCHLICHTING e.a. 1966:93). Or la lysimétrie n'est pas aisée, qu'on songe seulement aux sols pierreux, etc. Aussi simule-t-on volontiers la solution du sol en extrayant à l'eau dans un rapport sol:eau 1:20, bien que cela introduise des erreurs à cause des changements de solubilité et d'échanges cationiques (ERNST 1982:475) sans que j'aie trouvé d'exemples de serpentine. (Voir aussi PROCTOR 1971c:836 au sujet de Mg/Ca.)

Les extraits à l'eau valent très approximativement 10 fois moins que les teneurs échangeables. Mais les teneurs aquasolubles varient beaucoup selon la saison, les conditions de station, etc. (ERNST 1982:476sq, avec exemples). Par ailleurs les teneurs échangeables, qui ont certes le mérite de livrer des résultats relativement stables, s'accordent souvent mal avec les résultats écologiques : ainsi p.ex. PROCTOR (1971c:838, serpentine) a montré qu'une certaine concentration de Ni en solution peut être toxique, alors que la même concentration de Ni échangeable ne l'est pas encore. Aussi JOHNSTON et PROCTOR (1981:856) ont-ils extrait par centrifugation la solution du sol de serpentine à la capacité au champ, puis effectué des cultures hydroponiques aux concentrations trouvées : les résultats sont convaincants pour sols squelettiques riches en métaux lourds, en climat humide et frais. Les teneurs en nutriments de la solution du sol leur suggèrent des conclusions différentes quant aux causes chimiques de la particularité de la végétation sur serpentine que ne le suggèrent les teneurs échangeables.

Quant aux teneurs estimées en milieu plus ou moins salin ou acide dilué, censés livrer les limites maximales disponibles aux plantes, qu'on emploie surtout pour les métaux lourds des sols contaminés, elles sont sans rapport avec celles des autres extraits (HAENI, comm. orale; cf HAENI e.a. 1980) et mal adaptés pour les sols à métaux lourds (ERNST 1982:477; mais voir aussi BROOKS 1987:35). En ce qui concerne les extractions à l'EDTA, livrant les éléments complexés, elles ne répondent qu'à certaines questions précises (voir ANDERSSON 1975:133,134; DUCHAUFOR e.a. 1979:196sq).

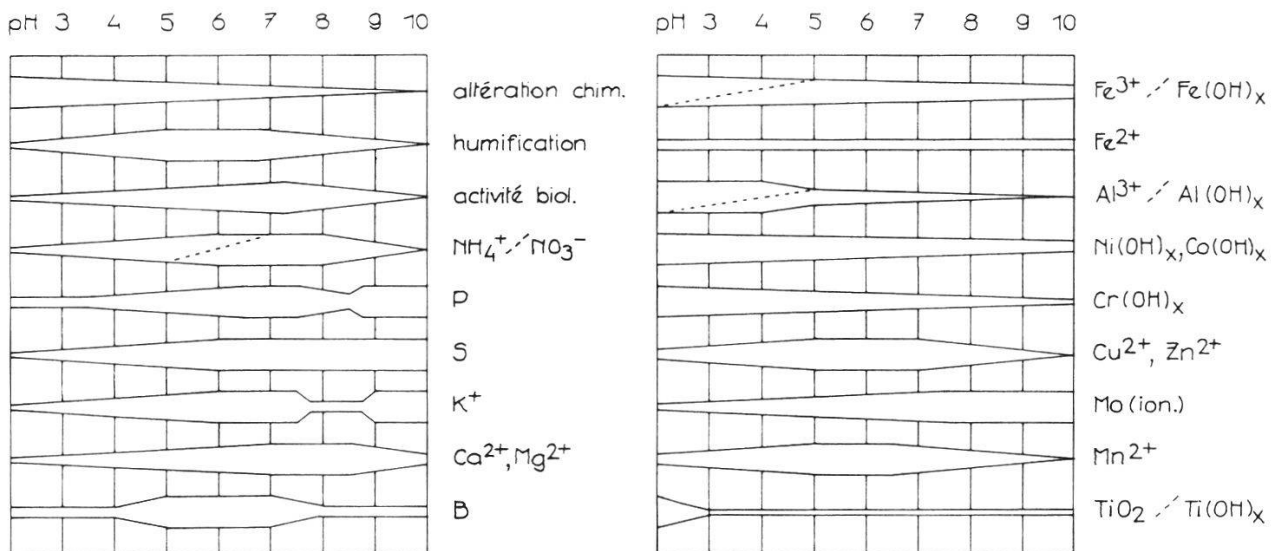


Fig. 28

Effet du pH sur la disponibilité des éléments nutritifs minéraux dans le sol et sur la pédogenèse. Il n'y a pas de données fiables quant à la disponibilité en fonction du pH de Co Cr Ni pour les plantes en dehors des valeurs théoriques des solubilités de leurs hydroxydes qui sont dans l'ordre $Co > Ni > Cr > Fe$ (BROOKS 1987:33sq). On ne sait néanmoins que très peu sur les formes sous lesquelles les plantes assimilent ces éléments. (Selon BAUMEISTER e.a. 1978:42; BROOKS 1987:34sq (ex THOMSON e.a. 1978); DUCHAUFOR e.a. 1977:40, 1979:17,31; LARCHER 1973:136 (ex SCHROEDER 1969); STRASBURGER 1983:335).

pH effect on availability of mineral nutrients in the soil and on pedogenesis.

3.2 Méthodes d'analyses de l'azote

3.2.1 Azote total et minéralisé

Ntot Azote organique total : méthode Kjeldahl.

N est extrait par minéralisation de la matière organique au H₂SO₄ concentré, soit 1 g de sol pour 10 ml, dilué ensuite à 50 ml; neutralisé avec 50 ml de NaOH 30 % et converti quantitativement en NH₃; absorbé dans 20 ml ou 30 ml d'HCl .05N; titré au NaOH .05N. (Dans la plupart des sols plus de 95 % de l'azote est lié organiquement, DUCHAUFOR o.c; N présent sous forme NO₃ n'est pas converti par cette méthode, HUMPHRIES 1956:479). STEUBING 1965:202 ou DUCHAUFOR e.a.1979:386,441; fig. 19 p. 38.

*

Nm Azote minéralisé.

Prises d'essai récoltées environ toutes les 6 semaines pendant la période de croissance, de mi-juillet à début octobre (enneigement moyen à 2400 m : 8 mois). Prises mélangées et tamisées à 4 mm sur place, mesurées fraîches (Na) et après incubation : sur le terrain (T) 2 incubations successives sur 92 jours, en sachets de plastique; en chambre climatique (L) 3 incubations sur 128 jours, dans des bocaux en verre recouverts d'ouate, à 20°C et 95 % d'humidité relative. ELLENBERG 1964:83; STEUBING 1965:224; LEMEE 1967; RUNGE 1974:204; REHDER 1976a:414.

N-NH₄⁺ et N-NO₃⁻ minéral disponible : méthode colorimétrique.

Extraction d'un équivalent de 5 g de terre sèche avec 50 ml KAl(SO₄)₂ à 1 %.

Séparation de NH₄⁺ par microdiffusion selon CONVAY 1962, complexation au réactif de Nessler, jaune, puis colorimétrage.

Séparation de NO₃⁻ après réaction au xylénol 1-2-4, par distillation sous vapeur, puis colorimétrage.

Analyse des échantillons frais aussi rapidement que possible, 3-4 jours après récolte, conservés en attente à +5°C. Valeurs brutes, annexe 3. Selon STEUBING 1965:205sq. Discussion des diverses méthodes et de leurs bonnes correspondances chez GERLACH 1980:198. La grande variété des teneurs en N minéral déjà sur une petite surface est bien connue (par ex. DUCHAUFOR e.a. 1979:386; LABROUE e.a. 1977:65).

*

La minéralisation nette correspond au bilan entre ammonification, nitrification et dénitrification (s.l.), c.-à-d. à la partie de la minéralisation brute qui dépasse les besoins des micro-organismes eux-mêmes et qui est livrée à la disposition des plantes supérieures.

Nm = Nmb - Na

Nm : teneur en N minéralisé net

Nmb : teneur en N minéralisé brut (après incubation)

Na : teneur en N minéral momentané

Nm/p.v. : N minéralisé net au cours d'une période de végétation.

Remarquons que les francophones s'intéressent à Nm surtout dans l'optique de la microbiologie et du sol : de la microbiologie pour estimer l'activité microbienne du sol; du sol pour évaluer le degré d'incorporation de la matière organique au milieu minéral, comme indice du degré d'évolution d'un sol, c.-à-d. pour la classification des humus indispensable à la classification des sols. Ils considèrent l'azote minéralisé net lors d'une incubation de 6 semaines en conditions de laboratoire (28°C, humidité élevée, LEMEE 1967) comme une approximation de la "capacité maximale de minéralisation nette pour une période de végétation" (DUCHAUFOR e.a. 1977:56,59; cf LABROUE e.a. 1977:67 : 2 semaines en milieu alpin). Ils définissent un coefficient de minéralisation Nm/Ntot (azote total Kjeldahl).

Les germanophones et les nordiques s'intéressent à Nm du point de vue écologique de la productivité et des cycles des nutriments dans les écosystèmes (ELLENBERG 1977:80). Nm donne une idée de la vitesse du flux de N dans le cycle de l'écosystème (LARCHER 1973:129) et de l'"offre potentielle en N minéral net" pour les plantes supérieures (RUNGE 1974:204). La valeur de référence est Nm/p.v. : on additionne les Nm des incubations successives (de 6 semaines) au cours d'une période de végétation, à moins qu'on ne rapporte à la saison la moyenne des incubations séparées, le plus fréquemment pour les incubations sur le terrain. Nm est comparé avec les fluctuations de N dans la phytomasse et la litière ainsi qu'avec les pertes par lessivage au cours d'une saison de croissance (voir REHDER 1976a:411).

*

Les valeurs de Nm employées dans ce travail p. 69 et annexe 3 se rapportent aux 3 incubations successives en chambre climatique s'étendant sur 128 jours (1977). GÖKCEOGLU (e.a. 1977:321) propose de réduire la période de végétation à la durée

ppm terre sèche			serpentine Davos Nm/42 jours			Nm/42j	Nm/pv pv=128j	Nm/pv pv=128j
nb			1e	2e	3e	m	1e+2e	1e+2e+3e
0-5cm se1	Na	8	4.2	4.2	3.2	3.9		
vég. I-IV	Nm T	8	6.3	2.9		4.6	14.	
2400 m	Nm L	8	15.	11.	9.3	12.	39.	35.
0-5cm se2	Na	15	14.	15.	5.6	11.		
vég. V-VII	Nm T	15	13.	10.		12.	36.	
2300 m	Nm L	15	31.	36.	33.	33.	104.	101.

ppm terre sèche			Caricetum firmae 2160 m 1) Nm/42 jours				Nm/42j	Nm/pv pv=105j	Seslerio- Semperviretum 1200 m 2) Nm/42j	Caricetum ferrugineae 1200 m 2) Nm/42j
			1e	2e	3e	4e	m		m	m
0-5 cm	Na		6.5	7.9	5.6	3.0	5.2			
	Nm T		11.	4.2	2.9		6.2	16.		
	Nm L		19.	13.	6.9	52.	26.	64.		
0-15cm	Na		9.1	12.	8.5	5.6	8.0		8.6	8.6
	Nm T		15.	13.	5.6		9.9	25.	15.	20.
	Nm L		29.	25.	16.	51.	32.	79.	55.	51.

Fig. 29

Azote minéralisé Nm : comparaison des incubations in situ (T) et en labo (L) pour la serpentine de Davos et 3 gazons sur calcaire d'après :

1) REHDER 1976:58 et 2) GÖKCEOGLU e.a. 1977:322,323

Valeurs transformées de g/cm² en ppm en assumant une densité du sol de .5 g/cm³

Na : teneur en azote minéral momentané.

Nm/p.v. : moyenne des incubations rapportée à une période de végétation p.v. (pour NH₄⁺ et NO₃⁻ voir fig. 40 p. 84).

Nitrogen mineralization Nm : comparison of field incubation (T) and standard incubation in laboratory 20°C (L), (both 42 days), for the serpentine of Davos and 3 lawn communities on limestone, according to :

1) REHDER 1976:58 and 2) GÖKCEOGLU e.a. 1977:322,323

Values transformed from g/cm² to ppm assuming a soil density of .5 g/cm³.

Na : actual mineral nitrogen content

Nm/p.v. : mean incubation value reported to vegetation period p.v. (for NH₄⁺ and NO₃⁻ see fig. 40 p. 84).

où la température dépasse 5°C. Pour Davos, à 2300 m ce sont 81 jours; à 2400 m 67 jours (p. 16). On peut s'attendre à une minéralisation additionnelle en dehors de la période de végétation, en particulier sous l'impact du gel (voir GERLACH 1973, REHDER 1975:95; REHDER e.a. 1978:324), sans doute en liaison avec l'aération du sol qui favorise la nitrification (LABROUE e.a. 1977:67).

Les valeurs Nm des incubations sur le terrain (T) sur serpentine sont en gros un tiers de celles des Nm potentiels obtenues en incubation à 20°C (L) et correspondent bien aux valeurs sur calcaire de REHDER et GÖKCEOGLU, voir fig. 29 et 40 à 42 p. 84sq.

Quant à l'azote minéral momentané Na, sur serpentine il est du même ordre de grandeur que Nm(T) minéralisé en 6 semaines. Cela vaut également pour le Caricetum firmæ cité, alors que Na est moins élevé que Nm(T) dans les étages inférieurs, ici montagnard, voir fig. 29 et 40. La favorisation de la nitrification dans les échantillons tamisés des incubations est discutée p. 92.

Afin de convertir les données de ppm en N/surface, j'ai assumé une densité du sol $d = .5 \text{ g/cm}^3$ (cf p.ex. LARCHER 1977:312), coefficient sans doute encore élevé si l'on songe que le sol est très squelettique et que les valeurs de N n'intéressent que la fraction <4 mm. En tenant compte de l'épaisseur de l'horizon récolté $h_o = 5 \text{ cm}$: $1 \text{ ppm N} = h_o \cdot d \cdot 10^{\text{exp}-2} \text{ g N/m}^2 \text{ sol} = .025 \text{ g/m}^2$.

3.2.2 Densité de germes du sol

Récolte des échantillons de 4 sols d'altitude et d'exposition comparables, le 18.9.78; carottage de l'horizon de surface jusqu'à 2 cm à l'aide d'une grosse seringue transformée pour cet usage. Les comptages ont été effectués sur plaques, les milieux de culture sélectifs additionnés d'extrait de terre-mère. Analyses faites avec le Dr HANSELMANN, selon les méthodes de l'Institut de biologie végétale de l'Université de Zurich.

échantillons	coordonnées	altit.	exp.	lieu
se1 serpentine	782.31/189.96	2290	E	Totalp E TE relevé 108 unité V
se2 serpentine	782.16/189.77	2260	SSE	Totalp SE TH relevé 118 unité VIa
si silicates	782.33/188.68	2295	SE	Salezerhorn SA
ca carbonates	781.72/191.64	2290	SE	Parsemn PA

milieux sélectifs (g/l)	milieu de base (g/l)
fi fixatrices d'N ₂ : 16.7 mannite	1. K ₂ HPO ₄
ch champignons : 60. saccharose	.2 MgSO ₄ .7H ₂ O
10. extrait de levure	.2 NaCl
4. NaNO ₃	.05 FeSO ₄ .7H ₂ O
ac actinomycètes : 20. amidon	.02 CaCl ₂
4. KNO ₃	.002 MnCl ₂ .4H ₂ O
3.6 NaCl	.001 NaMoO ₄ .2H ₂ O
.6 caséine	10. sol de Davos
.04 CaCO ₃	
hé hétérotrophes : 20. peptone	
10. glucose	
2. extrait de levure	
am ammonifiantes : 100. hydrolysate de caséine (pancréatique)	
ni nitrifiantes : 5. (NH ₄) ₂ SO ₄	
1. NaHCO ₃	
dé dénitrifiantes : 20. glucose	milieu de base:sélectif 1:1
10. CaCO ₃	tamponné au pH du sol
4. KNO ₃	5 répétitions
	détails fig. 43 p. 89.

3.3 Méthodes d'analyses pédologiques

3.3.1 Profils pédologiques

Les profils ont été choisis en particulier en fonction des différentes sortes d'altération de la roche, et ensuite en fonction de la végétation. J'ai renoncé à faire des profils sous les types de végétation rares ne couvrant que quelques m². Il s'agit malencontreusement des végétations les plus développées, sous lesquelles on peut s'attendre à des sols plus différenciés.

L'étude morphologique des profils a été effectuée selon DUCHAUFOR 1960:356sq. J'ai étendu à la serpentine les définitions des types de sols de cet auteur (définitions et équivalences avec d'autres systèmes de classification p. 96).

Comme la fraction ≥ 2 mm (définition officielle du squelette ou pierrosité) est dans tous les profils en prédominance écrasante, j'en ai distingué la fraction gravier (2 mm à 2 cm) à part, et je réserve ici le terme squelette à la fraction ≥ 2 cm. Quant aux distributions granulométriques de surface, indiquées dans l'entête du tableau de la végétation (annexe 4; p. 138), elles peuvent s'écarter passablement de celles des horizons inférieurs (p. 98sq et remarque p. 102). La texture figurant en face des profils (p. 98sq) a été estimée en frottant la terre fine entre les doigts selon le diagnostic de SCHLICHTING e.a. 1966:21. L'interprétation de la couleur brune de la terre fine des sols s'est avérée délicate sur le terrain. La couleur de la roche serpentine à l'état frais oscille entre bleu-vert-noir-gris. L'altération chimique lui confère toute la gamme des bruns, de l'ocre à la rouille jusqu'au brun sombre, vraisemblablement surtout sous l'influence de la libération et de l'oxydation du fer (qui contribue à quelque 8 % de la roche!). Aussi les couleurs des sols tirant vers le roux ont-elles été interprétées plutôt comme libération de sesquioxydes, celles vers le gris-noir comme humus (voir p. 100 et p. 102).

3.3.2 Granulométrie et texture

La composition granulométrique (ou dispersité) est définie d'après la proportion des particules du sol classées par grosseur. Les particules sont assimilées à des sphères de quartz, il s'agit donc d'"équivalences" de diamètres. Elle est destinée à définir la texture du sol et n'intéresse que la fraction de terre

mm	.002	.0063	.02	.063	.2	.63	2.	6.3	20.	63.	200.	fraction
argile	limon		20 μ	arène sable fin	arène sable gros.		gravier		cailloux galets		blocs	Assoc.intern. Sci.du Sol 1)
clay	silt		r 50 μ		sand		gravel		pebble		blocks	USDA=franco- anglosaxon 2)
Ton	Schluff		63 μ		Sand		Kies		Kiesel		Blöcke	allemand 3)
terre fine							squelette*					
sédimentation							tamisage					méthode

1) SCHEFFER e.a. 1970:19.21

2) DUCHAUFOR e.a. 1979:231

3) SCHLICHTING e.a. 1966:80,81 et 1)

r limite retenue, retained limit.

* squelette=pierrosité ici ≥ 2 cm, skeleton here ≥ 2 cm, cf. p. 54.

Fig. 30

Classes granulométriques. *Granulometric classes.*

fine, sous-entendu après dispersion des agrégats définissant la structure, après calcination et éventuellement décarbonatation.

*

Méthode ANDREASEN modifiée.

1 Prétraitement de la terre fine : oxydation de la matière organique au H₂O₂ 30 % (voir p. 42, C org.), les échantillons en contenant >20 % chauffés 10 min à 300°C; puis séchage à 105°C. Dispersion des agrégats au calgon Na₂P₂O₇ 1 %, sol:solution 1:10 (couramment plus concentré : Na₂P₂O₇ 3-4.5%, s:sn 1:1.25-2.5).

2 Tamisage sous l'eau des sables :

séparation en 5 fractions : 1. ≥ .5 ≥ .25 ≥ .125 ≥ .05 mm

3 Sédimentation : détermination des limons et des argiles sur la base de la loi de STOKES qui dit que la vitesse de sédimentation est proportionnelle à la grosseur des particules. A l'aide d'une pipette calibrée :

prise après 9 min à 19.6 cm : particules <.02 mm, soit limon+argile

" " 2 h à 2.6 cm : particules <.002 mm, soit argile.

Les valeurs sont rapportées à la terre calcinée, non décarbonatée, séchée à 105°C. La calcination entraîne des pertes de poids de .3 à 30 % (voir C p. 43), les pertes les plus fortes correspondant surtout aux sols les plus riches en argile, fig. 47-8 p. 109. Les erreurs de mesures n'ont pas été estimées. La 6e fraction de tamisage, <.05 mm, n'a pas été mesurée. Les fractions ont été conservées en vue d'une éventuelle analyse minéralogique. Selon : DUCHAUFOR e.a. 1979:229sq; SCHLICHTING e.a. 1966:77sq; SCHEFFER e.a. 1977:18sq.

*

Hiatus entre sédimentation et tamisage

Les courbes cumulatives des textures, p. 107, accusent, à mesure que les sols sont plus développés, un saut de plus en plus marqué entre les valeurs acquises par tamisage et celles par sédimentation. Si les agrégats étaient insuffisamment dispersés, la solution dispersante ayant été faible, on pourrait s'imaginer les retrouver dans les fractions supérieures, ce qui ne devrait pas créer de hiatus. Quel rôle joue le seuil de changement des propriétés des particules vers .05 mm dont parle DUCHAUFOR 1960:25 ? Quant à la composition minéralogique dans la formule de STOCKES, l'emploi de la densité du quartz à la place p.ex. de l'augite entraîne une surestimation des diamètres d'un facteur 1.23; c.-à-d. que le limon mesuré est <.016 mm au lieu de .02, l'argile mesurée <.0016 au lieu de .002; soit une sous-estimation des fractions limon et argile qui corrigerait assez ce hiatus, voir p. 107. A l'inverse, la structure feuilletée des particules - les minéraux de serpentine ont une structure en lamelles et bâtonnets - entraîne un ralentissement de leur sédimentation, faisant ainsi apparaître ces fractions dans des classes à diamètre inférieur, d'où surestimation de ces dernières. Par ailleurs les différentes fractions granulométriques peuvent être de composition minéralogique différente (voir sols de serpentine chez STICHER 1978:8; 1981:35; e.a. 1986:285; p. 115).

$$\text{Loi de STOCKES : } v = \frac{h}{t} = \frac{2}{9} \cdot \frac{(d_1 - d_2)G}{n} \cdot r^2 = 35'930 \cdot r^2$$

v	[cm/sec]	: vitesse de chute des particules
h	[cm]	: hauteur de chute
t	[sec]	: temps mis pour cette chute
G	[980cm/sec ²]	: accélération terrestre
n	[g/cm.sec]	: viscosité du liquide (eau : .01, ici solution à .2 % calgon) dépend de la température
r	[cm]	: diamètre des particules
d2	[g/cm ³]	: densité du liquide (eau : 1.00) dépend de la température
d1	[g/cm ³]	: densité des particules (ici quartz)
d1	quartz	: 2.65 (voir fig. 46 p. 107)
	calcaire	: 2.7 - 2.8
	serpentine	: 2.5 - 2.65
	augite	: 3.5
	olivine	: 3.2 - 4.4

*

Triangle des textures.

Les trois fractions principales de la terre fine sont le plus souvent représentées en triangle, la limite supérieure des limons étant en fait choisie dans les divers pays de manière à représenter les sols selon la répartition la plus différenciée (SCHEFFER e.a. 1970:20), fig. 48-1,2 p. 110. L'ancienne limite à .02 mm, permettant une subdivision élégante, a fait place à .05 mm, cette dimension correspondant à un changement précis des propriétés des particules citées ci-dessus. Par ailleurs .063 mm divise l'espace géométriquement en deux sur une échelle logarithmique, avantage pour la représentation en courbe cumulée, voir p. 107. Les différences que peuvent occasionner ces variations de limite sont illustrées à l'exemple de mes sols de serpentine dans la fig. p. 110 des systèmes de classification sur les triangles de textures. Je m'en suis tenue à la classification franco-anglosaxonne, qui correspond à une répartition plus différenciée de mes sols.

*

Coefficient de finesse F'.

Afin de résumer la texture d'un échantillon en une seule valeur, j'ai repris le degré de finesse F (SCHLICHTING e.a. 1966:81) et modifié la formule pour obtenir $F'=100$ pour 100 % d'argile; $F'=0$ pour 100 % de sable. Autrement dit, en prenant la projection perpendiculaire sur le côté du triangle allant des sables (S) aux argiles (A), (limon L) soit :

$$F = 1/4 (3A + 2L + S + 100)$$

$$F' = 1/2 (3A + 2L + S - 100) = A + 1/2L \text{ etc}$$

Fig. 47-1 p. 108 illustre la correspondance entre F' et textures sur le triangle.

3.4 Méthodes des relevés de végétation

L'analyse phytosociologique de la serpentine a été effectuée selon les mêmes méthodes que les travaux sur carbonates et silicates de VETTERLI 1981 et 1982. Les relevés phytosociologiques empruntent les méthodes de BRAUN-BLANQUET, selon la présentation de MUELLER-DOMBOIS e.a. 1974. Elles sont discutées en détails chez ces derniers, ainsi que chez GUINOCHET (1973:159sq, épistémologie de la phytosociologie), auquel il est renvoyé pour la terminologie française.

L'unité de base de l'échantillonnage est une analyse floristique semi-quantitative d'une surface homogène et représentative, soit une liste d'espèces déterminables y apparaissant, avec estimation de leur fréquence et recouvrement. On associe à ces relevés, à divers degrés, des observations et mesures relatives à la station.

3.4.1 Choix et caractéristiques des parcelles

M'étant posé comme but de décrire la végétation alpine sur serpentine sous toutes ses facettes, j'ai choisi les lieux où effectuer mes relevés en essayant de considérer : les diverses pentes, expositions, altitudes; les diverses humidités; les différentes granulosités et états d'altération du substrat. De retenir tous les lieux où il y avait de la végétation, en particulier tous les degrés de couverture, des végétations les plus clairsemées aux formations fermées. Localisation des parcelles, p. 28 et annexe 4. Mes relevés diffèrent ainsi de ceux de BRAUN-BLANQUET qui lui s'intéresse avant tout aux formations typiques, afin de livrer des associations à validité plus générale.

A cause du relief les parcelles sont principalement exposées à l'E, SE, et souvent au S, N et NE : en effet les deux crêtes principales sont orientées vers l'E et le SE; l'éboulement de Totalp a défini un grand flanc E. Bien que couvrant de grandes surfaces, les pentes S raides, entre 2300 et 2500 m, à pierriers grossiers, sont relativement peu représentées parce qu'elles sont pour

ainsi dire dépourvues de végétation. L'ampleur des divers types de stations est très variable. Toutes ont été retenues, même les rares stations fontinales, à gîtes d'animaux, etc. Pour l'ensemble, la densité des relevés s'approche des 30/km², soit près de 10 fois moins que chez VETTERLI 1981 et 1982:8, pour ses végétations à recouvrement bien supérieur et destinées à être cartographiées. A la serpentine sans influences étrangères échoient 138 relevés.

Un gros problème a été de juger de l'homogénéité des surfaces. Dans cette région à très faible colonisation végétale sur la majorité de son étendue (la moitié des relevés a des recouvrements inférieurs à 5 %, et seulement un cinquième supérieur à 50 %), la roche affleurante, les éboulis, l'inhomogénéité tant de la granulosité que du type de roche et d'altération offrent un choix de microsites les plus divers. A cela s'ajoute la répartition inhomogène des plantes elles-mêmes, elles peuvent p.ex. former des agrégats autour de quelqu'individu de buisson nain rampant. Et dans les surfaces à guirlandes de terrasses, si les replats sont peu colonisés, les talus sont généralement particulièrement bien fournis. Je me suis décidée à envisager des surfaces entières plutôt que des niches séparées de leur environnement immédiat, quitte même à garder des inhomogénéités dues à des facteurs extérieurs tels les animaux. Aussi les critères d'homogénéité sont-ils moins rigoureux que ceux applicables à la sociologie des gazons.

Sur la base du critère essentiel de l'homogénéité, la surface des relevés a été fixée à des carrés de 10, 25, 50 ou 100 m². J'ai choisi une surface plutôt supérieure à l'aire minimale (cf MUELLER-DOMBOIS e.a. 1974:47), étant intéressée, en plus de la sociologie pure, à la présence des espèces en soi. Si 10 m² contenaient en général suffisamment d'informations en cas de couverture élevée, 100 m² ont souvent été nécessaires en cas de couverture minime.

3.4.2 Relevé des données de végétation

La plupart des relevés a été parcourue au moins deux fois, entre juin et septembre, deux années différentes, une fois en début de saison et une autre en fin de saison. Ils s'étagent sur cinq années. Le meilleur moment pour les relevés s'est avéré être août à septembre, les espèces même tardives étant suffisamment développées pour être plus aisément déterminables, et les espèces précoces encore reconnaissables, même si déflouées ou passablement fanées.

Comme je destinais ces relevés à une exploitation à l'aide de l'ordinateur, j'ai pris les données directement sur formulaires du format des cartes à perforer. La base en constituait une liste alphabétique des plantes susceptibles d'être trouvées au niveau alpin à Davos (annexe 7). Adjoint à cela, une liste des caractéristiques de station (annexe 4).

*

Afin de permettre une comparaison d'abord entre tous mes relevés, puis avec ceux de la littérature, j'ai choisi l'indice simple de BRAUN-BLANQUET, avec son estimation combinée de la dominance et de l'abondance.

% de recouvrement	indice	précisions, pour végétation :	
		clairsemée	dense
inférieur à 1	.	1-2 individus	1 seul endroit
inférieur à 1	+	3-10 individus	présence frappante mais <<1 %
1 - 5	1		
5 - 25	2		
25 - 50	3		
50 - 75	4		
75 -100	5		

Dans cette échelle de recouvrement, pour des raisons graphiques, le . remplace le r de BRAUN-BLANQUET. Pour des raisons de format de formulaires, les recouvrements de végétation inférieurs à 1 % ont été assimilés à 1 %. Cela touche en particulier quelques relevés de l'unité Ic.

La physionomie et la structure de la végétation ont fait l'objet d'observations à part. L'indice de recouvrement des espèces de JOCHIMSEN 1970, qu'elle a développé pour la végétation des avant-postes des glaciers, conviendrait en principe aux peuplements clairsemés de la serpentine : il rapporte le taux de recouvrement de chaque espèce non à la surface, mais à la végétation. Optimal pour des études de succession, cet indice se prête néanmoins mal à une étude sociologique d'un spectre de végétations allant des plus éparses aux gazons.

3.4.3 Relevé des données de station

Les stations des relevés de végétation ont été caractérisées d'une part par des observations et estimations dont l'essentiel figure dans l'en-tête du tableau de la végétation (p. 128, 138, annexe 4) - d'autre part, pour un choix de relevés, par des analyses de sol et par quelques profils (p. 98 à 105). Pour chaque relevé j'ai noté en outre des remarques sur l'homogénéité; la situation dans le relief du terrain, apports et exports; la roche et le sol; sur l'humidité et là où c'était possible sur l'enneigement; sur le pâturage et les influences externes; ainsi que des observations sur les microniches des espèces.

Toutes ces données m'ont aidée autant à organiser qu'à mieux démarquer et décrire les groupements de végétation d'après les conditions de station, en accord avec la structuration et la classification floristique (comme chez VETTERLI 1982:23). Elles ont servi en outre à calculer et comparer des similitudes entre séries de données stationnelles et floristiques (p. 149).

3.5 Traitement des relevés de végétation

Buts poursuivis lors de l'élaboration du tableau de la végétation sur serpentine (fig. 53 p.128) :

- 1 Regrouper de manière détaillée la végétation en unités clairement descriptibles, à combinaison d'espèces et à station caractéristiques, en essayant de créer un tableau graphiquement aussi suggestif que possible.
- 2 Documenter le mieux possible la transition d'une végétation clairsemée à une végétation plus développée.
- 3 Dégager les corrélations les mieux interprétables entre garniture d'espèces et combinaison d'un choix de facteurs de station.
- 4 Permettre de situer la flore et la végétation des unités obtenues avec les catégories reconnues sur d'autres substrats et en d'autres lieux.

En résumé, j'ai effectué une ordination purement floristique, partiellement à l'aide de techniques mathématiques (p. 65), puis recouru à une comparaison tabellaire et enfin classifié empiriquement, partiellement à l'aide des données de station.

Tableaux empiriques. Si les initiateurs de la phytosociologie autour de BRAUN-BLANQUET employaient des méthodes empiriques à peine systématisées dans le triage, c.-à-d. l'interprétation de leurs relevés, c'est qu'ils n'avaient pas de difficultés majeures puisque les relevés aient été pris en vue d'explicitier des groupements végétaux plus ou moins typiques, déjà préalablement reconnus (correspondant à une classification). Leurs tableaux correspondent ainsi plutôt à un moyen de présentation des relevés. Significativement, BRAUN-BLANQUET, n'a jamais décrit de système de triage.

Similitudes numériques. Or c'est différent s'il s'agit par exemple d'établir l'inventaire complet des groupements végétaux d'un territoire et justement d'apporter des précisions dans leur discrimination (cf VETTERLI 1982:75). Les tableaux de ces relevés-là sont devenus de véritables instruments de travail pour comparer et trier les relevés jusqu'à les distribuer en catégories de composition floristique similaire (cf GUINOCHE 1973:17). Aujourd'hui les phytosociologues s'adressent résolument aux techniques numériques les plus raffinées, basées sur des calculs de similitudes, et organisent plus systématiquement leurs données. J'ai participé activement à ce tournant depuis les premiers relevés que j'ai pris sur serpentine en 1974. Puis s'est posé pour moi le problème épineux du moment et de la manière d'intégrer les données de station, surtout édaphiques, dans l'analyse de la végétation. Cette question méthodologique, hors du cadre de ce travail, a fait l'objet de nombreuses publications postérieures à mes relevés de données.

3.5.1 Ordination tabellaire

Le chemin principal a été une ordination floristique en une suite de relevés et d'espèces, à la main - travail d'ailleurs véritablement fastidieux. Pour ce système empirique de comparaison tabellaire, basé sur une appréciation subjective des similitudes, je me suis référée à ELLENBERG 1956; MUELLER-DOMBOIS e.a. 1974; OZENDA 1964; GUINOCHE 1973:17sq.

J'ai tenté de dégager des gradients aussi simples et linéaires que possible, tout en gardant la primauté à la transition de la végétation clairsemée à plus dense. Les quelques gradients reconnaissables se chevauchant, j'ai également travaillé avec des tableaux partiels, à gradients simples, en introduisant certains relevés à caractères intermédiaires dans plusieurs de ces tableaux (p. 144). J'ai plutôt respecté présence/absence qu'indices de recouvrement. Puis essayé de garder ensemble les espèces qui me semblaient liées à une même écologie, même si à fréquences diverses.

Il est clair qu'en traitant les données à la main, on mélange presque inévitablement à l'ordination une part de classification. Par exemple, en employant les lacunes ou les accumulations distinctes d'espèces ou de relevés.

3.5.2 Classification

La classification, tant des relevés que des espèces, a été faite empiriquement, sans aide mathématique. Et contrairement à l'ordination restée purement floristique, elle a profité, dans la phase d'interprétation, des données supplémentaires de station. La grandeur des groupes est définie d'après les données floristiques et la capacité d'explication stationnelle qui a pu leur être attribuée.

Relevés. Dans une première approche, des groupes ont été proposés d'après les seules similitudes floristiques. Puis j'ai confronté ces groupements préliminaires aux données de station des relevés. Ces données supplémentaires ont servi à dégager une interprétation écologique, afin de mieux constituer et situer des groupes aussi homogènes que possible, distincts d'une part floristiquement, d'autre part pour lesquels je pouvais reconnaître des caractéristiques de station différenciées. A ce point, j'ai réordonné d'après les données de station quelques rares relevés floristiquement peu évidents à placer.

Espèces. Sur serpentine, les espèces ont révélé des réactions individuelles. Peu sont à comportement très semblable. Aussi le but des regroupements d'espèces est-il d'abord d'en simplifier la description et de permettre de réordonner les tableaux partiels (p. 144 et 145). J'ai essayé de dégager le comportement stationnel commun aux relevés où ces espèces étaient représentées. Je l'ai ensuite confronté aux observations sur le comportement des espèces dans les microsites.

Evidemment, l'élaboration n'a pas suivi le chemin rectiligne décrit ci-dessus. Bien souvent certains pas ont suggéré un retour en arrière, proposé une meilleure structuration à un stade antérieur. Par exemple, améliorations dans l'ordination après certaines solutions de classification, en particulier à partir des tableaux partiels. Une des principales difficultés rencontrées ici provient de la structure même de mes données non discrètes, prélevées dans le but de documenter les passages et les multiples facettes de la végétation - choses malaisées à séparer ou résumer en groupes. La classification proposée est donc différente (et moins arbitraire) que celles de BRAUN-BLANQUET.

*

Description des groupes. La classification était donc censée livrer des groupes destinés à la description et à la comparaison avec la littérature. Vu les motifs du choix des relevés et l'échelon régional de la végétation sur serpentine envisagée, la description de la végétation fait appel avant tout à des caractéristiques de station, ainsi qu'à quelques considérations physiologiques. Pour les groupes de relevés, la qualification dérive des données de station prélevées simultanément; pour les groupes d'espèces, en plus, des observations sur le comportement face aux microniches.

L'intérêt écologique sous-jacent à ces études transparait. Cela ne fait que se baser sur l'hypothèse que la composition floristique d'un relevé est avant tout déterminée par les conditions de station. Y reste latent le danger de tautologies.

3.5.3 Valeurs indicatrices des espèces

Afin de pouvoir sonder les habitudes, sur substrats communs, des espèces rencontrées sur serpentine, j'ai analysé leurs valeurs indicatrices d'après celles de LANDOLT 1977 pour les espèces vasculaires de la Suisse. Ces valeurs sont des estimations empiriques, qualifiant les stations habituellement fréquentées par les espèces (portée de ces valeurs, o.c:46). Elles sont accompagnées de la caractérisation de la forme biologique de celles-ci. Pour chaque relevé j'ai calculé la moyenne des valeurs indicatrices des espèces présentes, d'après les pondérations et propositions de LANDOLT 1977:64, (p. 142). Puis j'ai traité ces moyennes des relevés avec l'analyse factorielle des correspondances, p. 160 (cf PERSSON 1981 et VETTERLI 1982:57-59). Il s'en est dégagé une structure plus claire que pour les données floristiques seules, bien interprétable. Ce procédé est vivement recommandé pour une première ordination de la végétation.

3.6 Détermination des espèces et liste floristique de Davos

3.6.1 Détermination des espèces

Vasculaires : Flore de la Suisse de HESS e.a. 1976-80. Elle ne retient que des espèces et diffère donc bien des flores étrangères ou anciennes par sa conception étroite, mais concise et claire, de l'espèce. Par exemple les taxons morphologiquement et écologiquement suffisamment différenciés et bien documentés sont élevés au rang d'espèces, alors que les variétés et autres subtilités infraspécifiques non confirmées par des cultures expérimentales n'y sont pas retenues (E. LANDOLT, oralement). Cela empêche des parallèles avec ces autres flores, mais aussi des comparaisons fallacieuses (critique chez STACE 1980:207). Nomenclature selon HESS e.a. 1976-80 (cf liste floristique, annexe 7).

Festuca : Madame I. MARKGRAF-DANNENBERG a eu la gentillesse de m'aider dans la détermination des Festuca et de quelques graminées difficiles. Aussi la nomenclature à trois termes (ssp, etc.) des Festuca se réfère-t-elle à sa publication

de 1978.

Mousses : Des échantillons de mousses (et de lichens) de tous les relevés ont été prélevés. Monsieur E. URMI a eu l'obligeance d'en déterminer les genres, afin d'en donner une vue d'ensemble préliminaire. Nomenclature selon AUGIER 1966 et BERTSCH 1966.

Lichens : J'en dois la détermination à Monsieur Ph. CLERC. Terminologie selon OZENDA e.a. 1970.

Champignons : Le seul exemplaire rencontré a été identifié par Monsieur E. HORAK.

*

Difficultés de détermination.

Significativement, les espèces sur serpentine et substrats intermédiaires sont fréquemment à caractères atypiques ou intermédiaires, la plupart du temps réduits, souvent sans fleurs ou à seule reproduction végétative. De plus, les caractéristiques écologiques auxiliaires de la description des espèces, se résumant le plus souvent à la grande césure entre acidicoles/basicoles, ne sauraient servir (illustrant d'ailleurs le risque de tautologie qu'il y a à vouloir ajouter des caractères écologiques pour définir des classifications taxonomiques, cf SNAYDON 1973:23).

Dans bien des cas, les hésitations d'identification touchent des paires de vicariants ou à comportement de ce type - où les différenciations écologiques sur serpentine ne correspondent plus toujours à des caractères morphologiques clairement distincts : les cas les plus fréquents sont *Silene exscapa/acaulis*, *Ranunculus Grenierianus/montanus*. Le plus souvent d'ailleurs les deux membres de la paire sont présents soit à peu de distance, soit même en mélange.

3.6.2 Liste floristique de Davos

La liste alphabétique des plantes susceptibles d'être trouvées au niveau alpin à Davos, mentionnée p. 57, a été élaborée à partir de SCHIBLER 1937 et LANDOLT (oralement) ainsi que d'excursions préliminaires.

La liste floristique des plantes vasculaires alpines de Davos (annexe 7) en dérive. Elle rassemble les espèces de l'étage strictement alpin, c.-à-d. au-dessus de la limite potentielle de la forêt, soit au-dessus de 2200 m sur serpentine, au-dessus de 2300 m sur les autres substrats. Elle couvre les régions de Davos-Parsenn, Totalp, Gotschna, Strela-Steintälli, Schiahorn, Strela, Chüpfenfluh, Wannengrat, Chörbschhorn, Jakobshorn, Rinerhorn (carte p. 26). La colonne SE provient de mes propres relevés; les colonnes SI, CA, SH de VETTERLI (1981, 1982) qui s'est concentré sur les gazons, il se peut donc que certaines espèces des éboulis, surtout des fougères, y manquent, ou figurent seulement avec un ".". Il s'agit d'une liste tirée d'un travail avant tout sociologique, où les espèces singulières ne sont pas expressément recherchées.

3.7 Méthodes d'analyses phytochimiques

3.7.1 Récolte, provenance, préparation des plantes à calciner

Les 34 espèces (96 populations) proviennent de 4 substrats différents, de l'étage alpin inférieur autour de 2300 m, de lieux où végétation clairsemée et dense se succèdent sur un petit espace (situation des placettes et analyses des sols fig. 69. p. 167).

- Serpentine : plantes récoltées sur le flanc E du Totalphorn entre les relevés se 98 IVb et 109 V du tableau de la végétation p. 128 (sols se1 et se2); quelques espèces des gazons vers le relevé 129 VIIa (sol se3); ainsi qu'une

deuxième population de *Cerastium latifolium* et de *Viola calcarata* sous le Weissfluhjoch vers 2600 m, entre les relevés 35 et 36 Ic.

- Ophicalcite : plantes récoltées dans une zone d'ophicalcite verte et de serpentine à veines de calcite blanche, au NE du Totalphorn (au NW du relevé 125 VIIa à influences d'ophicalcite (sol op2), dont la végétation se distingue de celle sur serpentine adjacente seulement par quelques espèces calcicoles en plus; une deuxième population de *Linaria alpina* vient du haut du Hauptertälli, d'un mélange à 50 % de carbonates et de serpentine (sol op1 peu développé, à titre représentatif).
- Silicates : plantes récoltées vers le paravalanche du Salezerhorn (sol si3); quelques espèces des éboulis dans le Hauptertälli, coord. 780.20/188.22, 2380 m, exposition W (sol si1 éboulis du Salezerhorn, à titre représentatif); *Silene Willdenowii* au Grüenturm à influences de calcschiste (sol si2).
- Carbonates : plantes récoltées au Stréla (sol ca1); quelques-unes au Schiawang (sol ca2).

Les populations ont été prélevées simultanément en fin d'été (30.9.75), après la floraison pour prendre l'état adulte épanoui, soit 5 individus au minimum, sur moins de 10 m². Dans l'espace d'1-2 jours, les plantes entières ont été soigneusement rincées à l'eau courante, en évitant de perdre trop de racines fines; séchées au four à 105°C entre des feuilles de papier; puis conservées ainsi jusqu'au moment de l'analyse, 3 ans plus tard.

D'abord coupées aux ciseaux, les plantes ont été pulvérisées au moulin à café, tamisées à .5 mm, et les parties lignifiées passées au moulin Culatti tamisant à 1 mm, afin d'éviter que les parties trop grosses n'exploient dans le fourneau. On n'a pas tenu compte des contaminations en Fe et Al dues à ces instruments.

élément	état des pl.	broyé	mesuré en n séries	durée de conservation	répétition	prise	plantes: solution de l'extraction	calcination ou extractants et leur concentration (initiale) finale
métaux	sec	+	1	3a	2	2 g	1:25	20h 450°C; (4ml HCl conc) 8% HCl
<Si>	sec	+	1	3a	2	2 g	-	2h 600°C
N	sec	+	1	3a	3	50 mg	1:80'000	(1ml H2SO4 conc).025% H2SO4
P	sec	+	1	5a	3	50 mg	1:2'000	(1ml H2SO4 conc) 1. % H2SO4
element	dried plants	ground	measured in n series	duration of conservation	repetition	sample	plants : solution of extraction	calcination or extractants and their (initial) final concentration

Fig. 31
Conditions d'analyse des plantes (a = année).
Conditions of plant analysis (a = year).

3.7.2 Calcination des plantes et dosage des métaux

Calcination sèche selon HUMPHRIES (propre adaptation) : cations métalliques.

2 g de poudre de plantes sont lentement carbonisés, en augmentant la température sur 5 h, dans un four à couvercle ouvert, sans dépasser les 300°C avant que la carbonisation ne soit achevée; puis amenés à 450°C et calcinés à cette température pendant 20 h, couvercle clos; les cendres pesées à la fin.

Très légères, les cendres sont mouillées de quelques gouttes d'H₂O pour qu'elles ne moussent ni ne s'envolent lors de l'attaque avec 4 ml d'HCl concentré; lavées à travers un filtre et complétées à 50 ml (compromis entre concentration aussi faible que possible en HCl et dilution minimale des oligo-éléments); puis diluées de manière appropriée pour les mesures. Adaptation, après plusieurs essais, de HUMPHRIES 1956:471sq.

Adjonction aux solutions finales, pour la détermination par absorption atomique au spectrophotomètre de flamme (selon les instructions du SAA PERKIN-ELMER, cf p. 44), pour les analyses de :

- Na et K : 1 % v/v Cs⁺ (CsCl)
- Ca, Mg, Fe : 1 % p/v La³⁺ (La(NO₃)₃)
- Cr : 2 % p/v NH₄Cl
- Al : 1 % v/v KCl
- Mo : 1 % p/v NH₄OH

Estimation de Al Ca Cd Co Cr Cu Fe K Mg Mn Mo Na Ni Ti V Zn. Deux prises d'essai par population a et b, les a mesurés ensemble, puis les b. (Mo sans répétitions; Ti et V seulement pour certains échantillons). Valeurs brutes annexe 6.

Afin d'avoir une mesure approximative de la silice, <SiO₂>, sans recourir à l'extraction problématique par HF, on a mesuré les résidus sur les filtres recalcinés à 600°C (filtres spéciaux sans résidus de calcination). Les valeurs énormes sur roches éruptives, vers 6 % de la matière sèche ou 40 % des cendres, incitent à se questionner sur la composition de ces résidus. BAUMEISTER e.a. 1978:15 cite des teneurs générales en Si entre 0.1 à 1.4 % m.s.; sur serpentine MINGUZZI e.a. 1953:29 ont trouvé 5 à 15 % des cendres. Pourtant CO₂ H₂O NH₃ et partiellement S sous forme SO₂ s'échappent en principe à ces hautes températures (BAUMEISTER e.a. 1978:79). Et S et Cl, non analysés ici, ne valent guère environ que .1 % de la matière sèche (LARCHER 1973:150). Voir pertes p. 64.

*

La calcination sèche, méthode la plus vieille et la plus simple, comparée surtout à la calcination en solution où les plantes sont digérées dans un mélange d'acides concentrés donc à températures basses, a les avantages suivants :

- méthode favorable en particulier pour matériau sec
- relativement facile à exécuter, permet d'analyser beaucoup de prises
- pas de danger d'explosion et d'emploi d'acides trop forts
- contamination minimale en oligo-éléments par réagents ajoutés
- moins de pertes par formation de composés non solubles, etc.

et les inconvénients suivants :

- peu indiqué pour éléments en très faible quantité
- pertes mécaniques par micro-explosions dans les cendres
- pertes d'éléments volatiles, les principaux étant Hg As Cd Zn aux températures >450°C, P >480°C, K >500°C etc. (GRABNER, KOCH)
- contamination par l'air nécessaire à la combustion (d'autant plus longue que la température est maintenue basse), etc.

espèce	no sol	ana	ppm matière sèche									
			Al	Ca	Cr	K	Mg	Mn	Na	Ni	P*	
Carex sempervirens	11	ca	1	1'100.	7'800.	85.	24'000.	16'000.	180.	76.	180.	3800.
			2	2'200.	12'000.	440.	28'000.	24'000.	190.	200.	230.	4100.
Salix breviserrata	19	se	1	1'100.	5'600.	53.	2'000.	6'600.	170.	38.	240.	770.
			2	1'400.	7'200.	140.	2'000.	8'900.	170.	100.	270.	720.
Silene willdenowii	21	se	1	130.	3'500.	5.	3'500.	5'900.	65.	49.	63.	1100.
			2	150.	5'000.	15.	3'600.	6'100.	44.	120.	63.	1000.
Dryas octopetala	53	se	1	810.	13'000.	6.	4'100.	5'000.	930.	43.	15.	540.
			2	1'100.	12'000.	16.	3'800.	5'100.	880.	100.	12.	560.

* P par dosage colorimétrique, à titre informatif

Fig. 32

Comparaison des analyses des cendres effectuées selon deux méthodes :

1 calcination 20 h à 450°C; extrait 1 g sol/25 ml HCl 8 %

2 calcination 3 h à 540°C; extrait 1 g sol/20 ml HCl 2 %

Comparison of ash analysis carried out according to two methods.

Discussion chez GRABNER 1979, 1975:65-68, 1973; FAO 1979; KOCH e.a. 1974: 183-209; NEHRING 1973:11; TOELG 1972:728,961sq; HUMPHRIES 1956:468sq.

Citons à titre informatif 8 échantillons (déjà pulvérisés) qui ont été analysés une année plus tard, en modifiant légèrement la méthode :

5 g de matière sèche sont carbonisés individuellement à l'aide d'un brûleur en éventail jusqu'à ce qu'il ne se dégage plus de fumée; puis calcinés 3 h à 540°C; attaqués avec 8 ml de HCl 25 % et dilués à 100 ml.

Les valeurs de cette deuxième méthode sont irrégulièrement bien supérieures (fig. 32) et peut-être susceptibles d'expliquer une partie des erreurs COS (p. 64). Toujours est-il que les résultats de ces analyses sont à prendre avec réserve. Je n'ai pas trouvé de travail sur la serpentine donnant des informations suffisamment complètes pour pouvoir y estimer les erreurs et les comparer avec les miennes.

3.7.3 Dosage de N et P

Dosage photocolorimétrique de N et P : microkjeldahl.

50 mg de poudre de plantes sont attaqués à l'aide de 1 ml H₂SO₄ conc, puis dilués 4000 fois pour N et 100 fois pour P. Réaction de coloration au molybdate et vanadate d'NH₄. Dosage photométrique de l'extinction de l'extrait coloré à 630 nm pour N et 405 nm pour P. 3 répétitions. (Voir Kjeldahl des sols p. 51). Selon PULSS 1960.

La comparaison de cette méthode avec la titration à partir de l'extrait au HCl après calcination sèche, effectuée sur 86 échantillons de plantes (issues d'expériences de culture sur serpentine) est assez concluante, l'extrait au HCl livrant des valeurs légèrement supérieures.

3.7.4 Calculs de caractéristiques ultérieures

Afin de calculer l'"acidité organique" (p. 194) correspondant à l'excès des cations sur les anions, C-A, on a sommé pour :

Les cations CAT = $\Sigma(\text{Al}^{3+}, \text{Ca}^{2+}, \text{Cr}^{3+}, \text{Fe}^{2+}, \text{K}^{+}, \text{Mg}^{2+}, \text{Mn}^{2+}, \text{Na}^{+}, \text{Ni}^{2+}, \text{Zn}^{2+})$ alors qu'on retient souvent seulement $\Sigma(\text{Ca Mg K Na})$ selon DIJKSHOORN 1969:205 in RORISON 1969 et BAUMEISTER e.a. 1978:70. A Davos Al³⁺ et Fe²⁺ forment en gros 1/4 des valeurs CAT. (On peut éventuellement objecter qu'on ait retenu Al³⁺ au lieu de Al(OH₄)⁻).

Les anions AN = $\Sigma(\text{NO}_3^-, \text{H}_2\text{PO}_4^-)$. Alors qu'on pourrait encore compter Cl⁻ et les anions des oxydes de S B Mo Si Al etc. selon BAUMEISTER e.a. 1978:70, 1981:28sq et STRASBURGER 1978:332; DIJKSHOORN o.c retient $\Sigma(\text{N P Cl S})$.

Afin d'avoir une idée de C/N on a calculé un <C> approximatif en admettant que la matière organique contienne en moyenne 58 % C (STICHER 1972:79) :

$\langle C \rangle = (100 - \text{cendres}) / 1.724$.

Afin d'avoir une idée des pertes au feu et des erreurs d'analyses on a calculé :
COS = CEN - OXI - <SiO₂> (en %) où

CEN : cendres

OXI : somme des oxydes des éléments (cationiques et P)

CEO : CEN - OXI

CES : CEN - <SiO₂>

Alors que OXI est à peu près constante sur tous les substrats, COS vaut 13 % et <SiO₂> 43 % des cendres pour les plantes des substrats éruptifs; COS vaut 31 % et <SiO₂> 11 % pour celles des sédimentaires p. 170. Les "pertes" sont donc importantes. La participation des éléments non analysés pourrait comporter 3 % des cendres pour SO₄ et 1 % pour Cl selon les valeurs générales de LARCHER

1973:158; et en moyenne 8.4 % SO₄ et 4.4 % Cl sur serpentine selon MINGUZZI e.a. 1953:292, 13 échantillons. Dans ce dernier travail, où Si Fe Ca Mg K Na P S Cl ont été analysés, COS s'élève à 12 % et SiO₂ à 12 % des cendres.

3.7.5 Estimation des oxalates et Ca solubles des feuilles

Test de KINZEL.

Les feuilles adultes d'espèces de serpentine et d'ophicalcite des mêmes stations décrites p. 6, ont été récoltées au mois d'août et analysées le même jour (7.8.1979); coupées fin aux ciseaux en inox, placées dans des éprouvettes et recouvertes de 2 à 3 fois d'eau distillée bouillante et laissées reposer plusieurs heures. L'extract, filtré si nécessaire, a été additionné pour estimer :

- l'oxalate soluble : d'une solution de Ca-acétate 2N et d'acide acétique 2N
- le Ca soluble : de quelques gouttes d'une solution saturée de NH₄-oxalate.

Puis on a testé les échantillons quant à une éventuelle précipitation et à l'intensité de celle-ci. Deux répétitions. Selon KINZEL 1963:534.

3.8 Traitements mathématiques

3.8.1 Tests statistiques

On a renoncé aux tests statistiques car la plupart des données comptait moins de 30 échantillons par séries comparables. On s'est borné à indiquer des moyennes accompagnées de l'écart-type afin de donner une idée de la dispersion des échantillons. Selon la formule considérant un choix d'échantillons (1/n-1) plutôt qu'un ensemble (1/n) :

$$S_x^2 = (1/n-1) \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2 \quad : \text{écart-type} = \text{standard deviation}$$

3.8.2 Analyse des correspondances

Parmi les innombrables procédés mathématiques développés ces dernières années pour exploiter de grandes masses de données, on a recouru à l'analyse factorielle des correspondances (CORDIER 1965, BENZECRI e.a. 1980, HILL 1974) sous la forme du programme d'ordinateur ACOBI (élaboré par LEBART e.a. 1977). WILDI (e.a. 1986) et VETTERLI (1982:20sq) en ont décrit l'emploi pour des données géobotaniques.

L'analyse factorielle des correspondances a surtout été appréciée ici pour illustrer les résultats grâce aux graphiques suggestifs des similitudes qu'elle offre. Elle ordonne simultanément p.ex. d'une part les relevés et d'autre part les espèces de ces relevés, complétées ou remplacées par des données stationnelles, ou encore d'une part les espèces et d'autre part les teneurs chimiques de ces espèces, et fait ressortir les relations entre ces paires de groupes de données. On retient les distributions des variables le long des axes principaux et tente d'interpréter la signification écologique de ces axes.

Dans le but d'affiner les résultats on a refait plusieurs fois la même analyse en supprimant les relevés y dénotant des valeurs excentriques sur un des trois premiers axes de la représentation pluridimensionnelle des similitudes.

Remarques.

Pour déchiffrer les graphiques des similitudes, il faut considérer que :

- les points proches correspondent à des caractéristiques semblables, les éloignés à des dissemblables;
- les variables sont projetées parmi les relevés (espèces) où leur valeur est élevée;
- les points projetés en périphérie accusent une différenciation plus claire, p.ex. si les caractéristiques de sol sont projetées en périphérie (fig. 36-1 à 5 p. 75sq), c'est qu'elles changent plus par rapport aux relevés que les relevés par rapport aux caractéristiques de sol;
- les données s'ordonnent typiquement en croissant de lune.

Pour l'interprétation écologique des analyses il faut considérer que :

- l'interprétation repose sur l'hypothèse qu'un gradient le long d'un facteur écologique ressort visiblement, voir distribution en croissant de lune ci-dessus (et en simplifiant beaucoup, qu'aux axes des distributions on peut faire correspondre des facteurs écologiques simples);
- le pouvoir explicatif d'un axe est exprimé par la valeur propre de cet axe en %;
- la participation d'une variable à l'explication des similitudes/différences entre les échantillons est exprimée par la contribution absolue en % de cette variable à chaque axe, la somme pour un axe = 100 %;
- la répartition d'une variable sur les différents axes est exprimée par sa contribution relative, la somme pour une variable = 100 %.

Données stationnelles p. 71 et 149

Les données pédochimiques et stationnelles n'ont pas été pondérées parce qu'on ne disposait pas de critères de pondération justifiables et qu'on voulait éviter une manipulation arbitraire des données (voir ci-dessous). Les variables revêtent ainsi quasi autant de valeurs qu'il y a de données (contrairement aux données floristiques réparties en 8 classes). Elles varient grandement, en absolu entre .007 et 2650. (en partie différentes unités), leurs "amplitudes" (valeur maximale/valeur minimale) entre 1.2 et 470. (fig. 35 p. 74). Or l'ordination des variables du sol reflète assez bien leurs amplitudes : les caractéristiques à grande amplitude tendent à être projetées du côté des relevés à substrat et végétation développée, ce que l'on peut interpréter écologiquement (p. 72).

Afin de simplifier les comparaisons entre graphiques, la direction des axes a en partie été inversée, en les orientant (arbitrairement) d'après les distributions des relevés dans les graphiques floristiques, à savoir :

axe 1 : à gauche : peu développé → à droite : développé

axe 2 : en haut : P → en bas : Mg.

En effet, on a choisi d'orienter l'axe 2 selon P et non p.ex. selon C/N qui aurait amené une autre orientation pour quelques graphiques. Cela exprime bien les significations écologiques moins univoques de l'axe 2, contrairement à la signification claire de l'axe 1, dans toutes les analyses factorielles des correspondances de ce travail, d'ailleurs.

Lors de la comparaison et de la combinaison des données stationnelles et floristiques il faut garder à l'esprit la différence du type d'information que livrent ces deux groupes de données. Ainsi les données des sols en particulier sont l'objet de beaucoup plus d'interférences dues aux seules méthodes d'analyse (à quoi s'ajoutent les difficultés d'interprétation des résultats de ces analyses p. 47) que ne le sont les relevés phytosociologiques.

Cependant les relations entre les ordinations stationnelles et floristiques sont étonnamment étroites, comme l'illustrent les analyses stationnelles et floristiques simples et combinées (fig. 61 p. 148 et 149).

Données floristiques p. 133, 146 et 148

L'analyse des correspondances a été effectuée sur les relevés purement floristiques en pondérant les abondances en 8 classes de présence comme suit :

absence $\rightarrow$ 0	+ $\rightarrow$ 4	2 $\rightarrow$ 6	4 $\rightarrow$ 8
. $\rightarrow$ 3	1 $\rightarrow$ 5	3 $\rightarrow$ 7	5 $\rightarrow$ 8

Cette transformation des indices d'abondance-dominance équivaut à une certaine manipulation des données de départ. L'estimation de cette pondération reste largement empirique (cf VETTERLI 1982:21). Comme les indices + et . sont les plus fréquents, cela s'approche d'une simple pondération présence/absence (transformation encore plus extrême) qui, d'après ROUX e.a. 1976 et GUINOCHE 1973:18, livre de meilleurs résultats.

L'analyse des correspondances s'est surtout avérée utile pour dégager la structure de la végétation. Les résultats de cette ordination corroborent les tendances dégagées empiriquement. Le nombre très variable d'espèces par relevé sur serpentine (2 à 47) suggère néanmoins quelque réserve à l'égard de l'interprétation des résultats.

Données phytochimiques p. 172

Afin de ne pas trop réduire les matrices de données phytochimiques, les rares valeurs manquantes ou excentriques ont été remplacées par la moyenne de l'élément pour le substrat concerné (soit 11 valeurs isolées de Cu Fe Mo Si et 11 valeurs de P sur les 1728 valeurs). Les analyses des correspondances ont été effectuées d'une part sur les valeurs exprimées en % de la matière sèche et % des cendres des plantes, ainsi qu'en diverses unités, ppm et mmoles, dont les différences sont discutées p. 174; et d'autre part sur les valeurs pondérées, rapportées à 100 et à l'amplitude, livrant de moins bons résultats que les données non manipulées.

Rapporté à "100 %". Comme les valeurs brutes varient entre .125 ppm (Mo) et 169'000 ppm (Si), p. 170 et les valeurs ci-dites calculées, à savoir à partir des valeurs brutes ou primaires, varient entre .0562 (Ca/Mg) et 37.6 (CEO), on a rapporté les données à la valeur maximale de la variable correspondante, posée comme valant 100 %. L'image des projections distingue un peu mieux les substrats. Par ailleurs le choix des éléments chimiques contribuant le plus fortement aux axes se modifie légèrement, Cr, Mo, Ni et Mn en particulier y apparaissent en meilleure place (fig. 72-1 et 5 p. 172).

"1/amplitude". Comme les amplitudes de variation (valeur maximale/valeur minimale p. 175) des valeurs brutes varient entre 4.07 (N) et 760. (Cr), on a divisé les données par l'amplitude de variation de la variable correspondante. Le pouvoir explicatif de l'axe 1 diminue (données en ppm m.s.) au profit de celui de l'axe 2 qui augmente. Cela a pour effet de faire ressortir Fe déjà fortement sur l'axe 1, la distribution des autres éléments restant quasi semblable (fig. 72-1 et 6 p. 172).

4 RESULTATS : SOLS SUR SERPENTINE

La description des sols de serpentine alpine à Davos, serpentine au sens strict défini p. 132, vise principalement à cerner les éléments géochimiques disponibles aux plantes, leurs relations entre eux et leur amplitude de variation liée à l'établissement de la végétation. (L'étude des sols étant conçue comme subsidiaire à celle de la végétation, les résultats par rapport à celle-ci sont traités au chapitre 5, alors que les éléments effectivement trouvés dans les plantes font l'objet du chapitre 6). On a analysé (légende pédochimique annexe 1) :

- pour situer le degré de développement des sols en réponse à la végétation :
pH C N NH_4^+ NO_3^- P. C N, absents de la roche, proviennent de la colonisation végétale;
- pour donner une idée des réserves disponibles aux plantes (limites supérieures), les propriétés d'échange : T Ca^{2+} Mg^{2+} K^+ Na^+ ; les valeurs calculées Mg/Ca , V etc.; Ni^{2+} Cr^{3+} Al^{3+} . Ca et K, nécessaires aux végétaux, sont rares dans la roche, Mg Ni Cr défavorables sont abondants;
- pour quelques échantillons les valeurs totales : S Ni Cr Cu Zn;
- pour situer sommairement la pédogénèse, l'altération et les qualités physiques de ces sols peu évolués : les profils des sols et la granulométrie.

Le choix des méthodes (p. 38 à 56) s'est orienté à la possibilité de comparer la serpentine de Davos avec d'autres substrats et d'autres serpentines. La discussion des résultats se concentre principalement sur les données de l'horizon supérieur A1 (0-5 cm) qui à elles seules livrent déjà une bonne idée du développement du sol et différencient bien les sols les uns des autres (p. 94).

4.1 Teneurs chimiques des sols

4.1.1 Teneurs pédochimiques moyennes

Les moyennes des teneurs pédochimiques selon les 15 sous-unités de végétation sur serpentine sont illustrées p. 140; teneurs que la fig. 33 résume en 2 grands groupes : se1, selon les unités I-IV considérées comme peu développées; se2 unités V-VII développées; avec indications des seuils entre se1 et se2 p. 153.

En résumé, des se1 sols bruts/peu développés en direction des se2 développés :

- C N P Ca Mg K S T H Ni NO_3^- F' rec alt hau augmentent;
- pH C/N Ca/K Mg/Ca V diminuent. (Légende annexe 1).

On assiste ainsi le long du développement du sol, largement lié à celui de la végétation (p. 161sq), à une accumulation et meilleure disponibilité des éléments nécessaires aux végétaux (fig. 26, p. 48) et caractéristiquement absents ou rares dans la roche serpentine, à une amélioration des rapports des éléments entre eux, en même temps qu'à une certaine acidification et désaturation du complexe absorbant. Ces tendances de développement se retrouvent quasi telles quelles de bas en haut des profils de sol (p. 103 sq).

Comparaison faite de types de colonisation équivalents (éboulis; gazons, etc. en altitude et exposition comparables), les sols sur serpentine ont une constellation de caractéristiques bien distincte de celle sur silicates et sur carbonates de la région (données relevées simultanément, non publiées). En gros (se=serpentine; si=silicates; ca=carbonates) :

se = si = ca	: C N P	semblable à si, ca
se > si, ca	: Ni^{2+} Mg/Ca	supérieur à si, ca
si = ca > se	: (Na^+)	inférieur à si, ca
si > se > ca	: NH_4^+ H Al^{3+}	intermédiaire entre si et ca
ca > se > si	: pH _A pH _C NO_3^- S V	"
si = se < ca	: Nm Ca^{2+} F'	semblable à si
ca = se > si	: Mg^{2+}	semblable à ca
ca = se < si	: C/N K^+ T	"

Du point de vue des caractéristiques biologiquement défavorables, d'après les variables analysées ici, les sols sur serpentine se singularisent ainsi par des valeurs échangeables de Ni^{2+} et Mg/Ca inhabituellement élevées; des valeurs de Ca aussi maigres que sur silicates, de K aussi maigres que sur carbonates, de Mg aussi élevées que sur carbonates; les autres valeurs étant soit intermédiaires entre silicates et carbonates, soit aussi favorables que sur l'un de ces deux substrats (voir particularités touchant Fe Cr Co Mo ressortant dans les cendres de plantes fig. 70 p. 170). L'estimation de la disponibilité dans les sols de ces principaux éléments semble largement confirmée par les teneurs relatives trouvées dans les cendres des plantes.

*

CHIMIE DES SOLS DE SERPENTINE ALPINE DE DAVOS : moyennes $\pm$ écarts-types									
variables pédochimiques		se1 stations peu développées végétation : unités I-IV lithosols à ranker (brunif.)				se2 stations développées végétation : unités V-VII ranker brunifiés			
unités de mesure		$\bar{m}$	$\pm$	Sx	(nb)	$\bar{m}$	$\pm$	Sx	(nb)
	pHA	7.00	$\pm$	.37	(38)	6.12	$\pm$	.39	(18)
	pHC	6.54	$\pm$	.43	(38)	5.69	$\pm$	.46	(18)
$\%$	C	1.05	$\pm$	1.06	(27)	7.83	$\pm$	2.95	(16)
	N	.0750	$\pm$	.0674	(23)	.584	$\pm$	.248	(17)
	C/N	17.6	$\pm$	8.58	(23)	13.7	$\pm$	2.0	(16)
ppm (1977L)	NH ₄ ⁺	6.00	$\pm$	1.60	(8)	7.9	$\pm$	36.5	(15)
(1977L)	NO ₃ ⁻	28.3	$\pm$	21.7	(8)	94.0	$\pm$	61.4	(15)
	P tot	615.			(25)	1250.			(18)
	P ass	2.03	$\pm$	2.49	(27)	4.60	$\pm$	3.67	(18)
(mval/mval)	Mg/Ca	3.59	$\pm$	1.55	(27)	2.34	$\pm$	.77	(18)
mval/100g sol	Ca 2+	1.97	$\pm$	1.55	(27)	6.18	$\pm$	3.27	(18)
	Mg 2+	5.80	$\pm$	2.75	(27)	12.7	$\pm$	4.82	(18)
	K +	.0777	$\pm$	.0535	(26)	.504	$\pm$	.265	(16)
	Na +	.0304	$\pm$	.0129	(26)	.0365	$\pm$	.0172	(18)
	Al 3+	1.96	$\pm$	.218	(11)	2.00	$\pm$	.00	(3)
	Ni 2+	.0395	$\pm$	.0147	(11)	.0794	$\pm$	.0130	(2)
	S	7.87	$\pm$	3.70	(26)	20.2	$\pm$	7.9	(16)
	T=CEC	15.7	$\pm$	6.88	(26)	52.3	$\pm$	18.9	(18)
$\%$	H	7.39	$\pm$	3.98	(25)	34.0	$\pm$	12.7	(16)
	V	53.5	$\pm$	12.6	(25)	37.3	$\pm$	6.1	(16)
	F'	16.7	$\pm$	7.5	(14)	39.0	$\pm$	9.5	(15)
m	hau	2490.	$\pm$	113.	(38)	2310.	$\pm$	67.	(18)
$\%$	rec	7.26	$\pm$	7.30	(38)	59.7	$\pm$	24.6	(18)
	alt	2.11	$\pm$	1.43	(38)	3.39	$\pm$	.67	(18)

Fig. 33

Valeurs pédochimiques sur serpentine résumées en deux grands groupes selon le degré de développement des stations : $\bar{m}$ moyenne, Sx écart-type, nb nombre d'échantillons (légende pédochimique annexe 1; données brutes annexe 2).

Pedochemical values on serpentine summed up in two large groups according to the degree of habitat development : $\bar{m}$ mean, Sx standard deviation, nb number of samples (pedochemical legend annex 1; data annex 2).

En ce qui concerne T C N P K, les conditions pédochimiques de départ de la colonisation sur serpentine ne sont guère plus extrêmes que p.ex. sur carbonates à Weissfluh 2800 m (ainsi la capacité d'échange T minimale trouvée dans des sols bruts en surface comporte 8 mval/100g sol sur serpentine, 12 sur carbonates et 16 sur silicates).

Si les T sont élevées sur serpentine et se comportent comme dans les sols sur carbonates, les saturations V par contre indiquent une plus forte désaturation, peut-être à cause du Mg lixivié plus facilement. Pour situer ces valeurs disons que la capacité d'échange T du minéral serpentine chrysotile vaut 0-5 mval/100g, celle de l'augite 12, celle de l'horizon A1 des sols bruns, qu'ils soient eutrophe ou acide, 10 à 20, et celle de l'humus environ 300 mval/100g (p. 109 et p. 114; DUCHAUFOR e.a. 1977:297; 1979:340). Il semble vraisemblable que les T des se1, de 16 mval, soient surtout déterminées par les minéraux; et celles de se2, de 52 mval, surtout par la matière organique. Rappelons que T des litières augmente au fur et à mesure de la décomposition de ces dernières, jusqu'à être assez élevée pour les mull (a.c. 1879:38), qui est la forme d'humus des sols les plus développés sur serpentine à Davos (p. 86). Bref, les T sur serpentine alpine sont élevées non seulement si on les compare à celles des sols bruns, mais également par rapport à la plupart des serpentines des étages inférieurs et d'autres régions tempérées où, pour des pH autour de 6 et 7, les T valent le plus fréquemment entre 5 et 30 mval/100g sol, et plus rarement jusqu'à 60 à pH plus bas. Quant aux saturations V elles valent 54 % pour se1 et 37 % pour se2. Elles correspondent ainsi à celles des sols bruns mésotrophes (p. 95), sans jamais atteindre les désaturations des sols podzoliques où V est <20 % (a.c. 1960:76). Ces valeurs sont plutôt inférieures à celles d'autres serpentines, où les V les plus fréquents sont 70 %. T et V d'autres serpentines chez BERRE e.a. 1974:138; BIRSE 1982:144; CAFLISCH 1974:tab.3; KRUCKEBERG 1969:97sq; STICHER e.a. 1986:282; VERGER 1979:134; WILSON 1978:184; (T et V discutés ultérieurement p. 72). Le pH est discuté p. 103 (et p. 40 et 79).

Considérons le rapport C:N:P en s'orientant à la matière organique où il vaut approximativement 100:10:1 (DUCHAUFOR e.a. 1979:395) ou plus précisément 100:4:.25 en moyenne selon les plantes de Davos analysées (p. 170). Dans la roche serpentine C et N sont absents et P de l'ordre de .05 % P₂₀₅, soit 220 ppm P (selon PETERS 1963:628), ce qui correspond d'ailleurs à la teneur moyenne de la croûte terrestre (DUCHAUFOR e.a. 1979:395); la moyenne des ultramafites se situant vers 220 ppm P, celle des granites vers 760 et celle des carbonates vers 400 (GREEN 1972 ex BROOKS 1987:16). Une analyse de P_{tot} (extrait à 70 % HClO₄, données non publiées) de la poudre de roche livre 330 ppm P dans la serpentine de Totalp, 850 dans la silice et 400 dans la dolomie. Ces différences entre les roches s'atténuent entre les sols d'autant plus qu'il y a accumulation d'humus. Dans les sols de serpentine le rapport C:N:P à partir des valeurs totales vaut 100:7.2:5.9 pour se1 et 100:7.5:1.6 pour se2, avec des moyennes de 615 ppm P pour se1 et 1250 pour se2, le P le plus bas valant 290 ppm, ce qui correspond sans doute à la teneur de la roche même. Ces valeurs s'accordent bien avec celles de SLINGSBY e.a. 1977:606 pour différentes serpentines d'Angleterre, déterminées par spectroscopie XRF, avec celles rassemblées par BROOKS 1987:25,36 et celles de SASSE 1979:383 d'Europe centrale. On remarquera donc qu'au niveau des teneurs totales, C et N s'accumulent relativement à P le long du développement, le rapport C:N:P des sols évoluant en direction des teneurs de la matière organique. De ce point de vue-ci, P n'apparaît guère comme un élément limitant (cf p. 79). Notons que les valeurs de P assimilable (extrait au bicarbonate de Na) de Davos sont environ 10 fois plus basses que celles de SLINGSBY entre 12 et 170 ppm pour 10 % de matière organique, bien que les teneurs totales de ces mêmes sols soient semblables.

Les réserves en K total par contre (extrait à 70 % HClO₄) semblent s'avérer très maigres sur serpentine : ainsi trois sols comparables sous gazon de Davos livrent 1'200 ppm K sur serpentine contre 12'000 ppm sur silicates et 7'500 sur dolomie, à comparer aux 6'600 ppm de la roche augite de Davos selon PETERS 1963:624,625; aux 830 à 2'500 ppm des ultramafites selon BROOKS 1987:14; aux 2'000 à 20'000 sur serpentine selon SLINGSBY e.a. 1977:606; et enfin à la moyenne de 16'000 ppm K de la lithosphère (DUCHAUFOR e.a. 1979:379). La grande

différence entre roche et sol de Davos suggère une lixiviation élevée de K, connu pour être un élément très mobile dans certaines conditions. C/N est discuté p. 86 (et p. 78 et 79); N minéralisé p. 83 (et p. 78).

Les teneurs échangeables moyennes en Ca entre 2.0 et 6.2 mval/100g sol, en Mg entre 5.8 et 13., en K entre .08 et .50 ainsi que les Ca/Mg entre .28 et .43 des sols de serpentine de Davos s'inscrivent bien parmi celles des autres serpentines des plus diverses régions, discutées en détails pour Ca et Mg par PROCTOR e.a. 1975:314-336 et BROOKS 1987:44-52 : ils citent des valeurs pour Ca entre .2 et 4. mval et dans quelques cas jusqu'à 15. mval, en accord avec la richesse variable de cet élément dans la roche, si ce n'est à la suite de la remontée biologique (p. 103). Ainsi la roche serpentine augite répandue à Davos contient 4 à 10 fois plus de Ca que la serpentine vraie, ce qui se reflète dans les teneurs échangeables plutôt élevées. Quant aux teneurs usuelles des serpentines en Mg, elles gisent entre 3 à 30 mval, le Ca/Mg calculé à partir des mval restant généralement inférieur à 0.4. Alors que les teneurs usuelles en K des serpentines des plus diverses régions gisent entre .05 à .60 mval/100g sol, soit près de 10 fois moins que celles en Ca; valeurs de K échangeable sur serpentine chez BERRE e.a. 1974:138; BIRSE 1982:144; CAFLISCH 1974:tab. 3; DUVIGNEAUD 1966:284; ERNST 1974b:10; KRAPPENBAUER 1967:214; SASSE 1979:382; VERGER 1979:134, 1982:61; VERGNANO 1953:121; WALKER 1954:262; WILSON e.a. 1978:184. Ca:Mg:K sont discutés p. 80 (et p. 78 et 183). Ni, Cr, Al, S sont discutés p. 80 (et Ni p. 73).

*

Si l'on admet que l'essentiel des aspects pédochimiques est abordé dans ces analyses, on peut conclure que la constellation singulière de ces caractéristiques sur serpentine (alpine, à Davos) suffit pour causer un tel freinage de la biosynthèse, une telle sélection des espèces susceptibles de s'y épanouir, jusqu'à singulariser la végétation sur serpentine de celle des silicates et des carbonates voisins. Bien sûr, les seules teneurs des sols ne disent pas tout. Ainsi les teneurs par surface, retenant l'épaisseur des horizons du sol, ainsi que le dynamisme dans les cycles biogéochimiques, permettraient de se faire une idée plus précise sur les différences entre les substrats, différences qui pourraient alors éventuellement se révéler plus extrêmes.

4.1.2 Similitudes entre teneurs pédochimiques

Les similitudes entre variables estimées pour décrire les sols et stations de serpentine ont été calculées à l'aide d'une analyse des correspondances : graphique des similitudes fig. 36-1 à 9 p. 75sq (méthodes p. 65; similitudes floristiques et pédochimiques combinées p. 149). N'ont été retenues ici que les projections instructives selon les axes 1 et 2. Afin de simplifier les comparaisons visuelles, la direction des axes a en partie été inversée. Par ailleurs, pour offrir une idée des liens entre les divers horizons d'un sol, les projections du profil le plus profond d'un sol bien développé, un ranker alpin brunifié, ont été reliées par une fine ligne traitillée (sol 133, profil 8 p. 101). Ces figures sont surtout censées illustrer des relations. Elles ne dégagent pas nécessairement des causalités pas plus qu'elles ne prétendent retenir toutes les composantes significatives.

L'introduction différenciée des diverses variables, dans plus de 30 analyses factorielles des correspondances, a permis de préciser leur comportement réciproque. Variables considérées (légende annexe 1) :

- caractéristiques chim. primaires : pH_A pH_C C N NH₄ NO₃ P T Ca Mg K Na Ni Al
- caractéristiques chimiques calculées : C/N Mg/Ca S V H dpH
- horizons des profils p
- données stationnelles : F' alt hau rec nbe
- valeurs indicatrices stationnelles et formes biologiques des espèces.

*

Pouvoir explicatif des axes. Dans l'analyse des correspondances des variables pédochimiques, le pouvoir explicatif de l'axe 1 excède généralement de beaucoup celui de l'axe 2 et des suivants (fig. 34, premières colonnes). Or presque toutes les variables participent fortement à l'axe 1, sur la base des contributions relatives, (respectivement aussi à l'axe 2 dans les analyses comprenant NH_4^+ NO_3^-) d'autant que l'on retient plus de variables simultanément. Bref, cela traduit des corrélations assez grandes entre ces variables. Dû au type d'analyse, les données pédochimiques et stationnelles sont ordonnées en une structure principale, ici presque linéaire, et qu'on peut interpréter écologiquement.

Interprétation écologique des axes

Les projections des relevés sur les fig. 36-1 à 9 s'avèrent ordonnées le long du développement du substrat, lié à celui de la végétation (p. 149). Quant au profil du ranker brunifié d'une station développée, il s'inscrit remarquablement bien, à l'envers, le long de ce gradient de développement (et p. 103).

Les types de variables tendent à participer différemment à l'explication des similitudes entre échantillons (sur la base de leurs contributions absolues, fig. 34) en ordre d'importance :

- les variables stationnelles (recouvrement végétal en tête, et granulométrie) tendent à l'emporter sur les valeurs pédochimiques
- les variables pédochimiques calculées à partir des primaires (V puis H en tête) à leur tour sur les variables pédochimiques primaires
- les variables pédochimiques primaires les plus significatives étant NO_3^- T C pH.

Cela atteste aux variables stationnelles une excellente capacité explicative, suivies par les variables pédochimiques calculées. La position de ces dernières parle pour la signification écologique accordée aux variables calculées telles V C/N Mg/Ca et même H acidité théorique, variables que l'on peut considérer comme intégrant plusieurs facteurs écologiques. Le fait remarquable reste que pour tous les types de variables les projections des relevés s'avèrent ordonnées le long du développement du substrat, lié à celui de la végétation.

L'axe 1 est différencié (sur la base des contributions absolues) le plus clairement par les variables :

- V Mg/Ca pH (qu'accompagnent NH_4^+ C/N hau dpH Na) projetés parmi les relevés de sols peu développés, à l'un des extrêmes de l'axe (où leurs valeurs sont élevées, p. 95)
- NO_3^- H T C rec (qu'accompagnent N K Ca S) projetés parmi les relevés de sols développés, à l'autre extrême de l'axe.

Cela explicite l'axe 1 comme différenciant le développement du substrat.

L'axe 2 et suivants peu différenciés. Y contribuent :

- NO_3^- P F' (sol fin) vers les relevés plus humides (et plutôt plus développés)
- Mg C/N V vers les relevés plus secs (et plutôt moins développés)
- (Ni opposé à Mg et P : difficile à interpréter).

On peut attribuer à l'axe 2 une différenciation selon l'humidité (qui n'a pas fait l'objet de mesures directes), dans une certaine mesure aussi liée au développement.

*

Il se trouve que l'ordination des variables du sol va assez de pair avec l'amplitude de variation de ces variables (fig. 35; parallèle avec les cendres cf p. 175). En effet, les données de sol n'ont pas été pondérées, qui plus est, les mesures et unités de mesure sont de plusieurs types comme pour les cendres. Elles diffèrent de plus des données floristiques en ce que ces dernières sont réparties en 8 classes de présence (p. 66). Cela n'enlève néanmoins rien à la correspondance remarquable entre ordinations des relevés selon les données pédochimiques/stationnelles et selon les données floristiques (p. 148 et 149).

graphique	1	2	3	4	5
variables	primaires	calculées	primaires calculées	stationnelles	primaires calculées stationnelles
nb varia. nb échan.	9 52 (+profils)	6 52 (+profils)	15 52 (+profils)	5 27	18 27
	axes variabl. 1) 2)	Σ			
axes 1	63 63 - + 5) pH C 4) 65 21 3)	73 73 - - + + H S V C/N 57 15 15 11	74 74 - + + - V T H C/N 25 18 17 15	91 91 + + rec F' 77 13	87 87 + + + rec T H 36 18 12
[contrib. absolues aux axes en %] 2	19 82 + - P Mg 80 13	16 89 + - C/N V 68 25	10 84 + - C/N V 65 21	5 96 - - + F' nbe rec 36 35 21	5 92 + - + - V F' rec H 40 13 12 11
3	8 90 + Ca 86	6 96 + - - S M/C H 42 37 17	6 90 + - + - M/C Ca H S 21 20 19 16	4 99 + - nbe F' 52 47	3 95 + - - rec nbe P 39 23 10

graphique	6	7	8	9
variables pédochimiques	primaires calculées	primaires calculées	primaires calculées	primaires calculées
autres	Ni	val.indic.espèces formes biol.	NH ₄ ⁺ NO ₃ ⁻	stationnelles NH ₄ ⁺ NO ₃ ⁻
nb de variables nb d'échantillons	10 27	35 33	18 23	20 22
	axes variables Σ			
axes 1	64 64 + - + pH T M/C 45 28 14	73 73 - + + - V T H C/N 23 20 17 10	52 52 - + + NO ₃ C/N V 53 18 15	61 61 + + NO ₃ rec 50 18
[contributions absolues aux axes en %] 2	15 79 + - Ni T 69 17	10 82 + - V C/N 33 33	24 76 + - + T NO ₃ H 23 18 15	22 83 + - NO ₃ rec 43 33
3	9 89 - + - + P pH M/C C 52 13 11 11	6 89 + C/N 44	13 89 + (NH ₄) 88	10 93 + (NH ₄) 94

Fig. 34

Contributions des variables pédochimiques sur serpentine dans les analyses des correspondances des fig. 36 : contributions absolues $\geq 10\%$ (légende annexe 1 et analyse floristique-pédochimique combinée fig. 62 p. 151).

- 1) pouvoir explicatif (de la distribution des points) des 3 premiers axes en % (ou pourcentage des valeurs propres)
- 2) pourcentage cumulé de 1)
- 3) contributions absolues des variables à chaque axe, somme pour un axe = 100 %, mesure de la participation de ces variables à l'explication des similitudes/différences entre les échantillons (par opposition aux contributions relatives de chaque variable aux différents axes, où la somme pour une variable = 100 %)
- 4) variables pédochimiques et stationnelles
- 5) comportement des variables les unes par rapport aux autres : les variables de signe opposé se comportent inversement et sont projetées aux côtés opposés de cet axe; de même signe du même côté.

Contributions of the pedomchemical variables on serpentine in the correspondence analysis of fig. 36 : absolute contributions $\geq 10\%$ (legend annex 1 and floristic-pedomchemical analysis fig. 62 p. 151).

Ainsi les éléments à grande amplitude de variation sur l'ensemble des valeurs sont projetés (là où ils accusent une valeur élevée, selon le principe de cette analyse) parmi les représentants de la végétation développée. En d'autres termes cela signifie que le long du développement, C N K et partiellement Ca "s'accumulent" dans le premier horizon des sols; que la capacité d'échange s'accroît; que le sol s'acidifie (H+) etc.; parallèlement à l'accroissement du recouvrement et du nombre d'espèces.

variables primaires				v. calculées	variables stationnelles		
P	470.	Ca	20.	dpH	∞	rec	recouvrement 95.
N	240.	Mg	13.	H+	55.	nbe	nb d'espèces 15.
C	190.	Na	7.4	Mg/Ca	11.	F'	granulosité 7.4
NO3-	110.	Ni	7.2	S	11.	alt	altération 4.
K	91.	Al	1.4	C/N	9.9	hau	altitude 1.2
NH4+	55.	pHA	1.4	V	3.1	v	valeurs indicatrices <2.7
T	32.	pHC	1.4			w	formes biologiques <100.
classes de présence des espèces, similitudes floristiques p. 57, 133 2.7							

	toutes les variables	v. pédochim. primaires	v. pédochim. calculées	variables stationn.
valeurs maximales	2650. alt	220. NO3	83. V	2650. alt
valeurs minimales	.007 rec	.007 N	.68 Ca/Mg	1. rec
amplitude maximale	470. P	470. P	55. H+	100. w
amplitude minimale	1.2 hau	1.4 Al,pH	3.1 V	1.2 hau

Fig. 35

Amplitude de variation (valeur maximale/valeur minimale) des variables sur serpentine retenues dans les analyses des fig. 36-1 à 9. (Légende annexe 1).

Amplitude of variation (maximal value/minimal value) in the variables on serpentine retained in the analysis of fig. 36-1 to 9. (Legend annex 1).

Fig. 36-1 à 9 (pages 75 à 77)

Graphique des similitudes pédochimiques de l'analyse factorielle des correspondances entre échantillons de sols de serpentine (lecture des graphiques p. 66) :
0 à 7 : projections des relevés caractérisés par l'unité de végétation à laquelle ils ont été assignés dans le tableau général fig. 53 et 54 p. 128sq; relevés o non retenus dans celui-ci. (En chiffres arabes pour des raisons graphiques).

p : projections des horizons inférieurs des profils. Les horizons d'un ranker alpin brunifié (profil 8 p. 101) sont reliés en pointillé.

C à T : projections des caractéristiques des sols, éléments chimiques analysés, données stationnelles, etc. (légende annexe 1).

vf à wu : projections des valeurs indicatrices et formes biologiques des espèces (légende annexe 1).

Graphs of the pedomchemical similarities among soil samples from serpentine (graph lecture p. 66) :

0 to 7 : projections of the relevés marked by the vegetation units they were assigned to in the general table fig. 53 and 54 p. 128sq; relevés o not retained in the table. (In arabic ciphers for graphic reasons).

p : projections of inferior horizons of profiles. The horizons of a brunified alpine ranker (profile 8 p. 101) are bound by a dotted line.

C to T : projections of the soil characteristics, analyzed chemical elements, habitat data, etc. (legend annex 1).

vf to wu : proj. of indicator values and biol. forms of the species (annex 1).

Fig. 36-1
variables :
primaires
(avec
profils)

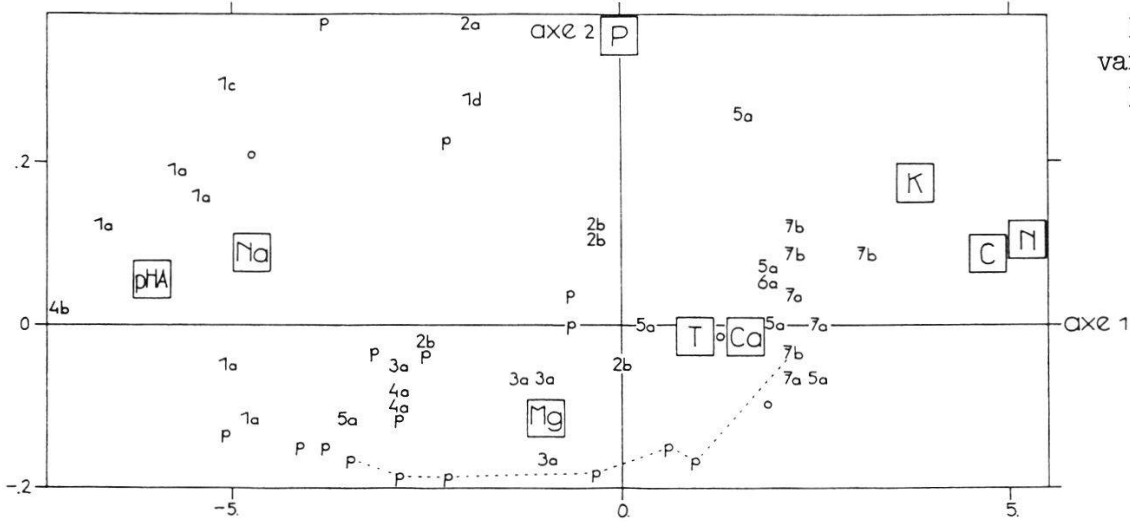


Fig. 36-2
variables :
calculées
(avec
profils)

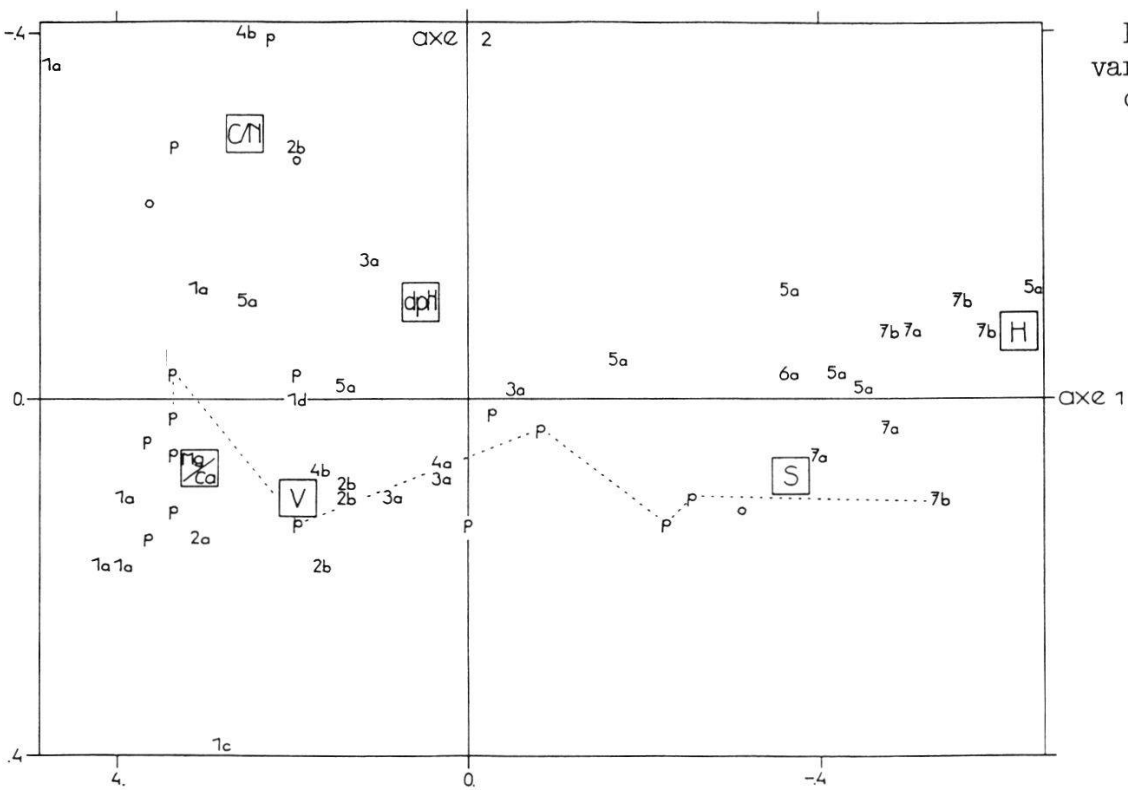
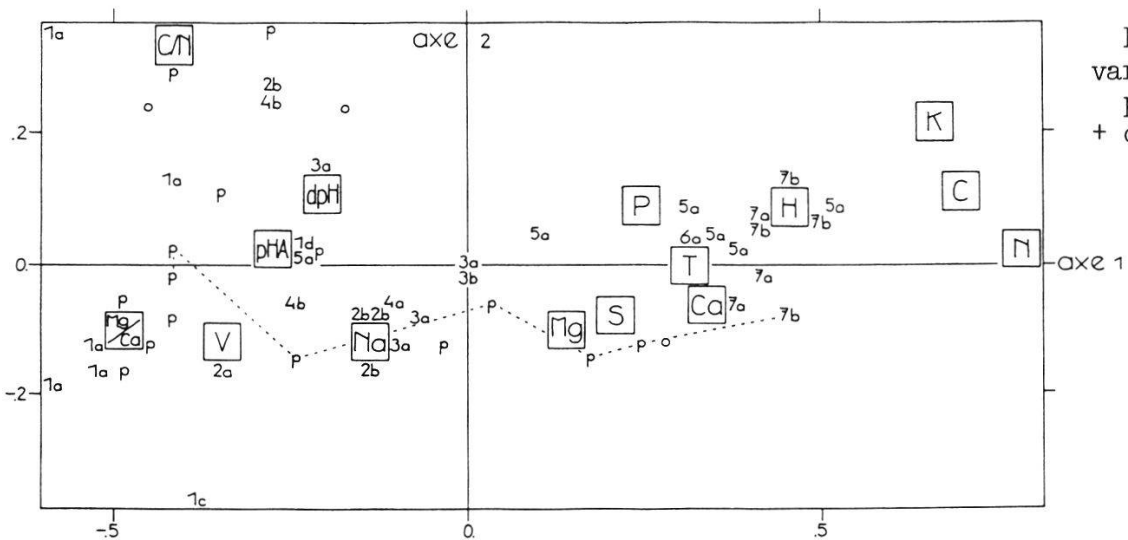
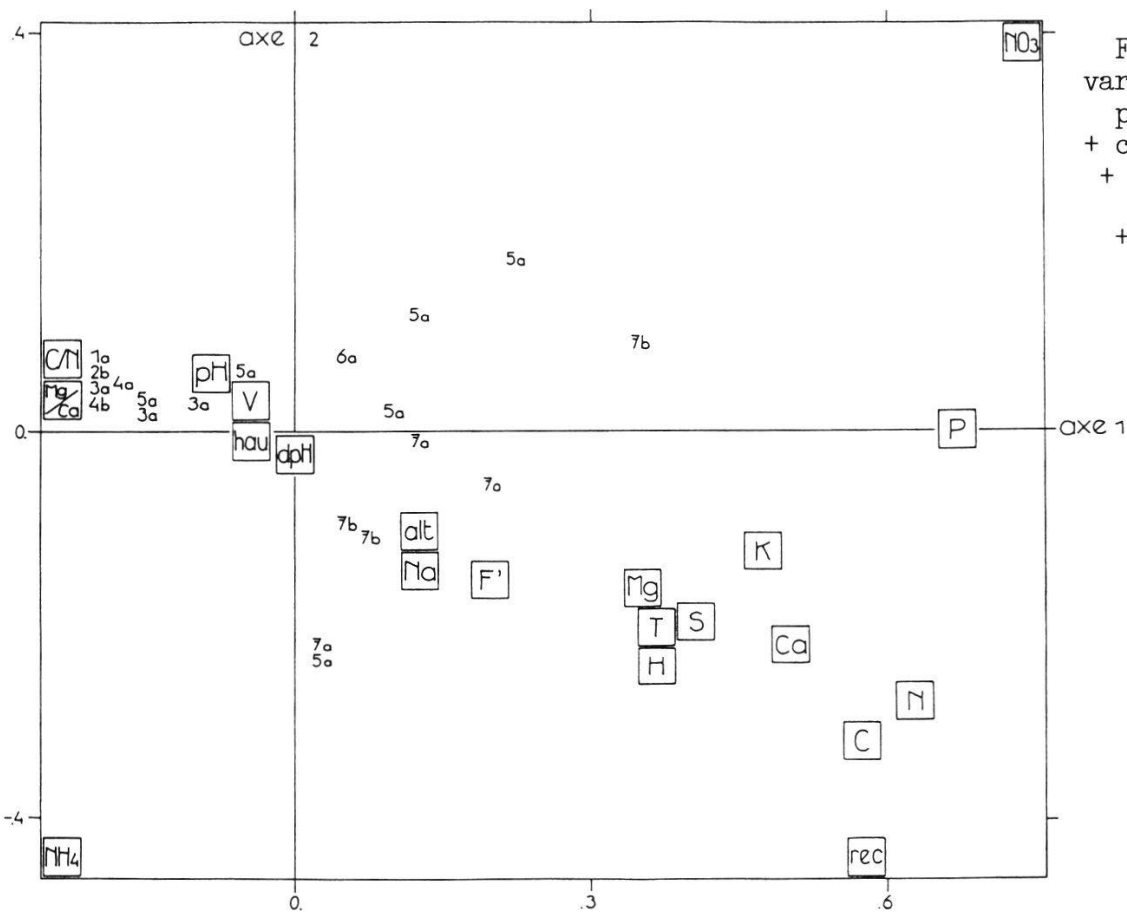
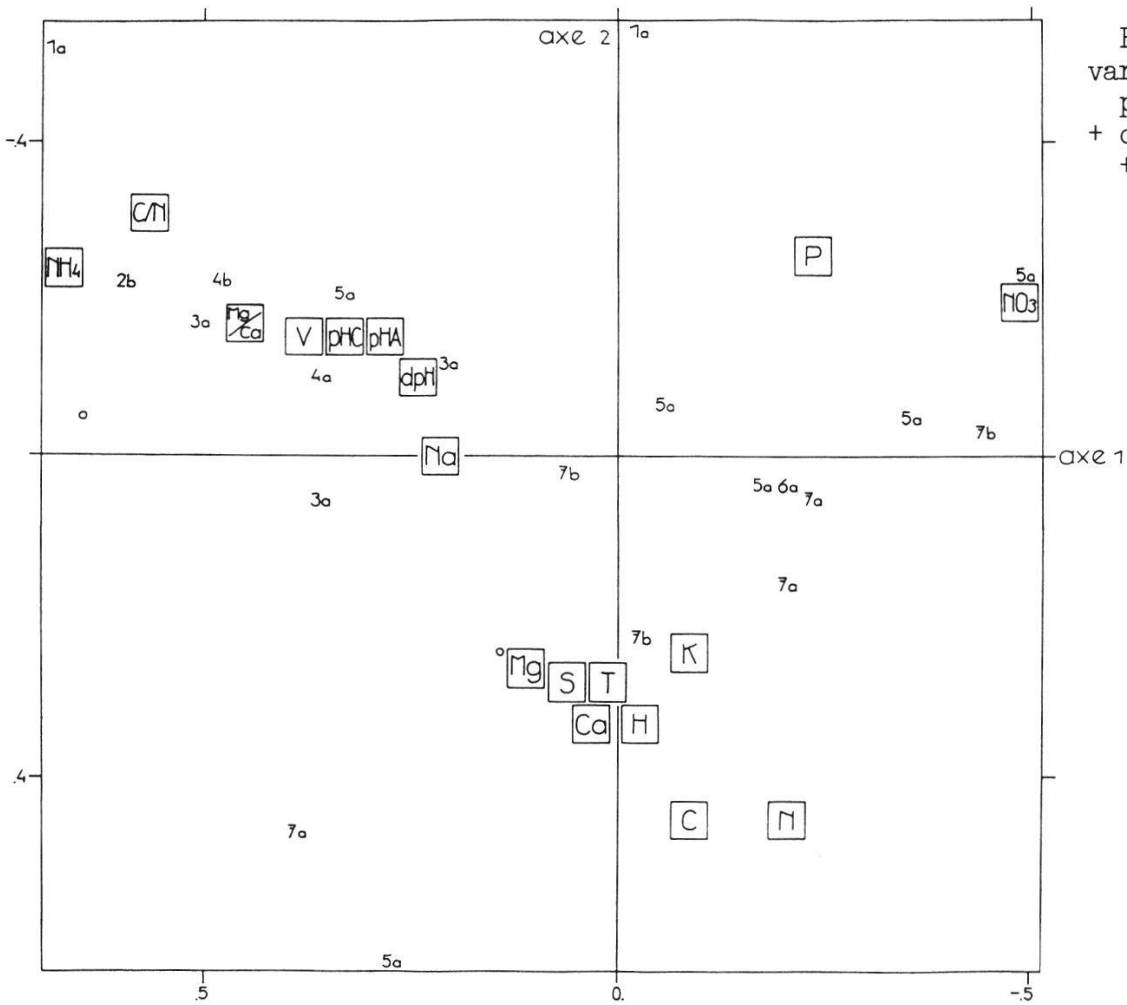


Fig. 36-3
variables :
primaires
+ calculées
(avec
profils)





Comportement de variables singulières

C N P K. Les éléments qui expliquent le mieux les différences entre les stations sont surtout les éléments étrangers ou en faible quantité dans la serpentine, dont la présence dans le sol augmente avec le développement du substrat.

NO₃ (accumulé en une période de végétation) ressort en définitive comme la variable chimique à pouvoir explicatif particulièrement élevé (fig. 34 et 36, graphiques 8 et 9). D'une part, selon l'axe 1, NO₃ augmente principalement avec le développement tant du substrat que de la végétation, c'est-à-dire avec l'amélioration de C/N, la désaturation, la capacité d'échange et le recouvrement. D'autre part, selon l'axe 2, et dans une bien moindre mesure, NO₃ à l'inverse diminue avec l'augmentation de la capacité d'échange et de l'acidité et avec l'abaissement de C/N, cela peut-être en lien avec un gradient d'humidité différenciant d'autres processus. Notons que dans les analyses avec N accumulé, P ne joue aucun rôle significatif.

NH₄ accumulé pour sa part, qui demeure pour ainsi dire constant fig. 57 p. 140, se trouve projeté du côté des relevés peu développés dans les projections selon les axes 1 et 2, et ne ressort comme facteur significatif que sur l'axe 3.

C et P livrent une bonne explication des différences entre les sols, tout en se comportant quasi indépendamment l'un de l'autre, C participant plus au pouvoir explicatif que P. Notons que les horizons profonds des sols contiennent extrêmement peu de P.

P est en partie inversement corrélé au Mg, bien que les deux tendent à augmenter avec le développement. Or P est plutôt plus abondant dans les sols plus humides. Cette opposition pourrait indiquer une lixiviation de Mg dans ces sols-là.

C, N et aussi K sont projetés près les uns des autres, parmi les relevés développés, dans le plan des axes 1/2, bien que la participation de N et K au pouvoir explicatif de l'axe 1 soit une fraction de celle de C. C/N par contre, élevé et projeté parmi les relevés moins développés et plutôt secs, participe fortement au pouvoir explicatif de l'axe 2.

Complexe absorbant. Les données intégrant écologiquement plusieurs facteurs, tels V T H pH, présentent des pouvoirs explicatifs supérieurs aux valeurs isolées de Ca Mg K, leur somme S et même le rapport Mg/Ca. Ainsi Mg sort surtout sur l'axe 2 et Ca surtout sur l'axe 3, alors que K n'arbore surprenamment aucun rôle décisif dans le pouvoir explicatif de ces premiers axes, bien que ses teneurs moyennes augmentent en gros de 10 fois des sols peu développés à développés (fig. 33). Quant à la teneur en Ni échangeable, fig. 34 et 36-6, elle corrèle tantôt positivement, tantôt négativement avec pH T Mg/Ca. Ni détermine l'axe 2 par 70 %. En moyenne Ni double du peu développé au développé (fig. 33).

*

Bref, dans ces analyses des similitudes entre teneurs pédochimiques limitées à la serpentine (alpine de Davos), les sols sont ordonnés le long du développement du sol et de la végétation. Les changements, dans le sens de teneurs moins extrêmes, des éléments décrits comme cruciaux sur ce substrat, soit Ni Ca Mg Mg/Ca, sont bien moindres que les changements de C N P K qui différencient ainsi le mieux les sols.

Une analyse semblable a été effectuée par SLINGSBY e.a. 1977:603 pour les serpentines du N de l'Angleterre. Leur analyse des composantes principales ordonne leurs sols selon leur degré de "serpentinité" et, suivant les données, reflète bien le grand contraste entre végétation d'éboulis et de landes. La première composante révèle de fortes charges positives pour K Al Si Ca Na, à concentrations dans la roche serpentine typiquement faibles; des charges négatives pour Ni Cr Co Mg Fe, à concentrations typiquement élevées (éléments par ailleurs inversement corrélés à la matière organique). Alors que la deuxième composante est déterminée par Mg Mg/Ca Fe Ni.

4.1.3 Rapports entre variables pédochimiques

Comparées deux à deux, les variables pédochimiques (et stationnelles) accusent des rapports de différents types (légende pédochimique annexe 1) :

- assez linéaire :

pH avec	C	T	H			
C avec	pH	N*	Mg	S	T*	
N avec	C*	K*				
S avec	pH	C	Ca*	Mg*	T*	
T avec	pH	C*	Ca*	S*		

(les * indiquent les rapports dont la régression linéaire livre un $r^2 > .80$, l'adaptation à une droite étant exacte si $r^2 = 1.00$).

- assez linéaire pour les valeurs élevées (sols développés) et diffus pour les valeurs basses (sols peu développés) :

Mg:Ca C:K P:N P:K

- l'une des variables se comporte comme facteur limitant, l'autre prenant toutes les valeurs jusqu'à une certaine limite (et réciproquement) :

C:V C:Ca C:Ca/Mg C:P C:hau K:S pH:V pH:hau rec:hau

- sans rapport (l'analyse des correspondances en suggérant éventuellement un, p. 73) : P:Mg.

Rapport C:pH. La relation entre l'augmentation de la teneur en matière organique et l'acidification accompagnant le développement des sols est surprenamment directe. Elle ressort d'une certaine manière également dans les rapports de pH et C avec l'altitude : ainsi "l'acidification maximale" trouvée à 2690 m, soit pH 6.8, augmente vers 2310 m à 5.0 (et vers 1600 m jusqu'à 3.0 dans l'humus brut); quant au C, quasi nul à 2700 m et s'accumulant jusqu'à 13 % à 2300 m, sa "valeur maximale" augmente de 3 % C/100m de dénivellation. Les sols à C maximal et acidification avancée correspondant aux sols les plus évolués, logent à l'étage alpin aux expositions les plus favorables, S et E (au subalpin plutôt à l'ombre).

C/N tend à être constant et livre aussi la meilleure régression linéaire, $r^2 = .97$. (Dans les analyses des correspondances, C et N séparés sont projetés près l'un de l'autre, quoique sans contribuer spécialement aux premiers axes). Plutôt supérieur dans les sols peu développés, C/N se stabilise vers 14 dans les sols développés sur serpentine et tend ainsi à une valeur intermédiaire entre celles sur silicates et carbonates, les silicates comptant des valeurs plus élevées (analyses simultanées, non publiées). C/N et l'humus sont discutés p. 86.

Rapport N:P:K. Au-dessus d'un certain seuil, P assimilable est assez lié à N total et K échangeable.

K/P augmente nettement le long du développement et suggère ainsi une tendance du sol à accumuler (ou rendre plus disponible) K échangeable par rapport à P assimilable. Rappelons que la roche serpentine contient .07 % K₂O et .05 % P₂O₅ (fig. 18a p. 34), ce qui au niveau molaire signifie un K/P = 2.1, alors que pour le seul sol où K et P totaux ont été analysés (à 70 % HClO₄) K/P = 1.2 ce qui suggère une éventuelle perte de K total par rapport à P total (cf p. 70). Les plantes pour leur part contiennent environ 8 fois plus de K que de P, et cela sur les 3 substrats (p. 170). On ne peut donc guère dire si l'un des deux éléments revêt un rôle plus limitant que l'autre. Notons simplement que la végétation peut devenir ponctuellement plus luxuriante sous l'effet de déjections d'animaux, près de perchoirs à oiseaux ou de trous de marmottes.

Rapport C:N:P discuté p. 70.

Rapport H⁺:pH (fig. 37). Le rapport assez bon entre pH_A et H⁺ = T-S, deux manières de décrire l'acidité des sols, confirme dans une certaine mesure la validité des méthodes de détermination du complexe absorbant.

Rapport S:T:V. Si le comportement des variables principales par rapport à S et par rapport à T est très semblable et du type linéaire, celui par rapport à V est diffus, bien que S/T soit largement linéaire et que V sorte en bonne place dans les analyses des correspondances (fig. 34).

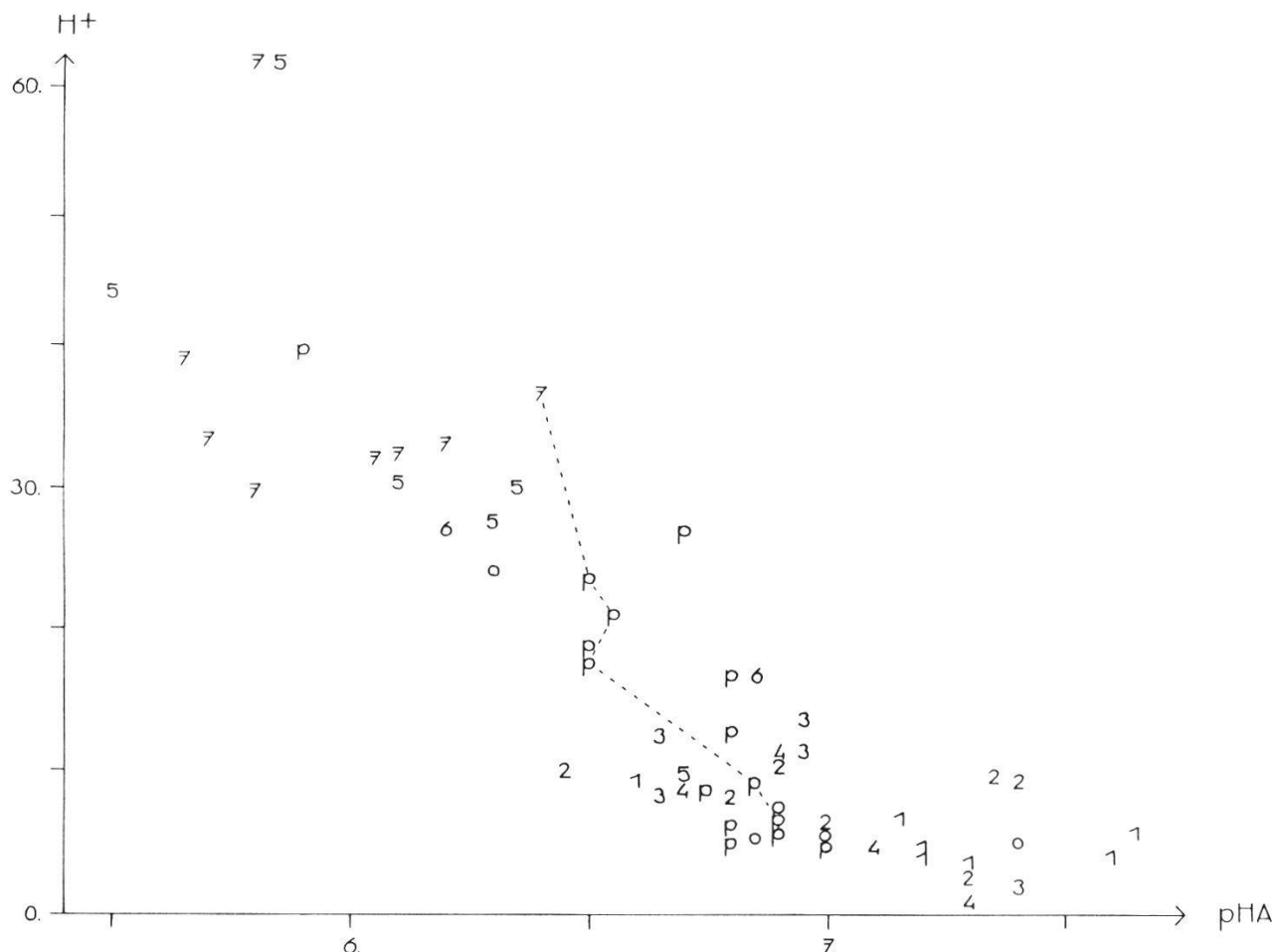


Fig. 37
Relation entre pH_A et H^+ . Légende voir fig. 36.
Relation between pH_A and H^+ . Legend see fig. 36.

Proportion Ca:Mg:K:Na. La somme des cations échangeables S est dominée aux 3/4 par Mg; Ca fait le reste, sa participation augmentant à peine le long du développement; alors que K n'atteint que 1 à 3 %, sa participation doublant des sols peu développés à développés; Na est à peu près constant.

	Ca ²⁺	Mg ²⁺	K ⁺	
serpentine	28	70	2	en % de la $\Sigma Ca^{2+} + Mg^{2+} + K^{+}$ échangeables [mval]
silicates	46	18	36	
carbonates	64	32	4	

Ces valeurs s'inscrivent bien p.ex. parmi celles de SASSE 1979:382sq, obtenues par les mêmes méthodes pour différentes serpentines européennes des étages inférieurs, où S se compose en moyenne de 10 % Ca, 90 % Mg et .8 à 1.6 % K, la participation de Ca variant entre 5 à 25 %. Cette dernière est élevée à Davos, en accord avec la roche-mère augite qui en contient passablement. Le rapport Mg/Ca de la fraction échangeable s'améliore le long du développement, jusque vers 1 dans l'horizon supérieur à l'étage subalpin à Davos (CAFLISCH 1974: tab.3). Ainsi seul .3 à .7 % du Mg total se retrouve sous forme échangeable, contre 2 à 6 % pour le Ca, soit 10 fois plus, et .5 à 3 % pour le K (surestimation du Ca/Mg échangeable voir p. 182). Notons en passant que dans la fraction soluble, estimée dans l'eau de percolation recueillie dans des lysimètres, le Mg fait à peu près le 95 % de ces mêmes cations, Ca le 3 à 4 % et K comme Ni le .5 à 1 % (CAFLISCH 1977:16), soit exactement les proportions de Ca:Mg:K de la roche augite, sans suggérer de lixiviation préférentielle claire de Mg (voir p. 105 et 117sq). Valeurs échangeables absolues discutées p. 71.

4.1.4 Cas particuliers : Ni, Cr, etc.

Les teneurs "totales" extraites à l'eau régale de Ni et Cr des sols de Davos, fig. 38, sont toutes du même ordre que celles trouvées dans la roche-mère, cf fig. 18a p. 34. Comparées aux teneurs trouvées dans les sols d'autres serpentines (vue d'ensemble chez BROOKS 1987:25,36 et PROCTOR e.a. 1975:278sq), celles en Ni et Cr de Davos, entre 600 et 1800 ppm, sont plutôt basses pour les ultramafites. Evidemment, ces teneurs varient suivant la composition minéralogique de la roche de départ, suivant le type d'horizon des sols, sans parler de l'incidence possible des différentes méthodes. Les meilleures comparaisons sont les valeurs déterminées par SASSE 1979:382sq, également par extraction à l'eau régale, pour différents sols serpentinitiques vraisemblablement bruns, des étages inférieurs de l'Europe centrale, appartenant aux ceintures ophiolitiques méditerranéennes et hercyniennes. Ses valeurs de "l'horizon d'enracinement" n'oscillent guère qu'entre 900 à 1700 ppm Ni et 150 à 950 ppm Cr, avec Ni/Cr molaire presque toujours >1 (sans données chimiques sur la roche). Alors que les valeurs d'autres ultramafites, d'Ecosse, etc., selon d'autres auteurs, d'autres méthodes, se situent entre 1000 et 3000 ppm Ni et 2000 à >4000 ppm Cr.

Du point de vue pétrologique, les teneurs en Ni de Davos s'avèrent typiques des pyroxénites et lherzolites. A Davos même, selon PETERS 1963, l'augite, qui est la roche la plus répandue, y contient la moitié de Ni et Cr que la serpentine vraie composée des minéraux chrysotile et lizardite, fig. 15b p. 35. Le Cr, déjà plus irrégulier que Ni dans la roche, l'est encore davantage dans les sols même tempérés où il peut dépasser 10'000 ppm. Davos est donc modeste à l'égard de Ni et plus encore de Cr.

Cr et Ni totaux des sols sur serpentine de Davos sont 10 à 100 fois plus élevés que sur silicates et carbonates fig. 38. Selon HAENI (1981 communication écrite), les teneurs habituelles des sols cultivés se situent entre 2 à 50 ppm pour Ni et Cr, 1 à 20 pour Cu et 3 à 50 pour Zn (voir aussi SCHNEIDER e.a. 1984 et

sols	végétation	m		%		teneurs totales en ppm (mol.)				
		alt.	exp	pen	rec	Ni	Cr	Cu	Zn	Ni/Cr
se 98 brut	éboulis	2270	E	60	15	1290.	590.	20.8	25.4	1.94
se 109 développé	landine herb.	2290	NEE	35	20	1230.	1150.	23.8	66.1	.940
se 133 bien développé	gazon	2350	SSE	15	85	1050.	1660.	17.8	82.8	.560
op 125 bien développé	gazon	2250	NE	40	80	1080.	1840.	23.9	102.	.519
si bien développé	lande herb.	2310	E	40	80	15.2	19.2	8.1	39.3	.702
ca bien développé	gazon	2230	SE	35	70	97.7	100.	24.0	197.	.867

						%				ppm			mVal/100 g sol				%
sols				F'	pHA	pHC	C	C/N	NH4+	NO3-	P	Ca2+	Mg2+	K+	Ni2+	V	
se 98 vég.IVb	TE	21.	7.3	6.9	.2	10.	12.	2.7	.5	1.2	4.1	.026	.022	83.			
se 109 V	TE	36.	6.8	6.2	2.7	11.	2.0	62.	1.6	2.8	7.9	.095	.068	46.			
se 133 VIIb	MT	41.	6.4	6.2	8.9	11.	-	220.	4.9	9.4	23.	.53	-	48.			
op 125 VIIa	TA	37.	5.8	5.5	8.4	16.	10.	4.	3.1	10.	20.	.35	.062	50.			
si 789.10/182.38	SA	34.	4.3	3.7	31.	24.	53.	3.	15.	8.0	2.8	.84	-	14.			
ca 791.60/181.86	PH	59.	7.4	6.9	11.	12.	9.	260.	12.	40.	14.	.45	-	77.			

se = serpentine op = serp. à veines de calcite si = silicates ca = carbonates

Fig. 38

Teneurs totales extraites à l'eau régale de Ni Cr Cu Zn de quelques sols de Davos, précisés par leurs caractéristiques principales.

Total contents of Ni Cr Cu Zn, extracted by aqua regia, of soils from Davos, specified by their principal characteristics.

JUCHLER 1988:15sq,76); quant à LOUNAMAA 1956:52 qui a étudié en détail les serpentines de Finlande, il a trouvé pour des stations comparables des moyennes dans des sols ultrabasiques de 1200 ppm Ni, 4000 ppm Cr, 140 ppm Co (roches ultrabasiques 1500 ppm Ni, 2200 ppm Cr, 42 ppm Co); dans des sols silicatés de 91 ppm Ni, 140 ppm Cr, 16 ppm Co; et dans des sols calcaires de 60 ppm Ni, 110 ppm Cr, 23 ppm Co, alors que ses roches correspondantes calcaires contiennent plus de métaux lourds que les silicatées (voir aussi fig. 18b p. 35). Rappelons que selon ERNST 1974b:3 les métaux lourds ont un effet sélectif marqué sur la végétation dès que les teneurs dépassent 1000 ppm (total) dans le sol.

Les 3 échantillons de serpentine de Davos suggèrent qu'avec le développement de la station les teneurs en Ni diminuent, alors que celles de Cr augmentent. Il est connu que Ni est beaucoup plus mobile, à savoir plus lixiviable et plus disponible aux plantes que Cr; alors que Cr est très mal soluble et facilement complexé par les acides humiques. Cette tendance de Cr (et Co) à s'accumuler dans les sols jusqu'à des concentrations totales plus élevées que dans la roche-mère a déjà été signalée par LOUNAMAA 1956, DUVIGNEAUD 1966:275 et RAGG e.a. 1964 ex PROCTOR e.a. 1975:278 pour des serpentines du nord de l'Europe. (Cf séquences d'élimination fig. 52 p. 121).

Par ailleurs, STICHER p.ex. 1978:241,243, pour un sol serpentinique brun acide subalpin de Davos, observe une perte relative de Ni et accumulation relative de Cr (et Fe) dans le complexe minéral de l'horizon (B) par rapport à la roche-mère, qu'il explique par le fait que le Ni est principalement lié ici au chrysotile qui se retrouve surtout dans la fraction argile et s'altère aussi le plus facilement, alors que le Cr y est lié principalement à l'augite qui se retrouve surtout dans les fractions limon grossier et sable fin et résiste mieux à l'altération. (Exactement même observation chez WILSON e.a. 1978:200sq Ecosse, sol brun sous forêt).

Alors que Ni Cr Co ont tendance à être accumulés dans les horizons d'altération, les autres métaux Fe Mn Zn Cu Pb sont plutôt accumulés dans les horizons supérieurs riches en humus (ERNST 1974b:2, sols à métaux lourds).

La serpentine à veines de calcite du sol op 125 présente la valeur maximale en métaux lourds, à savoir en Cr. Or les teneurs en Cr estimées dans les plantes de cette placette sont aussi en moyenne le double de celles sur serpentine (fig. 70 p. 170). Il y a tout lieu de voir un reflet direct des teneurs de la roche en ces éléments dans les teneurs assimilées par les plantes.

*

La serpentine de Davos livre vraisemblablement suffisamment de soufre, fig. 39, si l'on compare les 100 à 1000 ppm S total trouvés avec les 100 à 600 ppm que citent BAUMEISTER e.a. 1978:29 pour des sols normaux. On s'est posé la question

Sol et no de relevé	ppm S	roche selon PETERS 1963 :	ppm S
sol serpentine 67	177	serpentine-augite 20 p.625	341
sol serpentine 92	98	péridotite 86 p.630	762
sol serpentine 119	872	pyroxénite 332 p.637	334
sol serpentine 132	937	pyroxénite 458 p.646	87
échantillons de référence :		serp. vraie (à v. calcite) 70 p.635	1200
roche serpentine UB-N	190	ophicalcite rouge clair 236 p.651	1300
roche ultramafique UM-4	4940	ophicalcite rouge foncé 82 p.652	438
		ophicalcite gris-vert 243 p.654	667

Fig. 39

Teneurs totales en S de 4 sols serpentiniques et de 8 roches ophiolitiques de Davos. Les échantillons de roches, aimablement mises à disposition par PETERS pour ces analyses, sont ceux-là mêmes décrits dans son travail.

Total S content of 4 serpentine soils and 8 ophiolitic rocks from Davos.

car S est avec P, après C O H N, un élément assimilé en quantités importantes par les plantes : il y atteint 500 à 800 ppm de la matière sèche, les crucifères étant connues pour avoir des teneurs particulièrement élevées (LARCHER 1973:150; MENGEL 1979:194,324).

Le S pourrait être livré principalement par le minéral pentlandite (Fe,Ni)₉S₈, si l'on considère les teneurs de l'échantillon d'augite de PETERS 1963:625 où S:Ni vaut 1:0.695.

*

Les teneurs échangeables en nutriments mineurs des sols sur serpentine de Davos se meuvent près de la limite de sensibilité des méthodes. Cela signifie en particulier des teneurs très faibles en Fe et Cr. L'Al échangeable, et donc l'acidité d'échange développée par cet ion, reste en dessous de 2 mVal/100g sol, bien que la serpentine de Davos avec ses quelques 4 % Al₂O₃ contienne relativement beaucoup d'Al par rapport à d'autres serpentines : moyenne mondiale 1.8 % Al₂O₃ (KRAUSE 1958:764), voir p. 122.

Il n'y a guère que les teneurs en Ni échangeable de la serpentine alpine qui sont plus élevées, à savoir de l'ordre de celles de K des sols peu développés : en moyenne, dans l'horizon supérieur, 10 ppm dans les sols peu développés, 20 dans les développés. Cela correspond à .5 et .4 % des places de la garniture cationique échangeable (S) occupées par Ni, ce qui est proche des autres serpentines. C'est très peu comparé p.ex. aux 30 à 60 % Zn dans les sols à métaux lourds cités par ERNST 1982:478. Par contre ces teneurs en Ni sont plutôt plus élevées que celles des serpentines des étages inférieurs. Ainsi les sols serpentiniens européens de SASSE 1979:382 comportent 5 à 10 ppm Ni, soit 1/10 des valeurs qu'y atteignent K et .05 à .20 % S (cf aussi ERNST 1974b:10); et les sols écossais de SHEWRY e.a. 1975:383 1 à 9 ppm Ni, soit .04 à .30 % S. La migration en profondeur de Ni ressort clairement des profils des sols serpentiniens de l'étage subalpin de Davos de CAFLISCH 1974:tab.3 : la teneur en Ni échangeable à 15-30 cm, de l'horizon d'altération (B), peut dépasser jusqu'à 5 fois celle à 5 cm. A titre indicatif ajoutons que les teneurs aquasolubles que CAFLISCH 1977:16 a mesurées dans les eaux de percolation de ces mêmes sols comportent .1 ppm Ni, c.-à-d. la même concentration qu'en K, ou 1/100 de la concentration en Mg qui y fait les 95 % des cations.

4.2 Azote et micro-organismes

Les bilans d'azote me semblent offrir un indice informatif de la vie qui s'est développée dans les écosystèmes, puisque presque tous développent leurs propres teneurs en N, que ce soit par l'apport, relativement parlant généralement modeste, de N par les eaux météoriques, ou plus généralement par la fixation de N₂ de l'air par les micro-organismes en symbiose ou libres. Quant au N disponible aux plantes, il est fourni essentiellement par la reminéralisation de la matière organique morte du sol, qui est quasi exclusivement l'oeuvre des micro-organismes (RUNGE 1974:202).

4.2.1 Minéralisation de l'azote

En résumé, sur notre serpentine, les teneurs en azote total N_{tot} valent pour les sols se1 peu développés et se2 développés .06 % et .6 %; en azote minéralisé N_m en 1977 sur le terrain 10 ppm et 30 ppm; correspondant à un coefficient de minéralisation N_m/N_{tot} (p. 51) de 2. % et .6 %; et 3 fois plus en chambre climatique à 20°C (fig. 42). La forme NO₃⁻ tend à dominer : NO₃⁻ momentanément surtout clairement dans les sols peu développés, à pH plus élevé; NO₃⁻ accumulé surtout dans les sols plus développés (fig. 40b et 41). Les valeurs brutes de l'azote des sols étudiés sont explicitées dans l'annexe 3, les autres valeurs brutes des sols dans l'annexe 2. Voir en outre remarques p. 51sq.

Les différences entre les années 1977 (23 sols) et 1975 (5 sols), incitent cependant à la prudence dans les interprétations ultérieures. (Selon STEWART 1975:264, la variabilité de ce type de mesures est surtout déterminée par les différences d'humidité et en second de température, voir ci-dessous.)

1977 a été à peine plus chaud et sec que la moyenne, avec $.5^{\circ}\text{C}$ de plus et 97 % des précipitations (ANNALES de l'année citée, climat p. 17; et p. 52sq). Dans les stations se1 peu développées, du moins en fin de saison (2^e et 3^e incubations, septembre très sec), la diminution du rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, conjointe à l'augmentation de NH_4^+ , dans le mouvement des teneurs momentanées aux accumulées, semble indiquer en incubation une bonne ammonification, fig. 40b. Dans les stations se2 plus développées, surtout au milieu de la saison (1^e et 2^e incubations, très pluvieux auparavant), plusieurs valeurs $\text{Nm}-\text{NH}_4^+$ sont négatives : l'augmentation de NO_3^- et du rapport $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$, conjointe à une diminution de NH_4^+ , dans le mouvement des teneurs momentanées aux accumulées, suggère une certaine stimulation unilatérale de la nitrification dans les incubations, fig. 40b.

1975 a été plus clément que 1977, avec $.9^{\circ}\text{C}$ de plus que la moyenne et 86 % des précipitations habituelles, août et septembre 2°C à 3°C plus chauds que 1977, sans être aussi sec en septembre. Cette année-là en gros, NH_4^+ a été plus favorisé dans les incubations. Par ailleurs les valeurs négatives sont nombreuses et touchent autant NH_4^+ que NO_3^- , suggérant en plus de la nitrification également de la dénitrification (anaérobie !), fig. 40a.

*

La minéralisation nette, comme l'activité des micro-organismes plus généralement, est connue pour être irrégulière. Ses fluctuations sont induites climatiquement en particulier par l'humidité et la température. REHDER (1978:324) souligne ainsi par exemple l'effet favorable sur la Nm du gel et du dégel par rapport aux températures basses constantes. La minéralisation nette est tributaire, en outre, des facteurs de station tels l'aération et le pH du sol, les nutriments disponibles, le rapport C/N, N/P, le cycle de N dépendant aussi de P (LARCHER 1973:129; WILLIAMS 1968:137), et de la présence ou non de calcaire.

ppm terre sèche 0-5 cm 1975			Nm rapporté à 42 jours						Nm rapporté à 128 jours				pHaf
			N-NH ₄ ⁺			N-NO ₃ ⁻			Nm	Ntot	Nm/ Ntot x100 %	NO3-/ NH4 ⁺	
			10.8 1er	14.9 2e	$\bar{m}$	10.8 1er	14.9 2e	$\bar{m}$					
se1	Na	3	1.3	0.	.67	4.0	1.7	2.8		600.		4.2	6.9
vég.	Nm	T 3	-1.0		-1.0	-1.4		-1.3	-6.5		-1.1	1.3	
I-IV	Nm	L 3	-3.3	11.	3.7	-1.7	1.0	- .35	13.		2.2	- .1	
se2	Na	2	2.0	2.0	2.0	5.0	2.5	3.8		4000.		1.9	5.9
vég.	Nm	T 2	-2.0		-2.0	2.0		2.0	0.		0.	-1.0	
V-VII	Nm	L 2	-3.3	8.0	2.4	4.0	3.7	3.9	19.		.47	1.6	

Fig. 40a

Azote NH_4^+ et NO_3^- 1975, 3 et 2 sols : momentané (Na) et minéralisé en 6 semaines (Nm); incubation in situ (T) et en laboratoire (L); se1 stations peu développées, se2 plus développées. (Valeurs brutes annexe 3).

NH₄⁺ and NO₃⁻ nitrogen 1975, 3 and 2 soils : actual content (Na) and mineralized in 6 weeks (Nm); field incubation (T) and standard incubation in laboratory 20°C (L), reported up to 42 days; se1 little developed habitats, se2 better developed. (Raw data annex 3).

ppm terre sèche 0-5 cm 1977			Nm rapporté à 42 jours															
			N-NH ₄ ⁺				N-NO ₃ ⁻				N-NO ₃ ⁻ /N-NH ₄ ⁺							
			date	12.7	10.8	2.10		12.7	10.8	2.10		12.7	10.8	2.10				
nb			1er	2e	3e	m̄	1er	2e	3e	m̄	1er	2e	3e	m̄				
se1	Na	8	.88	.13	.13	.38	3.3	4.0	3.1	3.5	3.7	32.	25.	20.				
vég.	Nm	T 8	1.5	.6		1.0	4.8	2.4		3.6	3.2	4.2		3.7				
I-IV	Nm	L 8	1.5	2.5	1.8	1.9	13.	8.	7.6	9.6	8.7	3.2	4.3	5.4				
se2l	Na	7	10	8.0	1.7	6.7	6.7	5.9	4.4	5.7	.65	.73	2.6	1.3				
vég.	Nm	T 7	1.2	-1.1		.07	15.	11		13.	13.	-11.		1.1				
V-VI	Nm	L 7	-7.2	-3.5	3.1	-2.5	38.	29	21.	29.	-5.3	-8.3	6.8	-2.3				
se2g	Na	8	6.3	11.	.5	5.9	4.0	4.4	4.6	4.3	.64	.4	9.2	3.4				
vég.	Nm	T 8	3.3	2.1		.58	6.5	12.		9.0	2.0	-5.8		-1.9				
VII	Nm	L 8	.45	6.7	12.	6.3	30.	38.	28.	32.	66.	5.8	2.4	25.				

Fig. 40b

Azote NH₄⁺ et NO₃⁻ 1977, 23 sols : momentané (Na) et minéralisé en 6 semaines (Nm); incubation in situ (T) et en laboratoire (L); se1 végétation clairsemée, se2l landes, se2g gazons. (Somme N-NH₄⁺ et N-NO₃⁻ voir fig. 29 p. 52; valeurs ultérieures fig. 42; valeurs brutes annexe 3).

NH₄⁺ and NO₃⁻ nitrogen 1977, 23 soils : actual content (Na) and mineralized in 6 weeks (Nm); field incubation (T) and standard incubation in laboratory 20°C (L), reported up to 42 days, sel scanty vegetation, se2l heath, se2g lawn. (Sum NH₄⁺ -N and NO₃⁻ -N see fig. 29 p. 52; further values fig. 42; raw data annex 3).

ppm Nm/128 jours terre sèche 0-5 cm 1977	incubations 1 + 2					incubations 1 + 2 + 3				
	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	Nm	NO ₃ ⁻ / NH ₄ ⁺	Nm/ Ntot x100 %	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	Nm	NO ₃ ⁻ / NH ₄ ⁺	Nm/ Ntot x100 %
	ppm	ppm	ppm			ppm	ppm	ppm		
se1 clairs. Nm T 8	2.8	9.9	13.	3.5	2.0					
vég. I-IV Nm L 8	6.4	31.	38.	4.8	6.0	6.0	28.	34.	4.7	5.4
se2l landes Nm T 7	- .6	39.	38.	-65.	.78					
vég. V-VI Nm L 7	-15.	100.	85.	- 6.5	1.7	-6.7	87.	81.	-13.	1.6
se2g gazons Nm T 8	- .2	31.	31.	-160.	.47					
vég. VII Nm L 8	12.	106.	118.	8.6	1.8	21.	99.	120.	4.7	1.8

Fig. 41

Azote minéralisé Nm-NH₄⁺ et Nm-NO₃⁻ en une période de végétation : comparaison des incubations in situ (T) et en laboratoire (L). La minéralisation sur le terrain ayant comporté 2 incubations au lieu des 3 en chambre climatique, elle a été estimée d'une part pour les incubations 1+2 et rapportée à 128 j; d'autre part pour les incubations 1+2+3 totalisant 128 j.

Nitrogen mineralization NH₄⁺ -Nm and NO₃⁻ -Nm during a growing season : relation between field (T) and standard (L) incubations. Field mineralization involved 2 incubations whereas laboratory involved 3. So mineralization is considered first for incubations 1+2 and reported up to 128 days, secondly for 1+2+3 covering up to 128 days.

Signalons que la minéralisation est maximale là où se concentrent le plus de racines fines, dans le Caricetum firmæ par exemple entre 2 et 10 cm (REHDER 1976:58).

Les valeurs négatives signifient que les micro-organismes immobilisent plus de N minéral qu'ils n'en minéralisent. Cette immobilisation biologique ou réorganisation serait typique de certaines conditions du milieu, en particulier C/N élevé (DUCHAUFOR e.a. 1979:386,388; RUNGE 1974:215) ce qui n'est pourtant guère le cas ici. Mais il ne faut pas oublier que les effets sur les micro-organismes du tamisage et de l'aération qui l'accompagnent, ainsi que la suppression des fluctuations en labo, sont difficiles à évaluer (REHDER 1971:760, 1976:411; RUNGE 1974:202). Toujours est-il que les micro-organismes immobilisent beaucoup mieux NH_4^+ que NO_3^- et qu'une aération et une humidité suffisantes, en plus d'un pH neutre à basique, avantagent la nitrification (DUCHAUFOR e.a. 1979:388; LARCHER 1973:128). Bref, pour la serpentine il est plus aisé de comprendre, si déjà, la stimulation dans les incubations de la nitrification (1977) plutôt que de l'ammonification (1975). Même si la stimulation par le tamisage est censée être d'autant moins forte que les sols sont biologiquement actifs, p.ex. stimulation par le tamisage négligeable pour les mull (RUNGE 1974:217), ici moder à mull (voir ci-dessous).

En général les sols alpins et subalpins sur silicates ont une minéralisation nette inférieure à ceux sur carbonates (REHDER 1978:326). Pour autant que les mesures puissent être comparées, fig. 42, la minéralisation nette sur serpentine se situe entre celle sur silicates et carbonates. Par contre, le coefficient de minéralisation annuelle (p. 52), surtout dans les sites peu colonisés, y est remarquablement haut et n'a rien à envier à celui sur carbonates.

4.2.2 Azote et humus : discussion

Le taux de minéralisation de l'azote et le rapport C/N permettent une première caractérisation du type d'humus d'un sol (DUCHAUFOR e.a. 1977:58).

Sur notre serpentine, fig. 42, non seulement les teneurs en N_{tot} atteignent des valeurs tout à fait habituelles dans les stations plus développées, mais surtout les coefficients de minéralisation annuelle indiquent un retour surpenamment efficace de l'azote à la disposition des plantes. En particulier dans les sols peu développés où N_{tot} est encore rare et peut-être encore peu fixé dans des structures humiques stables, c'est-à-dire relativement bien minéralisables, le coefficient de minéralisation atteint 2. % (contre .6 % dans les sols développés, valeurs in situ). Cela confirme le mull comme type d'humus suggéré par la morphologie (fig. 44) : ainsi DUCHAUFOR e.a. 1977:60 citent des coefficients de minéralisation annuelle de 3 % et 1 % pour des mull forestiers de plaine et de montagne; et .5 à 1. % pour des mull calcaïques sur rendzine, où le calcaire ralentit la minéralisation. Par ailleurs la forme de l'azote minéralisé prévalant dans les sols à mull est NO_3^- (STRASBURGER 1983:977), comme c'est le cas sur serpentine à Davos.

La serpentine et les carbonates ont en commun un pH à tendance basique (et souvent un taux de saturation élevé). Or c'est au voisinage de la neutralité que la plupart des bactéries ont leur maximum d'activité qui est en lien avec la rapidité d'humification biologique (DUCHAUFOR e.a. 1977:40, LEMEE 1978:140). Mais le calcaire actif, connu pour protéger la matière organique contre la dégradation microbienne (DUCHAUFOR e.a. 1977:44), est absent de la serpentine. Par contre la présence de Fe et Al libres conjointe à de l'argile - qui au-dessus d'un certain seuil écologique considéré ici comme dépassé garantissent la brunification p. 95 - accélèrent l'humification jusqu'à permettre la formation d'un mull, et pas seulement d'un mor ou moder (o.c.:48,99,139). On peut donc concevoir que les taux de minéralisation soient relativement élevés sur serpentine parce que malgré les notoires difficultés d'approvisionnement en nutriments,

l'activité microbienne y bénéficie de plusieurs conditions favorables sans le frein du calcaire.

De même, les moyennes des rapports C/N (p. 140) des stations sur serpentine développée des unités de végétation IV à VII qui varient de 11 à 14, à peine plus pour les landes que pour les gazons humeux, parlent pour du mull; alors que

région végétation altitude, sol	ho cm	pH	C/N	Ntot %	Nm/ Ntot x100 %	Nm g/m ² pv	pv s	incubation: T in situ L en labo s semaine	forme prévalant	auteur année:page
Davos, Alpes centr. E (CH)		a								
se1 vég. clairsemée I-IV 2400 m ranker alpin	0-5	7.1	20.	.06	2.0 5.4	.32 .85	18	T /6s L 20°C /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺ d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	
se2l landes, vég. V-VI 2300 m ranker alpin brunifié		6.5	14.	.49	.78 1.6	.95 2.0	18	T /6s L 20°C /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺ d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	
se2g gazons, vég. VII 2300 m ranker alpin brunifié		6.2	13.	.66	.47 1.8	.78 3.0	18	T /6s L 20°C /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺ d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	
Nardetum alpigenum 2400 m rank.a.brunif.	1-6	5.1				.68	18	L 20°C /6s	d NH ₄ ⁺ >NO ₃ ⁻	GIGON 1971:74
Seslerio-Semperviretum 2400 m rendzine		7.3				1.6 c	18	L 20°C /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	"
Alpes centrales (A)			c	c	c					
Lande à Vaccinium 1980 m podzol	0-15	2.8	36.	.58	.070	.31	21	T /6s	NH ₄ ⁺ >NO ₃ ⁻	REHDER e.a. 1978:313,314
Landine à Loiseleuria 2000 m podzol		2.6	35.	.67	.085	.43	21	T /6s	NH ₄ ⁺ >NO ₃ ⁻	et LARCHER 1977b:313
Loiseleurietum 2175 m podzol		3.9	22.	.67	.029	.14	18	T /6s	NH ₄ ⁺ >NO ₃ ⁻	"
Salicetum herbaceae 2500 m podzol-gley		4.3	17.	.20	.067	1.0	12	T /6s		REHDER e.a. 1978:321
Caricetum curvulae 2500 m podzol alpin		4.9	20.	.33	.006	.16	12	T /6s		"
Alpes calcaires N (A)			c	c	c					
Nardetum alpigenum 1930 m brun podzol	0-15	5.3	13.	.64	.77	3.7	15	T /6s	d	GÖKCEOGLU ea 1977:321,322
Caricetum firmae 2160 m rendz.alpine		7.	13.	.73	.37	2.0	15	T /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	REHDER 1976a:412sq
Caricetum firmae 2010 m rendz.alpine		7.	16.	1.1	.44	3.7	15	T /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	1976b:50
Seslerio - Semperviretum 2150 m rendz.alpine		7.	12.	1.2	.37	3.3	15	T /6s	d NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	
Elynetum 2000 m						5.5	15	T		REHDER 1971:761,763
Hautes-Pyrénées (F)				c	c					
St à Elyna spicata 2810 m rendz.alpine	0-5	6.9	11.	1.3	.93	3.0	2!	L 28°C?/2s	d début pv: NH ₄ ⁺ >NO ₃ ⁻	LABROUE e.a. 1977:66
St à Carex curvula 2750 m brun calc.		7.1	11.	.67	1.0	1.8	2!	L 28°C?/2s	d fin pv : NO ₃ ⁻ >NH ₄ ⁺	"
St à Plantago alpina 2750 m brun mésotr.		5.8	11.	.21	1.7	.88	2!	L 28°C?/2s	d "	"
St à Salix retusa 2750 m pseudogley		7.5	10.	.34	1.3	1.1	2!	L 28°C?/2s	d "	"
végétation artique taïga						2. 6.				RODIN e.a. 1967

légende

pv période de végétation, vegetation period

T incubation in situ, field incubation

L incubation en labo, incubation in laboratory

s semaine, week

a pHa frais, fresh

c calculé ou transformé, calculated or transformed

d densité du sol posée : .5g/cm³ : assumed soil density

Fig. 42

Azote minéralisé (Nm) en une période de végétation : serpentine de Davos (1977) comparé à d'autres stations alpines.

Mineralized nitrogen (Nm) during one vegetation period : serpentine of Davos (1977) compared to other alpine communities.

les stations peu développées des unités I à III, qui ont des C/N beaucoup plus irréguliers, en moyenne 15 à 20, parleraient pour du moder, abstractions faites de l'inhomogénéité des niches propres à ces stations et des coefficients de minéralisation annuelle élevés qui y suggèrent une activité biologique assez élevée. Ainsi DUCHAUFOR e.a. 1977:58 citent des rapports C/N de 10 à 15 pour les mull, à savoir 10 à 12 en milieux peu acides et saturés en cations, 12 à 15 en milieux acides; et des rapports C/N de 15 à 25 pour les moder; sans qu'il n'existe, en dehors de l'horizon Ao, de corrélation valable entre C/N et le taux de minéralisation en azote.

On sait combien la teneur élevée en azote de la litière d'une part accélère l'humification ou décomposition de la litière, et d'autre part a une action favorable indirecte sur la rétention des cations alcalino-terreux (o.c.:40,46, 94). Sur serpentine, à en juger les rapports C/N des espèces (p. 170), la litière provient dans les unités de végétation peu développée en majorité d'espèces à C/N bas (inférieur à 25) censées former une litière "améliorante"; dans les gazons de l'unité VII en majorité d'espèces à C/N moyen (30 - 45) telles graminoides etc.; auxquelles se joignent dans les landines et landes des unités V et VI quelques buissons nains à C/N élevé censés former une litière à tendance "acidifiante". Or en général le rapport C/N favorable à une dégradation microbienne se situe entre 10 et 20, la minéralisation nette apparaissant au-dessous d'un C/N critique entre 20 et 25 (LARCHER 1973:126; DOMMERGUES e.a. 1970:215).

Le cas de ces landes et landines est caractéristique de la serpentine : malgré une litière partiellement à C/N élevé, en principe mal minéralisable, il n'y a pas d'accumulation d'humus brut. Il se peut que la capacité neutralisante du sol suffise à maintenir une bonne minéralisation de cette litière, à moins que ce ne soit l'azote amené par les végétaux non ligneux (cf DUCHAUFOR e.a. 1977:47), comme il se peut que la productivité vraisemblablement maigre y joue un rôle déterminant. Etonnamment les différences entre incubations in situ et en laboratoire vont en sens inverse, fig. 41 : comparées aux gazons, les landes minéralisent plus d'azote in situ et moins en laboratoire, la différence étant surtout créée par le comportement de NH_4^+ net en laboratoire, immobilisé dans les sols des landes et minéralisé dans ceux des gazons. Bref, ces landes et landines diffèrent ainsi passablement de celles de REHDER e.a. 1978:314, plus unilatérales dans leur végétation, à couche d'humus brut importante, à pH radicalement plus acide et à minéralisation nettement plus faible (fig. 42).

On peut se demander en passant, s'il faut envisager ici la contribution des mycorhizes, associés à la plupart des espèces ligneuses (en principe éliminés en incubation), dont le travail compensatoire est connu là où la minéralisation nette, si ce ne sont les apports nutritifs, sont maigres (LARCHER 1973:130; REHDER e.a. 1978:324). Cet aspect n'ayant pas été traité ici, je me borne à citer CHIARIELLO e.a. 1982:941 et TRAPPE 1977 (voir p. 91).

*

En résumé, ces sols alpins sur serpentine se révèlent biologiquement bien actifs et présentent un degré d'incorporation de la matière organique dans la matière minérale assez respectable pour former des moder à mull. Or le mull est estimé correspondre à une efficacité maximale du cycle biogéochimique des bases (DUCHAUFOR e.a. 1977:136). Plus généralement ROBERT e.a. 1981:334 en arrivent à la conclusion que le milieu de haute montagne, trop longtemps considéré comme peu évolué, constitue en réalité un milieu, entre autres biologiquement, très actif. L'analyse des fractions de l'humus, des formes du fer, de la protéolyse, des acides aminés libres, de même qu'une estimation de la productivité, sont indispensables pour se faire une idée plus différenciée des sols serpentiniques. Cela permettrait entre autres de se prononcer sur les suppositions de LABROUE e.a. 1977:74 qui, au vu des faibles teneurs en azote minéral et des fortes quantités d'acides aminés libres, se demandent si les plantes alpines (ici sur carbonates) n'absorbent pas massivement ces derniers pour assurer leur nutrition azotée. L'alimentation en azote par d'autres sources que NH_4^+ et NO_3^- minéral pourrait également s'étendre à d'autres composés (voir BAUMEISTER 1978:93).

L'action déterminante que la végétation exerce sur l'humification a suggéré d'idée d'une évolution convergente des humus sous une même végétation et sur roches-mères différentes. Cela pour autant que le milieu minéral ne joue pas le rôle principal, comme le calcaire pour les rendzines (DUCHAUFOR e.a. 1977: 47) et comme c'est plutôt le cas en milieu alpin. Cette évolution convergente des humus est discutée pour l'étage alpin chez BARTOLI e.a. 1979:81sq,88sq; voir aussi C N P p. 70. A la lumière des données limitées glânées à Davos, bornons-nous à dire que la serpentine alpine, du moins en ce qui concerne l'humus, pourrait s'avérer non seulement moins extrême que les carbonates vu l'absence de calcaire actif inhibiteur de la minéralisation, mais encore moins extrême que les silicates, vu les pH ne devenant pas aussi acides et la minéralisation plus active.

4.2.3 Micro-organismes du sol

Un relevé ponctuel de la densité de germes sur 4 sols de différents substrats (fig. 43 et détails p. 53) montre la serpentine régulièrement pourvue dans toutes les catégories de micro-organismes retenues. Bien que plus modestes que sur les sols adjacents de 1/5 à 1/2, ses densités de germes restent néanmoins dans un ordre de grandeur semblable :

- les 2 sols sur serpentine sont dans toutes les catégories plus pauvres que le sol sur carbonates; plus riches en bactéries ammonifiantes et hétérotrophes que le sol sur silicates;
- la lande se2 est 2 à 3 fois plus riche que l'éboulis fin se1 et plus encore en bactéries dénitrifiantes et hétérotrophes;
- le sol sur silicates n'excède celui sur carbonates qu'en bactéries dénitrifiantes.

Notons encore que le sol sur carbonates compte le plus de germes et que c'est sur les milieux à extrait de carbonates (pH 7.6) que les micro-organismes des 4

micro-organismes/ g de terre sèche = dry soil	se1	se2	si	ca	transformation de l'azote	kcal/ mole [⊗]
pH	6.7	6.0	5.0	7.6		
fi bactéries fixatrices d'N ₂	9'100	27'000	17'000*	59'000	N ₂ → NH ₃ , NH ₄ ⁺	-150
ch champignons - fungi	8'600	13'000	34'000	47'000	-NH ₂ → NH ₃ , NH ₄ ⁺	
ac actinomycètes	8'400	27'000	9'400*	33'000	-NH ₂ → NH ₃ , NH ₄ ⁺	
he bactéries hétérotrophes	6'300	26'000	11'000	46'000	-NH ₂ → NH ₃ , NH ₄ ⁺	
am bactéries ammonifiantes	8'200	13'000	1'200	57'000	-NH ₂ → NH ₃ , NH ₄ ⁺	+180
ni bactéries nitrifiantes	12'000	29'000	56'000	48'000*	NH ₄ ⁺ → NO ₃ ⁻	+ 80
de bactéries dénitrifiantes	3'300	28'000	134'000	42'000	NO ₃ ⁻ → N ₂ O, N ₂	+560
total	56'000	160'000	260'000	330'000		
bactéries ∑ fi+he+am+ni+de	39'000	120'000	220'000	250'000		
bactéries/ac	4.7	4.6	23.	7.6		* : plus colonies
ni/am	1.6	2.2	48.	.85		couvrantes

⊗ selon DELWICHE 1970 ex LARCHER 1973:124.

Fig. 43

Comparaison de la densité en germes de 4 sites de Davos, en septembre, sur placettes sans végétation, vers 2300 m : se1 serpentine peu développée, se2 plus développée, si silicates, ca carbonates. Comptages sur milieux sélectifs à l'extrait de terre-mère (détails p. 53).

Comparison of the micro-organism density of 4 sites in Davos, single sampling in September, from spots free from vegetation, around 2300 m : se1 little developed serpentine, se2 better developed serpentine, si silicate, ca carbonate. Counting done on selective mediums with parent-soil extract (details p. 53).

sites croissent le mieux, sur ceux à extrait de serpentine le moins bien. Quant au nombre de colonies différentes, les échantillonnages sur serpentine et sili-cates en présentent en gros un nombre semblable, celui sur carbonates un quart de plus.

*

Parmi les rares qui aient dénombré les germes sur serpentine, LIPMAN (1926:36, Oregon) a trouvé 16'000 - 300'000 organismes/g de terre, ce qui suggère une serpentine très extrême (voir aussi TESIC et RITTER p. 93). Sur les sols à métaux lourds, ERNST (1974b:11) constate que l'activité microbienne est faible, individus et espèces peu nombreux, et précise que ces sols ne se distinguent des autres que par leur teneur en métaux lourds et leur activité microbienne, alors que la serpentine accuse une carence en macronutriments en plus. Quant à un éco-système alpin sur carbonates, LABROUE (e.a. 1977:68, Pyrénées) y dénombre des densités de 10^6 à 10^7 , soit d'une à deux décimales plus élevées qu'à Davos. Rappelons ici que les micro-organismes sont non seulement plus actifs en milieu neutre ou basique, mais également plus nombreux (WALTER 1973:226).

Les quelques résultats de Davos et les quelques travaux sur les micro-organismes de la serpentine (résumés chez PROCTOR e.a. 1975:340) suggèrent que ce substrat abrite moins d'individus et d'espèces que les substrats adjacents. C'est reprendre un thème bien connu pour la flore vasculaire, semblant s'étendre également à la flore des mycorhizes et des grands champignons (voir TRAPPE et MAAS p. 91). Pauvreté en individus et en espèces, accompagnée le plus souvent d'une haute proportion d'espèces propres : c'est dire qu'on peut s'attendre à des espèces propres aussi chez les micro-organismes, surtout si l'on songe aux taux élevés de mutations qui caractérisent ces derniers.

Un autre aspect est abordé par TADROS (1957:22, Californie) dont les expériences suggèrent que l'absence de certains micro-organismes des sols de serpentine peut y confiner certaines espèces.

Fixation d'azote

Compte tenu du contexte alpin, les bactéries libres fixatrices de N_2 sont assez bien représentées sur serpentine, fig. 43 : leur densité pour se2 s'élève à la 1/2 de celle sur carbonates, pour se1 au 1/4. (Azotobacter est absent de se1, à peine présent sur se2 et le plus fréquent sur silice, selon un relevé du 21.8.1978).

Quant à la fixation symbiotique de N_2 , elle est vraisemblablement à peu près négligeable, les seuls porteurs habituels de nodosités étant Anthyllis alpestris et Lotus alpinus, qui ne revêtent qu'un rôle secondaire dans les landes et gazons, donc sans être pionnières. Aussi peut-on s'imaginer qu'une certaine importance à l'égard de la fixation d'azote revienne aux algues bleues et aux lichens.

*

Les écosystèmes alpins dépourvus de légumineuses joueraient simplement le rôle de filtre biologique vis-à-vis des apports météoriques, mais sans inconvénients, suggèrent TOSCA (e.a. 1981:41,46) : sur les substrats carbonatés des Pyrénées, 1750 m, où ils ont mesuré l'activité nitrogénasique, la fixation biologique d'azote n'atteint guère que 1/5 à 1/10 des apports météoriques d'azote de l'été, et cette fixation s'y révèle essentiellement symbiotique, les légumineuses y jouant le rôle principal, suivies des lichens, alors que la fixation libre aérobie et anaérobie est extrêmement réduite.

Les précipitations en tant que source majeure d'azote ont déjà été évoquées pour la serpentine (Maryland, CLEAVES e.a. 1974 ex FERLIZZI e.a. 1979:207).

Toujours sur sites carbonatés alpins des Pyrénées, abordés cette fois-ci par leur densité en germes, les fixateurs d'azote libres sont avant tout anaérobies, censés jouer un rôle non négligeable au moins au printemps et en automne; en

second aérobie, surtout Cyanophycées, supposées fixatrices d'azote, actives après la phase d'anaérobiose printanière; alors que les Azotobacter sont peu nombreux (LABROUE e.a. 1977:71sq).

Azotobacter dont LIPMAN (1926:318, Californie) n'a guère vu que quelques rares spécimens sur sa serpentine.

En principe l'activité des bactéries fixatrices libres est liée à un pH non acide et à une richesse en C et en nutriments majeurs, la réaction de réduction de N_2 étant très endergonique (LEMEE 1978:115sq et fig. 43). Encore une fois, vu que le pH sur serpentine est favorable, c'est vraisemblablement l'approvisionnement nutritif qui est limitant.

On sait le rôle important que les micro-organismes autotrophes et libres, tels les algues bleues, jouent sur sols bruts de montagne et de stations extrêmes (LARCHER 1973:124). Sans disposer de données similaires pour les sols serpentiniques, il est intéressant de savoir que la flore limnocolle du Totalpsee de Davos, situé sur serpentine, se compose unilatéralement de Cyanophycées et Diatomées, alors que les Chlorophytes manquent totalement (MESSIKOMMER 1942:323). Pour leur part, les algues des sols d'une serpentine de Maryland comprennent Cyanophytes, Chrysophytes et Chlorophytes, avec 3 genres de Cyanophycées dont on connaît des espèces fixatrices d'azote : l'absence d'activité nitrogénasique dans ces populations d'algues bleues-vertes au début du printemps est suggérée due, plus encore qu'aux variations saisonnières, à la carence en Mo commune aux sols serpentiniques (TERLIZZI e.a. 1979). V pourrait remplacer Mo dans cette fonction (SCHLEGEL 1972:320). (A Davos les teneurs des plantes en Mo sont du même ordre que celles sur silicates et 1/7 de celles sur carbonates, p. 170). Que Mo soit une source de carence pour la nitrogénase sur serpentine est déjà l'hypothèse de WHITE 1967 (ex PROCTOR e.a. 1975:339) qui y rapporte le nombre inférieur de nodules de ses plantes de serpentine en Orégon. Plus tard (WHITE 1972), il démontrera que la fréquence des légumineuses, leur activité fixatrice et leur taille sont inversement corrélées à la teneur des sols en Mg, Ni et Cr.

Champignons et Actinomycètes

L'action des actinomycètes est complémentaire à celle des bactéries et des champignons dans la dégradation de la matière organique. Grâce à leur sobriété, les actinomycètes jouissent d'une très grande extension. Si les champignons ont tendance à préférer les milieux acides, les actinomycètes fréquentent plus abondamment les milieux alcalins. (DOMMERGUES e.a. 1970:27; LEMEE 1978:140).

Il semble intéressant de noter que la proportion des actinomycètes par rapport aux bactéries, fig. 43, est la plus haute sur serpentine, vers 20 % sur les deux sols se1 et se2, soit 2 fois le rapport sur carbonates, 4 fois celui sur silicates. Ces valeurs restent cependant dans la norme de 5 à 30 % nommée par DOMMERGUES.

LIPMAN (1926:317, Orégon) se borne à noter la rare présence de champignons et d'actinomycètes sur serpentine. Puis TRAPPE (1977:213, Orégon) décrit une flore mycorrhizienne de serpentine qui se distingue de celle des substrats adjacents en comptant la moitié moins d'espèces, dont la moitié des espèces limitées à la serpentine. Et MAAS (e.a. 1969:1109, Washington) décrit les grands champignons d'une serpentine comptant également la moitié moins d'espèces, tout en ayant la moitié des espèces limitées à la serpentine.

Dénitrification

La dénitrification signifie une perte en N minéral pour l'écosystème. La dénitrification s.s. étant anaérobie, elle est fréquente dans les sols compacts ou

humides. Son optimum se situe à des pH plus ou moins neutres à basiques et elle est stimulée par une certaine richesse en matière organique (LEMEE 1978: 117). Elle est liée à un grand gain d'énergie pour les micro-organismes (fig. 43).

Sur serpentine les bactéries dénitrifiantes atteignent un nombre assez respectable, fig. 43, bien que 1.5 fois moins sur se2 que sur carbonates. Leur activité a été suggérée par les minéralisations de 1975, dans la série "se1". En effet, la dénitrification ne ressort pas explicitement du bilan net de minéralisation, mais il se pourrait bien qu'on sous-estime l'activité et dénitrifiante et nitrifiante par le fait que les deux peuvent s'annuler. Tout autant que l'abondance extrême de dénitrifiantes sur silicates pourrait contribuer à un déplacement des bilans en faveur de NH_4^+ . Cette abondance pourrait en quelque sorte rapprocher la lande se2 du site sur silicates, alors que la pauvreté en dénitrifiantes rapprocherait l'éboulis se1 du site sur carbonates : rapprochements en tout cas légitimes au niveau de la végétation (p. 208).

Sur leurs sols alpins sur carbonates LABROUE (e.a. 1977:71 sq) trouvent 10^1 à 10^3 fois plus de nitrifiantes que pour les densités maximales à Davos, sans que l'anaérobiose de leurs sols soit en quoi que ce soit plus évidente. Comme à Davos, on ne peut guère concevoir de dénitrification qu'après la fonte des neiges, à moins que les sols bruts lourds ne soient suffisamment compacts pour la favoriser pendant les périodes humides. Vu le passage apparaissant si difficile d'une végétation clairsemée à des gazons ou landes fermées, il semble légitime de se demander s'il pourrait y avoir une perte substantielle par dénitrification, réaction qui compte à son avantage d'être fortement exergonique (fig. 43).

4.2.4 Ammonification et nitrification, régimes NH_4^+ et NO_3^-

Avant d'aborder la serpentine, rappelons quelques caractéristiques des processus d'ammonification et nitrification.

Dans le sol l'azote disponible aux plantes, principalement sous forme minérale NH_4^+ et NO_3^- , résulte essentiellement de la reminéralisation microbienne de la matière organique morte du sol et correspond à bien moins de 5 % de l'azote total, lié organiquement surtout dans l'humus (DUCHAUFOR e.a. 1979:386).

NH_4^+ est la forme prévalente en milieu acide, surtout si appauvri en nutriments ou dégradé, principalement sous forme absorbée au complexe absorbant, semblablement à K^+ ;

NO_3^- est la forme prévalente en milieu neutre à basique, en solution, donc facilement lixiviable, surtout en hiver ou dans les sols sans couverture végétale (STRASBURGER e.a. 1983:977; KINZEL 1982:283; LEMEE 1978:117; LARCHER 1973:144; ELLENBERG 1964:85).

Dans le sol, les micro-organismes transforment l'azote organique d'abord en NH_4^+ , d'autres celui-ci en NO_3^- , les deux réactions étant exergoniques (fig. 43). L'ammonification peut être l'oeuvre d'un nombre considérable de micro-organismes, bactéries, champignons et même fréquemment actinomycètes, et elle a lieu dans presque toutes les conditions écologiques (DOMMERGUES e.a. 1970: 193,216 sq). Alors que la nitrification est essentiellement l'apanage de deux genres autotrophes aux exigences plus précises : les bactéries nitrifiantes sont neutrophiles ou basophiles, fortement inhibées si le pH est inférieur à 4.5 et l'aération insuffisante, et si le couvert végétal livre une litière formant de l'humus brut ou livre certains produits de métabolisme végétal comme p.ex. les éricacées (DUCHAUFOR e.a. 1979:387; DOMMERGUES e.a. 1970: 202,207-210; LARCHER 1973:128; KINZEL 1982:284,297). Toutefois bien des micro-organismes surtout hétérotrophes sont capables de contribuer à la nitrification en dehors de ces conditions, en particulier sous pelouses (DUCHAUFOR e.a. 1979:387; DOMMERGUES e.a. 204,208; RUNGE 1974:221). Ajoutons encore que les micro-organismes ammonifiants sont en général beaucoup plus abondants dans la rhizosphère, alors qu'il semble que les nitrifiants soient plus abondants hors de la rhizosphère (DOMMERGUES e.a. 1970:572), ce qui peut intéresser la serpentine.

En ce qui concerne les stations alpines sur carbonates, TOSCA (e.a. 1986) démontre que les souches nitrifiantes sont psychrophiles en haute altitude, avec un maximum d'activité vers 15°C; LABROUE (e.a. 1977:74) constate que la nitrification semble s'y accommoder des températures basses et même des alternances gel-dégel qui favorisent l'aération du sol, et qu'elle y est surtout active en automne - à l'inverse, l'ammonification s'y révèle la fonction physiologique du cycle de l'azote la plus sensible aux basses températures. De ce fait ces sols alpins sont relativement pauvres en azote minéral et, corrélativement, riches en acides aminés libres parce que la protéolyse n'est que faiblement inhibée par le froid.

*

Sur serpentine à Davos, le léger excès des densités de bactéries nitrifiantes sur les ammonifiantes fig. 43, qui vaut 1.5 pour se1 et 2.2 pour se2, va dans le même sens que les incubations de 1977 qui ont favorisé la minéralisation de NO₃- vis-à-vis de NH₄⁺, surtout pour cette série "se2". Bien qu'en principe le rapport entre nombre de germes momentanés et activité microbienne, mesurée ici par le degré de minéralisation nette fig. 40b, soit évidemment loin d'être direct, même au-delà de leurs fluctuations propres au cours du temps (cf. DUCHAUFOUR e.a. 1979:129). Dans le sol sur carbonates par contre, les ammonifiantes tendent à surpasser les nitrifiantes en nombre, bien que la minéralisation nette aille clairement au compte des nitrifiantes. Alors que le sol sur silicates compte ici 20 fois moins de bactéries ammonifiantes que de nitrifiantes, et même 20 fois moins d'ammonifiantes que sur carbonates, bien que la minéralisation nette sur silicates aille en général plutôt en faveur d'une teneur en NH₄⁺ minérale prévalente. Le pH vers 5.0 de ce sol n'y est sans doute pas étranger. Faut-il envisager d'autres sources d'ammonification (voir ci-dessus)?

*

Cette divergence entre densité d'organismes et activité microbienne s'avère encore plus marquée sur les sols alpins carbonatés de LABROUE (e.a. 1977:68, 69) : la microflore ammonifiante y est environ 10⁴ fois plus nombreuse que la nitrifiante, alors que la minéralisation nette y va clairement au compte de la nitrification. Ces auteurs suggèrent tout au plus un lien assez étroit entre le nombre de germes nitrifiants et l'activité nitrificatrice brute. Notons que leurs densités de nitrifiants, vers 10³ germes/g de terre au maximum au mois d'août, sont plus de 10 fois inférieures à celles de Davos et leurs densités d'ammonifiantes 10² à 10⁴ supérieures (altitude des prises 300 m plus haut qu'à Davos).

Pour d'autres serpentines, on ne peut guère se faire d'idée du rapport ni/am. L'ammonification sur une serpentine de Bosnie-Herzégovine n'atteint que 1/10 de celle sur une dolomite adjacente - Davos 1/7 à 1/4 - (TESIC e.a. 1967 et RITTER 1970 ex PROCTOR e.a. 1975:340). LIPMAN (1926:317, Orégon) n'enregistre aucune nitrification, même après 2 mois d'incubation, bien qu'il pense avoir vu des bactéries nitrifiantes au microscope. PROCTOR (e.a. 1975:339) citent LLOYD qui aurait isolé des bactéries nitrifiantes, actives, sur une serpentine riche en Ni en Rhodésie; et SEDOVA (1958) selon qui des concentrations de Cr dépassant 1 ppm du sol interféreraient avec la nitrification.

*

Les plantes quant à elles peuvent se nourrir de NH₄⁺ et NO₃⁻ : on peut se questionner sur le régime nutritif prévalant sur serpentine, sur les avantages et inconvénients de l'un et l'autre et sur leur répercussion sur la productivité. Les résultats de Davos sont assez contradictoires : d'une part les sols de serpentine suggèrent plutôt une disponibilité prévalente en NO₃⁻ à partir des mesures de minéralisation de l'azote, c.-à-d. une situation comparable à celle des sols calcimagnésiens; d'autre part les plantes de serpentine suggèrent une alimentation azotée sous forme NH₄⁺, vu leur valeur théorique moyenne en acides organiques surprenamment basse, c.-à-d. une situation plutôt comparable à celle sur silicates (cf p. 194).

Généralement l'utilisation par les plantes de NO_3^- est favorisée en milieu acide, celle de NH_4^+ en milieu basique, mais cela dépend et des espèces, et du stade vital (LEMEE 1978:117; BAUMEISTER 1978:94). En culture hydroponique l'absorption des autres ions de même signe est plutôt inhibée, de signe contraire favorisée (KINZEL 1982:286), ce qui signifierait sur serpentine que NH_4^+ concurrencerait l'absorption de K^+ , NO_3^- celle de PO_4 . Ni l'une, ni l'autre version ne ressort explicitement des résultats de Davos considérés au niveau des moyennes, p. 170. Dans une première étape l'absorption de NO_3^- soluble dans la solution du sol par rapport à l'absorption de NH_4^+ lié au complexe absorbant pourrait avoir certains avantages. Solubilité du NO_3^- qui peut aisément entraîner des pertes d'azote dans le sol par lixiviation. Par contre NO_3^- assimilé par les plantes doit d'abord y être réduit en NH_4^+ par l'intermédiaire de deux enzymes supplémentaires requérant Mo et Fe (BAUMEISTER 1978:93sq,115) et nécessite la synthèse d'acides organiques pour contrebalancer le déplacement du pH (KINZEL id). Inverse de la nitrification, cette réaction est endergonique (fig. 43). La rapidité et l'intensité de cette réduction dépendent d'abord des espèces, puis des conditions de station, entre autres des sources d'énergie nécessitées (BAUMEISTER 1978:102,115). Cependant NO_3^- peut compter à son avantage le fait d'être stockable dans la plante alors que NH_4^+ doit être métabolisé tout de suite; de contribuer éventuellement à réduire la photorespiration, c.-à-d. à augmenter la productivité des plantes C3; et de favoriser la croissance des racines, voir p. 191 à 199 (KINZEL 1982:286,287,292).

Ainsi ELLENBERG (1964:85) note laconiquement que les différences dans le métabolisme de l'azote dans les sols sont peut-être plus importantes pour la répartition des espèces dans la nature que ne l'est le degré d'acidité du sol qui, plus qu'un facteur décisif direct, est plutôt un symptôme de l'état du sol. Nous avons vu que dans les sols à mull, la minéralisation livre surtout du NO_3^- (STRASBURGER e.a. 1983:977). Or les espèces du mull peuvent s'alimenter à partir des deux formes d'azote (DUCHAUFOR e.a. 1979:393). Quant à nos sols de serpentine de Davos, la minéralisation tend bien à livrer plus de NO_3^- , mais NH_4^+ est également représenté, plus ou moins selon les stations et la saison. On peut se demander si la présence simultanée d'espèces acidicoles et basicoles est en lien avec la présence des deux formes d'azote. Et en guise de conclusion on peut encore se demander si, contrairement à beaucoup d'écosystèmes (ELLENBERG 1964:8), sur serpentine ce n'est pas tant N qui est un facteur limitant, mais plutôt les éléments nutritifs seulement livrables par la roche, ainsi que leurs rapports défavorables.

Il serait également intéressant d'évaluer combien la nitrification contribue à l'acidification du sol qui est liée à la pédogénèse sur serpentine (cf. p. 103) : on sait en effet que la nitrification, du fait qu'elle libère des ions H^+ , peut être liée à une acidification substantielle du sol, surtout si le pouvoir tampon du sol est faible (BAUMEISTER e.a. 1978:28; DOMMERGUES e.a. 1970:349). Sur serpentine cependant, le Mg libéré et échangeable en quantités importantes peut s'opposer assez efficacement à l'acidification. Citons encore LEBEDEVA e.a. 1978 ex BROOKS 1987:28, qui ont montré expérimentalement que les bactéries nitrifiantes seraient à même de jouer un rôle important dans l'altération des serpentinites, rendant certains éléments mobiles, surtout le Mg, et participant à la formation de la croûte d'altération des pierres (cf p. 118).

4.3 Profils

4.3.1 Profils pédologiques et types de sols

Les sols sur serpentine alpine, illustrés par les profils fig. 44, se recrutent dans la séquence

lithosol → ranker alpin → ranker alpin brunifié → (sol brun(acide)subalpin)

c'est-à-dire des sols initiaux minéraux bruts de type (A) C jusqu'à des sols (peu) évolués par altération, de type A (B) C, où le squelette joue toujours un rôle important.

Il n'y a pas de lombrics et seulement quelques rares collemboles.

Distribution. Les sols bruts sont de loin les plus fréquents, en particulier dans les pentes et lieux instables, et à l'étage alpin supérieur quasi les seuls. Les ranker apparaissent dès qu'une certaine densité de végétation, si ce n'est une certaine stabilité du sol, garantissent un peu d'humus. Les ranker purs restent rares, car la libération du fer qui trahit la brunification semble débiter très rapidement. Les ranker brunifiés restent très locaux, principalement liés à des situations géomorphologiques favorables, p.ex. grande stabilité, tendance colluviale, piégeage et accumulation d'une fraction fine réduisant la proportion du squelette à moins de 50 % (dans les 20 à 50 premiers cm). On trouve ainsi des ranker brunifiés isolés jusqu'à 2450 m (cf profil 6, 105 TE). Ils sont surtout logés dans le fond de la large vallée du Meierhofertälli, vers le pied du Totalphorn, vallée sans doute conditionnée par l'érosion glaciaire et les moraines de fond; et sur les replats vers 2280 m à l'E du Totalphorn, sous les gazons et landines.

Mais la différenciation du sol n'est parallèle à celle de la végétation que dans les grandes lignes. Sur substrat silicaté alpin MUELLER 1983:68 est arrivé à une conclusion semblable.

*

Humification. Les sols initiaux sont assez superficiels, discontinus, occupent de faibles surfaces entre un squelette toujours prédominant. Le recouvrement végétal est le plus souvent trop faible pour qu'il puisse y avoir dépôt de litière en surface. Elle est le plus souvent déjà entraînée par les intempéries.

Dans les sols plus évolués, tout aussi disséminés, la litière est plutôt mieux décomposée : l'humification va du moder jusqu'au mull, comme le confirment les analyses d'azote, et cela entre autres grâce au pH élevé, à l'intensité des radiations et à la litière de pelouse plutôt améliorante, à C/N favorable (discussion p. 86sq). Néanmoins, en accord avec la faible biomasse produite sur serpentine, il y a plutôt moins de matière organique dans ces profils que dans les ranker d'autres roches silicatées et d'autres climats (cf DUCHAUFOR e.a. 1977: 208). L'épaisseur de A1 et sa teneur en matière organique sont des plus diverses et changent rapidement suivant les microsites. Il n'y a pas de passage d'horizon brutal car l'horizon C recèle toutes les fractions granulométriques.

Sous les buissons nains et pins rampants à forte strate de lichens, les profils restent du même type, mais il peut s'accumuler jusqu'à 5 cm d'humus brut à pH_a descendant jusqu'à 4. Pour l'étage subalpin JUCHLER 1988:135 estime la teneur du sol en humus à 40 kg/m² sur serpentine, qu'il confronte aux 47 kg/m² de LARCHER 1980 sous lande à buissons nains.

Brunification. Morphologiquement l'horizon (B) peut être à peine visible jusqu'à bien formé, sans trace de liseré cendré pouvant indiquer l'évolution d'un ranker alpin vers un podzol nain (il n'a pas de quartz dans la serpentine). Cette évolution dans le sens d'une brunification se poursuit jusqu'à l'étage subalpin à Davos : ainsi STICHER e.a. 1986:284 décrivent-ils des sols bruns (à une exception près p. 125).

En principe la brunification a lieu en milieu aéré si les teneurs en Fe et Al libres actifs (non analysés à Davos) et en argile dépassent un certain seuil; à savoir si la teneur en Fe actif lié aux argiles est supérieure à .5 % Fe libre; et la teneur en argiles supérieure à 7-8 %, DUCHAUFOR e.a. 1977:139. Dans les lithosols alpins sur serpentine du Val d'Aoste, VERGER 1979:134 a effectivement trouvé les quantités considérables de 1. % de Fe et .1 % d'Al libres, les teneurs de la roche comportant en moyenne 6 % Fe₂O₃ et 3 % Al₂O₃ (Davos 8 % Fe₂O₃ et 3 % Al₂O₃); et dans un sol brun acide subalpin de Davos STICHER e.a. 1986:282 ont trouvé 2.7 à 5.4 % de Fe libre dans l'horizon d'altération (B), voir aussi JUCHLER 1988:50sq; comme BERRE e.a. 1974:138,143, dans un sol brun eutrophe d'une serpentine du Limousin, 15 % de Fe₂O₃ libre en A11 et A12. Quant à l'argile, les sols de Davos décrits comme brunifiés révèlent 10 à 25 % d'argile. Des

Légende des profils : Définition des types de sols

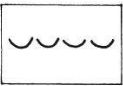
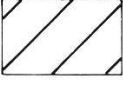
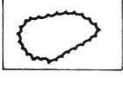
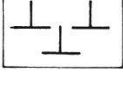
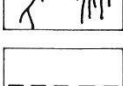
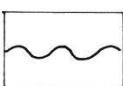
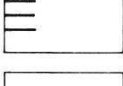
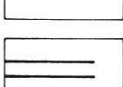
- horizons AO : (=O) de surface, à matière organique à structure originelle modifiée ou détruite, >30 % de matière organique.
 A1 : (=Ah) de surface, à matière organique et minérale mixte (mull), < 30 % de matière organique.
 A2 : (=Ae ou E) dit éluvial, pauvre en matière organique, souvent lessivé en argiles et sesquioxydes, de couleur claire.
 (B) : (=Bv) d'altération (ou structural), différant de la roche-mère par son degré d'altération plus fort; brunifié, c'est-à-dire riche en sesquioxydes et en argiles.
 C : matériau originel aux dépens duquel est formé (B).
- lithosol : sol minéral brut à profil (A) C. Sol peu différencié sur roche dure, à matière organique non transformée directement sur C. Ici admis sans horizon continu de A1. Apparenté aux ranker. (DUCHAUFOR e.a. 1977:172,197).
- ranker alpin : sol à profil A C sur roche silicatée, peu différencié, d'habitude très humifère, riche en minéraux altérables, désaturé par lixiviation des cations (caractéristique de climats humides) et même acide. (O.c.: 172,202sq).
- ranker alpin brunifié : sol à profil A1 (B) C, évolué par altération, aéré. Ranker par l'importance du squelette et de la fraction minérale et par le climat de montagne. Brunifié vu l'horizon d'altération (B), coloré en brun ou en rouille par la libération du fer et riche en argiles fines, (B) cependant peu différencié et peu épais. Sous mull-moder. Sol en principe à saturation très variable, ici type mésotrophe. (O.c.:206,301).

Classification				
internationale des horizons DUCHAUFOR e.a. 1977:178sq	C	A1 C	A1 (B) C	AO A2 (B) C
écologique française o.c.:187sq	lithosol*	ranker alpin	ranker alpin brunifié	sol brun acide
anciennement a.c. 1960:220	ranker brut	ranker à moder ranker à mull	sol alpin humique	sol brun acide
anglaise BIRSE 1982:161 AVERY 1980	magnesian skeletal soil	alpine magnesian soil	alpine brown magnesian soil	brown magnesian soil
allemande/suisse PALLMANN-KUBIENA BACH 1976:135sq	Skelett-, Gesteins-rohboden	Humusgesteinsboden	alpine Braunerde	saure Braunerde
de la FAO 1974 BACH 1976:157	lithosol régosol	ranker	(dystric) cambisol	dystric cambisol
américaine USA 1975 DUCHAUFOR c.:181sq	orthent	orthent	umbrept-ochrept	dystric ochrept

* avec l'attribut serpentinique, ultramafitique, ferro/hyper/magnésien etc.

Légende des profils de la fig. 44

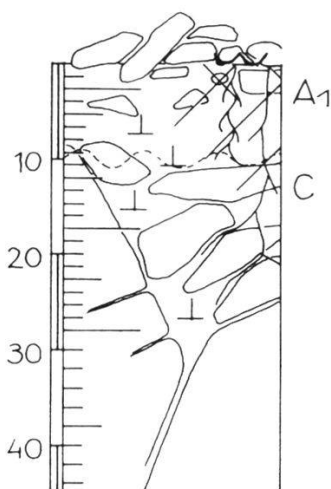
Legend to the profiles of fig. 44

	litière non décomposée (humus brut), lâche, superposée au sol minéral	non decomposed litter (raw humus), loose, super- imposed on the mineral soil
	matière organique moyennement transformée (moder), peu mélangée au sol minéral	moderately transformed organic matter (moder), little mixed with the mineral soil
	mélange de matière minérale et organique assez bien décomposée (mull), peu humeux (C < 2 %)	mixed mineral and organic matter, fairly well decomposed (mull), little humic (C < 2 %)
	mélange de matière minérale et organique assez bien décomposée (mull), assez humeux (C > 5 %)	mixed mineral and organic matter, fairly well decomposed (mull), fairly humic (C > 5 %)
	squelette (> 2 cm), pierres fraîches, non ou peu altérées chimiquement en surface	skeleton (> 2 cm), raw stones non or little altered chemically on surface
	squelette (> 2 cm), pierres altérées chimiquement en surface	skeleton (> 2 cm), stones chemically altered on surface
	roche-mère en cours d'altération physique (gravier et arène serpentiniques)	mother-rock in process of physical alteration (serpentine gravel and sand)
	brunification (libération de fer ou sesquioxydes) jugée d'après la couleur brune à rousse (p. 54)	brunification (liberation of iron or sesquioxides) judged by the ochre to reddish colour
	taches de rouille	rust spots
	racines vivantes	living roots
	limite d'horizon diffuse	diffuse horizon limit
	limite d'horizon irrégulière	irregular horizon limit
	texture sableuse de la terre fine (< 2 mm)	sand-textured fine earth (< 2 mm)
	texture limoneuse de la terre fine (< 2 mm)	silt-textured fine earth (< 2 mm)
	texture argileuse de la terre fine (< 2 mm)	clay-textured fine earth (< 2 mm)
	lentille de sable	sand lens
	lit de sable sous pierres	sand bed under stones
	dépôt argileux à la surface des pierres	clay deposit on stones

DESCRIPTION DES PROFILS DE SOLS SUR SERPENTINE ALPINE PRES DE DAVOS

1

1 LITHOSOL ALPIN (10 WJ)



2600 m, SWW, pente 50 %, sous l'arête
végétation d'éboulis de crêtes stables et secs (Ia)
recouvrement végétal 10 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 0:20:20:50 % en surface
altération faible : 1

A1 (0 - 10 cm)

couleur : brun-gris foncé à l'état humide
rare moder et mull près des plantes
pHA 7.3
squelette* 50 %, gravier et petits cailloux (très) abondants très
peu d'argile et de limon
pas de structure
limite inférieure diffuse, surtout granulométrique

C (> 10 cm)

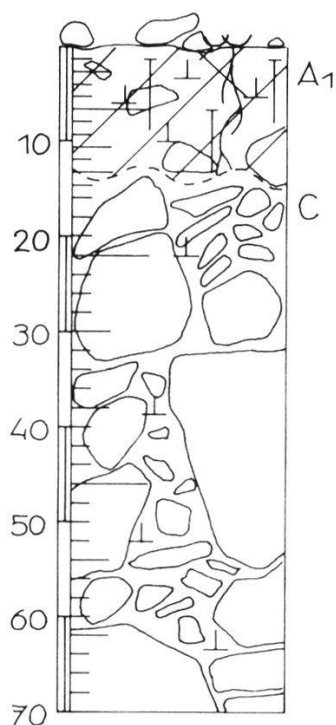
couleur : brun-gris foncé
squelette 90 %

Sol extrêmement perméable. Rochers dépassant altérés chimiquement, tout le matériau d'éboulis non.

*squelette : ici >2 cm (cf p. 54)

2

2 RANKER ALPIN (51 WJ)



2570 m, S, pente 10 %, replat dans un flanc
végétation de replats de gravier frais (Id)
recouvrement végétal 5 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 30:30:20:15 % en surface
altération moyenne : 2

A1 (0 - 14 cm)

couleur : brun à ocre à l'état humide
peu de matière organique, du type mull, C < 1. %
pHA 6.8
squelette 40 %
pas de structure

C (> 14 cm)

couleur : passage du brun au gris de haut en bas du profil
squelette 70 %, beaucoup de sable, puis de gravier en bas.

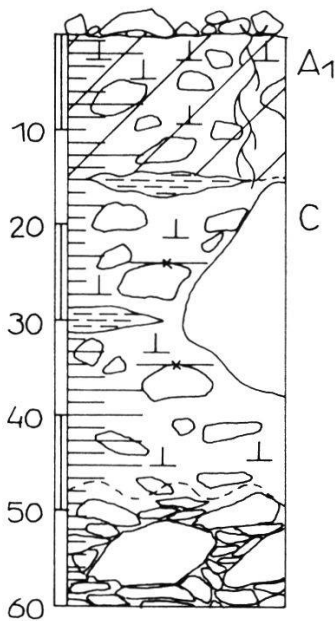
Avec coulées de gravier en surface.

Fig. 44

Description des profils de sols sur serpentine.
Description of the soil profiles on serpentine.

3

3 RANKER ALPIN (67 TS)



2490 m, SSE, pente 15 %, flanc d'un faible ensellement
végétation des combes à neige pouvant s'assécher (IIb)
recouvrement végétal 5 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 15:55:20:5 % en surface
altération moyenne : 2

A1 (0 - 15 cm)

couleur : brun-gris moyen à l'état humide
peu de matière organique, du type mull, C = .92 %, C/N = 26.
pHA 6.9 à 5 cm quasi neutre, 7.4 à 10 cm, mais étonnamment désaturé V = 38. % à 5 cm, 49. % à 10 cm
squelette 95 %, terre fine à proportions de
sable:limon:argile = 72:19:9 %
structure à tendance granuleuse

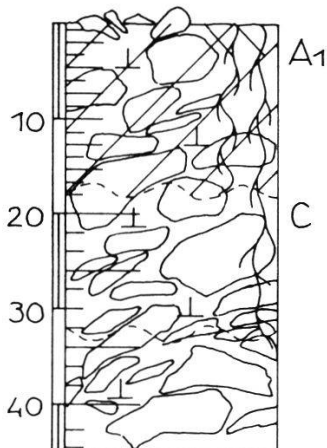
C (> 15 cm)

couleur : passage du brun-gris moyen au bleu-gris clair de la base
non altérée
pHA 7. à 7.3, irrégulier, selon les couches
dépôts à granulométrie différenciée : bancs de sable et vers 50 cm
lit de cailloux altérés chimiquement, avec limon très clair formant une couche dure
squelette 95 %

Ce profil a été creusé dans le barrage naturel qui retient le Totalpsee. Il est constitué de dépôts à granulométrie différenciée, tels bancs de sable, etc. Les pierres y sont d'autant moins érodées que plus petites. Des dépôts d'argile couronnent certaines pierres plus grosses.

4

4 RANKER ALPIN (84 WJ)



2610 m, crête
végétation : semi-gazon sur crête (IIIb)
recouvrement végétal 5 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 20:30:30:15 % en surface
altération nulle : 0

A1 (0 - 17 cm)

couleur : gris moyen à l'état humide
peu de matière organique du type mull, C ≈ 1.0 %
pHA 6.9
squelette 70 %, type de serpentine feuilletée, luisante, quelques
rares pierres de silice
pas de structure

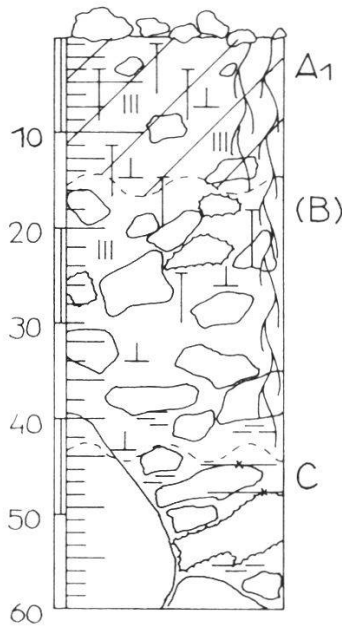
C (> 17 cm)

couleur : bleu-gris moyen
très mouillé en dessous de 30 cm
squelette 95 %, serpentine très feuilletée
(voisine d'une zone de contact vers silicates).

5

5 RANKER ALPIN BRUNIFIE (74 MT)

2440 m, SSE, pente 10 %, fond de vallée large
végétation : semi-gazon des replats en fond de vallée (IIIc)
recouvrement végétal 5 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 10:50:25:10 % en surface
altération moyenne : 2



A1 (0 - 15 cm)

couleur : brun chaud à l'état humide
peu de matière organique, du type mull, C = .80 %, C/N = 18.
neutre, pH_A = 7.0, mais étonnamment désaturé, V = 35 %
squelette 5 %, terre fine à proportions de
sable:limon:argile = 60:20:14 %
pierres à taches de rouille, s'altérant en matériau très fin
structure grumeleuse bonne au sommet
limite inférieure transitoire avec (B) par la couleur de la frac-
tion fine, limite claire par la granulométrie

(B) (15 - 43 cm)

couleur : brun-gris, passage en transition
légèrement plus acide que A1, pH_A = 6.8, moins désaturé, V = 60 %
squelette 50 %, pierres arrondies, s'altérant parfois en matériau
rouillé
structure à tendance granuleuse
lit de sable sous les pierres à la limite vers C
limite vers C surtout granulométrique

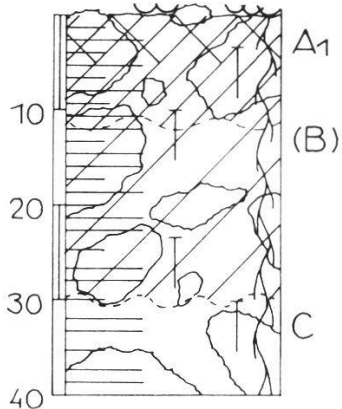
C (> 43 cm)

couleur : bleu; pH_A 6.8, V = 54 %
squelette 80 %, pierres en partie altérées, couronnées d'un dépôt
d'argile et reposant sur un lit de sable. Types de serpentine
mélangée, év. même avec ophicalcites (moraine ?). Squelette non
altéré plus en profondeur.

6

6 RANKER ALPIN BRUNIFIE (105 TE)

2450 m, SSE, pente 30 %, haut d'un flanc
végétation : landine herbeuse (Va)
recouvrement végétal 30 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 5:5:30:30 % en surface
altération forte : 4



A1 (0 - 11 cm)

couleur : brun sombre à l'état humide
passablement de matière organique bien incorporée, du type mull,
néanmoins un peu moins décomposée en surface,
C = 7. %, C/N = 13. %
pH_A = 6.1, saturation assez élevée V = 75 %
squelette 40 %, pierres à surface fortement altérée, terre fine à
proportions de sable:limon:argile = 38:39:23 %
structure grumeleuse-granuleuse

(B) (11 - 30 cm)

couleur : brun-ocre, passage en transition
squelette 40 %
structure granuleuse

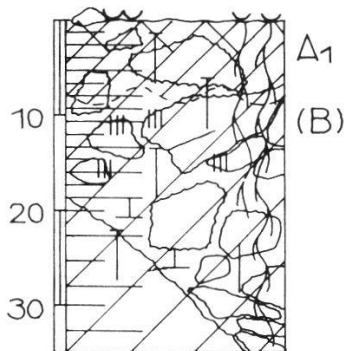
C (> 30 cm)

couleur : ocre
squelette 50 %

Profil en situation légèrement colluviale

7

7 RANKER ALPIN BRUNIFIE (125 TA)



2250 m, NE, pente 40 %, bord d'un replat
végétation : gazon graveleux un peu frais (VIIa)
recouvrement végétal 80 %, en petites terrasses
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 5:5:5:5 % en surface
altération assez forte : 3

A1 (0 - 8 cm)

couleur : brun moyen à l'état humide
passablement de matière organique du type mull, en partie moder,
C = 8.4, C/N = 16.
pHA = 5.8, saturation V : 50 %
squelette 40 %, terre fine à sable:limon:argile = 40:46:14 %
pierres à cassure très noire et à texture plus massive
structure grumeleuse à quasi pâteuse

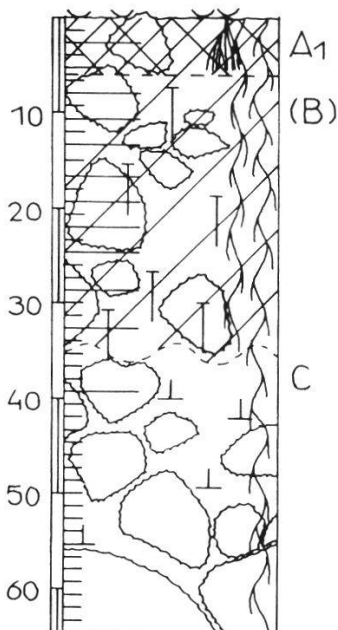
(B) (> 8 cm)

couleur : passe d'un brun moyen à un brun encore plus foncé, en
bas du profil quelque peu rougeâtre
passablement de matière organique C = 7.3 % à 10 cm, encore 2.4 %
à 35 cm, et C/N = 16. comme en A1
pHA = 5.9 à 10 cm, 6.7 à 35 cm, désaturation d'abord plus forte
qu'en A1, V = 41. % à 10 cm puis 63 % à 35 cm
squelette augmentant de 50 à 80 % vers le bas. Mélange de pierres
différentes, très friables, dont certaines se désagrègent en ar-
gile rouillée quand on les presse, de couleur jaune, ocre jusqu'à
rouge foncé

Profil dans une région avoisinant des ophicalcites vertes. Quoiqu'absentes du squelette de surface, elles semblent apparaître, altérées, dans l'horizon (B). La végétation trahit cette influence par la présence de *Sesleria coerulea*, *Galium anisophyllum* et *Pinguicula alpina* (cf p. 132).

8

8 RANKER ALPIN BRUNIFIE (133 MT)



2350 m, SSE, pente 15 %, bas de pente stable
végétation : gazon humeux nettement frais (VIIb)
recouvrement végétal 85 %
terre fine:gravier:cailloux:rochers = 10:0:5:0 % en surface
altération assez forte : 3

A1 (0 - 7 cm)

couleur : brun noirâtre à l'état humide
passablement de matière organique bien décomposée, du type mull,
en surface plutôt moder, C = 8.9 %, C/N = 11 %
pHA = 6.4, saturation V = 48 %
squelette 30 %, terre fine assez riche en argile à proportions de
sable:limon:argile = 43:32:25 %
structure grumeleuse bonne

(B) (7 - 35 cm)

couleur : brun virant à l'ocre foncé vers le bas
passablement de matière organique
pHA et saturation à peine en augmentation
squelette augmentant régulièrement vers le bas
structure grumeleuse

C (> 35 cm)

couleur : brun-gris de plus en plus gris
peu de matière organique, à 60 cm C = .52, C/N = 23.
à la base du profil creusé pHA = 6.9, saturation V = 63 %
squelette jusqu'à 70 %, bien drainé

Profil situé au pied du Totalphorn, à tendance colluviale par ce fait. Les pierres du squelette sont toutes du même type de serpentine massive, à surface de moins en moins altérée en descendant le long du profil, mais toujours très rondes.

teneurs conjointes en fer et argile élevées garantissent par ailleurs une bonne humification et le mull est la forme typique des sols brunifiés (DUCHAUFOR 1977:48,99,139). Discussion brunification/podzolisation p. 122sq.

L'attribut mésotrophe pour les sols serpentiniques alpins de Davos est nettement suggéré par la désaturation V entre 30 et 60 % (mesuré à pH 7), même pour les lithosols et même au vu des horizons inférieurs, en partie (B) où la saturation tend à augmenter, fig. 45, ainsi que par la faible acidification en surface, au plus jusqu'à $pH_C \gg 5$ (définitions selon DUCHAUFOR e.a. 1977:301). Notons que VERGER décrit sur serpentine en Val d'Aoste à l'étage alpin (1977: 137) des sols "très eutrophes", saturés; à l'étage montagnard sylvicole à climat plus sec (1982:60) des sols bruns méso- à eutrophes, à $V > 50$ %. A Davos, à l'étage sub-alpin, la tendance va vers des sols bruns acides, à V diminuant dans les horizons (B) (CAFLISCH 1974:tab.3). Il se peut que la pluviosité relativement élevée à Davos favorise la lixiviation, d'où une désaturation plus accentuée.

*

Enracinement. Il est loin de se limiter à l'horizon A1 : ce n'est pas rare de trouver encore à plus de 50 cm de profondeur des réseaux lâches de fines racines, d'ailleurs même sous des végétations très clairsemées et parfois surprenamment loin des plantes. Plus particulièrement, les colonisatrices des lieux instables du type *Silene Willdenowii*, *Minuartia verna* peuvent être véritablement ancrées par de très longues racines, assez élastiques. Quant aux graminoides, d'autant plus quand elles croissent seules, leurs racines sont remarquablement touffues et très importantes par rapport aux parties aériennes (la comparaison avec d'autres substrats provient d'innombrables plantes déterrées pour des cultures comparées). Cette proportion des parties souterraines/aériennes élevée est une caractéristique fréquemment observée sur les serpentines (voir p. 191 et 230). Elle semble même être génétiquement fixée, p.ex. chez *Silene Willdenowii* de Davos (SCHOOP et EGGER 1980:64).

*

Altération. Un aspect intéressant mais peu clair est le rapport entre le type d'altération des pierres et la morphologie du sol.

Les sols à serpentine "bleue" semblent résulter d'une désagrégation physique prépondérante liée à un état instable de la géomorphologie. Cela semble d'ailleurs souvent correspondre à un caractère plus phyllitique et plus inhomogène de la roche elle-même. Ces sols sont riches en gravier et fractions voisines, le plus souvent à cassure fraîche : tels les sols sur le flanc E du Totalhorn dont la base non encore stabilisée favorise l'érosion de toute la pente; tels aussi les flancs situés sous les arêtes de roche affleurante qui se désagrègent sous l'effet du gel et alimentent les éboulis.

Par contre les sols "roux" semblent surtout marqués par l'altération chimique, avec son cortège de couleurs de l'ocre au brun lié à la libération du fer. Ces sols sont souvent liés à une sorte de serpentine "noire" à texture plus massive et homogène et les pierres y sont souvent couvertes d'une croûte d'altération parfois très rugueuse, les divers minéraux s'altérant différenciellement (p. 117). Ce type d'altération a lieu avant tout là où pierres et roches, ne serait-ce que par leur taille, ont une assise plus ferme : c'est-à-dire sur le faite des arêtes de roche affleurante; au pied des éboulis exerçant comme une sélection sur la grandeur des pierres, les plus grosses s'accumulant en bas; dans les anciennes moraines latérales; dans bien des replats et en fond de vallée. La granulométrie est ici caractérisée par une fraction de terre fine et un squelette grossier abondant, aux dépens des graviers et petits cailloux. L'altération est discutée p. 113sq.

La distribution granulométrique en surface, indiquée dans l'en-tête des profils, peut s'écarter passablement de celle des horizons inférieurs. Ainsi p.ex. les éléments fins, s'ils ne sont pas retenus par une couverture végétale suffisante, ont tendance à migrer sous les pierres en situation colluviale, vraisemblablement surtout à la suite du travail du gel.

Indépendamment de l'état d'altération chimique superficielle des pierres en surface, tous les profils marquent une diminution de celle-ci vers une serpentine de plus en plus fraîche et "bleue", généralement au maximum sur 80 cm de profondeur. Ainsi le gradient de développement des sols qu'on distingue en surface a un correspondant fidèle à l'envers dans le profil des sols. Cela ressort également au niveau des teneurs chimiques, comme l'illustrent les graphiques des similitudes entre ces teneurs, à l'exemple d'une ranker brunifié, fig. 36-1 à 3 p. 75sq. Tout cela souligne en fait le caractère peu évolué des types de sols serpentiniques alpins. (L'altération et la pédogénèse des serpentines sont discutées p. 113sq.).

4.3.2 Profils pédochimiques

Comme il ressort des profils pédochimiques 3, 5, 8 de la fig. 45, dans les sols plus développés sur serpentine alpine à Davos (légende pédochimique annexe 1) :

- C N P K Ca Mg S T tendent à diminuer du haut en bas du profil, comme ils diminuent des sols développés en direction des sols bruts (fig. 33 p. 69 et fig. 36-1 à 3 p. 75sq);
- pH C/N Mg/Ca V tendent à augmenter du haut en bas du profil, comme ils augmentent des sols développés en direction des sols bruts.

Notons que le profil du ranker alpin brunifié 7 (relevé 125) trahit l'influence des proches opicalcites vertes et à veines de calcite par des teneurs plus élevées en Ca Mg S T (valeurs éventuellement surestimées pour des raisons méthodiques p. 44).

Ces distributions simples témoignent de la différenciation relativement discrète des horizons. Elles reflètent une accumulation biologique en surface, C N P K Ca étant soit absents soit en faibles quantités dans la roche serpentine. La capacité d'échange cationique T, qui se comporte comme C et N, y est sans doute surtout déterminée par la matière organique (cf p. 70).

pH. Les sols sur serpentine alpine sont tout au plus faiblement acides, pHA vaut entre 6 et 7.5, sauf s'il y a accumulation d'humus brut où il descend jusqu'à 4.5 (liens entre pHA et pH_C p. 41sq). Ainsi les sols bruts sont à peine moins basiques que sur carbonates : maximum sur serpentine pHA 7.65, sur carbonates 7.90. L'acidification qui accompagne le développement des sols comporte presque 2 unités de pH et reste comparable à celle qui accompagne la décarbonatation sur carbonates, alors que sur les autres matériaux non carbonatés le pH descend généralement très rapidement (FITZE 1982:81). Il semble que l'acidification des horizons encore largement minéraux soit due au pouvoir tampon de CO₂ (p. 41) et à la lixiviation préférentielle de Mg qui peut lui être liée (p. 118). La mobilité des cations est Na > K > Mg > Ca (DUCHAUFOR e.a. 1977:77). Il se peut que la nitrification joue également un rôle (p. 94). En fait, au-dessus de pH 5.5, le pH est pratiquement réglé par le système eau-CO₂. Le CO₂ de l'atmosphère du sol, d'origine essentiellement biologique, prend une influence prépondérante sur le pouvoir tampon et le pH du milieu. Le pH s'élève dans les horizons minéraux profonds là où précisément les ressources en CO₂ s'épuisent (DUCHAUFOR e.a. 1979:357,359). Ainsi STICHER e.a. 1986:286 mesurent un pHA de la roche serpentine moulue quelque peu supérieur à 8, alors que dans l'horizon d'altération B des étages subalpins et alpins sur serpentine à Davos, où les ions Mg sont lixiviés par les eaux de percolation, le pH CaCl₂ s'équilibre entre 5.3 et 5.5, c.-à-d. dans le domaine tampon de CO₂/HCO₃⁻. La capacité de neutralisation par les produits d'altération continuellement livrés est assez forte pour empêcher une acidification ultérieure même sous des humus bruts parfois très acides, comme à l'étage subalpin (cf STICHER 1978:3 et p. 116).

L'accumulation biologique, en particulier de Ca, dans les horizons supérieurs sur serpentine se retrouve presque dans tous les sols serpentiniques plus développés des zones froides et tempérées. Elle s'accompagne alors d'une améliora-

tion du rapport Ca/Mg (voir p.ex. PICHI 1948:35; BERRE e.a. 1974:138; CAFLISCH 1974:tab.3; KOENIGS e.a. 1982:5; RABENHORST e.a. 1982:611; VERGER 1982:61; STICHER e.a. 1986:282). Plus généralement les mull, forme d'humus de ces sols plus développés sur serpentine, sont connus comme ayant des cycles biologiques efficaces et caractérisés par une forte activité biologique, avec mobilisation des cations. Celle-ci conduit entre autres pour le Ca à un enrichissement marqué des horizons humifères de surface lorsque le matériau de départ est pauvre en ces éléments, suggérant une évolution convergente des humus (p. 89) et cela par

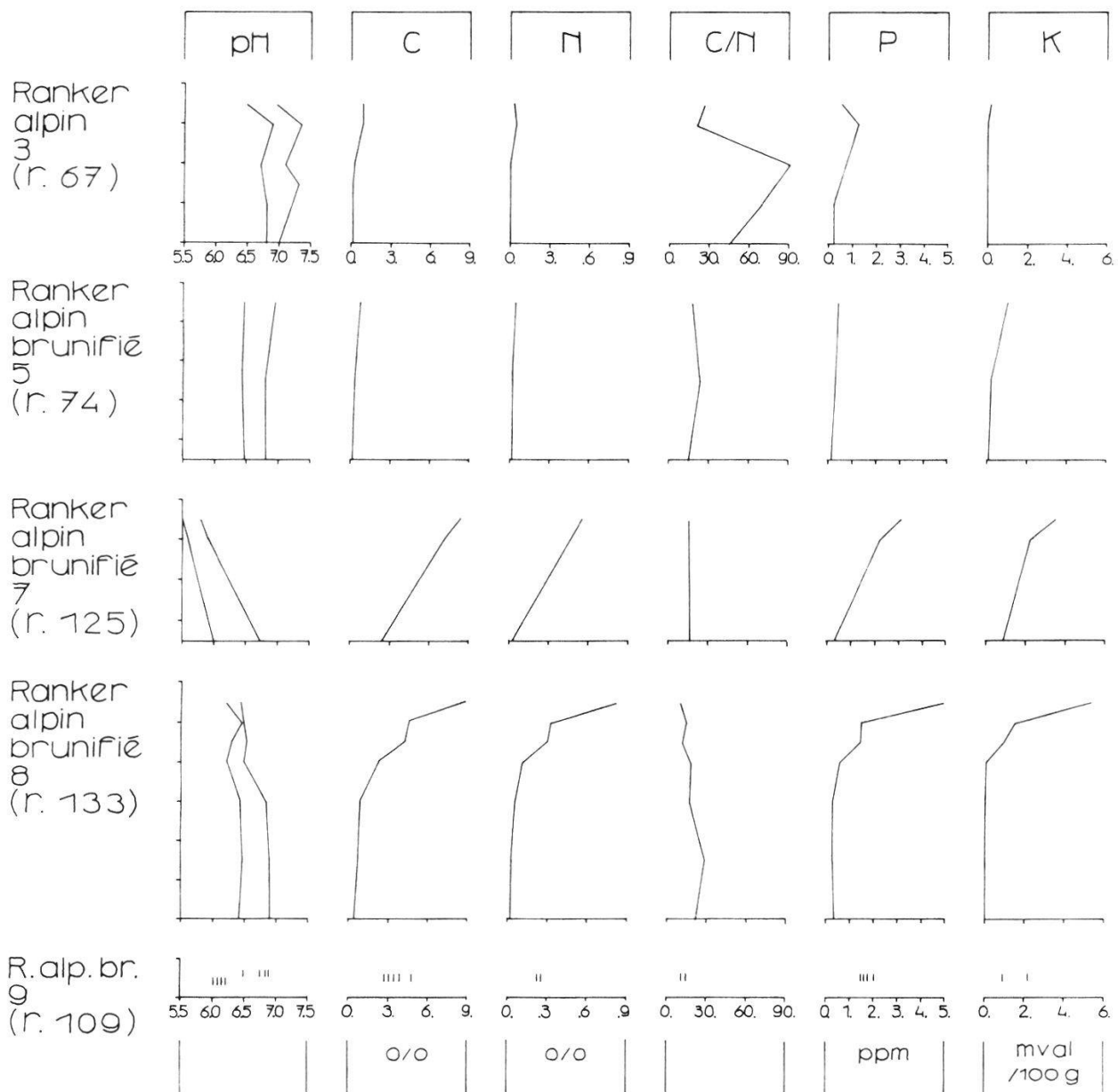


Fig. 45

Profils pédochimiques de ranker sur serpentine (légende pédochimique annexe 1). Les no sont ceux des profils décrits p. 98sq et entre parenthèse ceux des relevés de végétation (cf p. 128).

No 7 est influencé par des ophicalcites (voir texte)

No 9 résume 6 échantillons d'un même sol (voir p. 45).

effet indirect : dans les mull les complexes originaires des litières sont rapidement insolubilisés, mais sous formes plus ou moins facilement biodégradables qui libèrent Ca sous forme échangeable à un rythme élevé; le cycle du Mg serait semblable à celui du Ca, mais plus rapide encore et Mg plus mobile (DUCHAUFOR e.a. 1977:97).

Profils pédochimiques ultérieurs sur serpentine des zones froides à tempérées chez BIRSE 1982:144; DUVIGNEAUD 1966:304; JUCHLER 1988; KRAPPENBAUER 1967:214; MENEZES 1969:123sq; RAGG e.a. 1964:127; WILSON e.a. 1978:184.

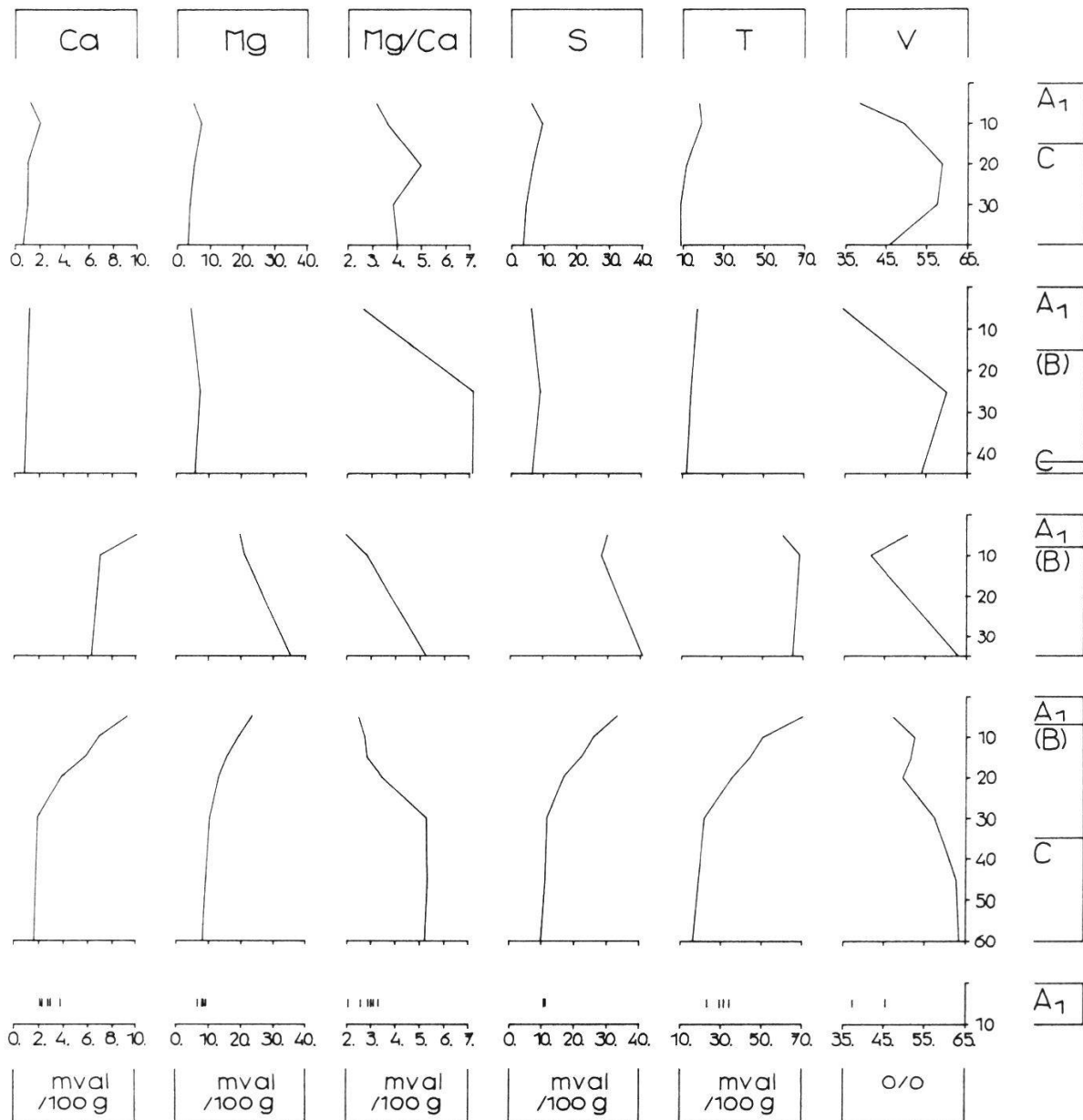


Fig. 45

Pedomorphological profiles of rankers on serpentine (pedomorphological legend annex 1).

The numbers refer to the profiles described p. 98sq, those in brackets to the vegetation relevés (see p. 128).

No 7 is influenced by opicalcites (see text).

No 9 sums up 6 samples of the same soil (see p. 45).

4.4 Granulométrie et texture

4.4.1 Types de texture

Les textures de la terre fine de l'horizon supérieur de la trentaine de sols serpentiniques étudiés, bien drainés, témoignent d'une diversification remarquable, en gros le long de la progression des sols bruts à développés. Ces sols s'avèrent généralement pauvres en argiles et bien définis par les sables, de texture principalement équilibrée.

*

Les courbes cumulatives de la fig. 46, des types sable à limon sableux, ont été résumées en 5 groupes principalement sur la base de leur teneur en sable, puis en limon, ainsi que sur la base des données de station. Des groupes 1 à 5 les sols passent du brut au développé, tant au niveau du sol lui-même que de la végétation :

- le sable y diminue de 85 % à 25 % ;
- le limon y augmente de 10 % à 25 %;
- l'argile, de 5 % à 25 %, demeure modeste.

Les sols qui contiennent le plus d'argile sont en situation à tendance colluviale. Quant au sol qui a le plus grand hiatus entre les valeurs <20 μ obtenues par sédimentation et >50 μ obtenues par tamisage (voir discussion p. 55), son horizon supérieur a un aspect tourbeux, sous un gazon à *Trichophorum caespitosum* (relevé 100 [X] fig. 47-1, avec 29.4 % de matière organique).

*

Selon la classification des textures USDA (fig. 47-2,3) ces sols serpentiniques se répartissent entre (groupes 1 à 5 de la fig. 46) :

- texture sableuse : lithosols à ranker ; végétation I à III; groupe 1
- texture équilibrée : ranker à r. brunifiés; vég. III à VII ; groupes 2 3 4
- texture limoneuse : ranker brunifiés ; végétation VII ; groupe 5

Fig. 46

Courbes cumulatives des textures des sols de serpentine, résumées en 5 groupes, des sols bruts et sableux à développés et limoneux. Les courbes des diagrammes 1 et 2 à texture sableuse correspondent à des sols allant des lithosols alpins aux ranker alpins; les courbes à texture équilibrée des diagrammes 3 à 6 à des ranker alpins brunifiés. (Valeurs rapportées à la terre minérale, calcinée, non décarbonatée, séchée à 105°C, horizon 0-5cm.)

Cumulative texture graphs of serpentine soils, summed up in 5 groups from rough and sandy soils to developed and silty soils. The sandy texture curves from diagram 1 and 2 correspond to soils ranging from alpine lithosols to alpine ranker; the equilibrated texture curves from diagram 3 to 5 correspond to alpine brunified ranker. (Values reported to mineral fine earth, calcinated but not decarbonated, dried at 105°C, horizon 0-5cm.)

S : sand content

F' : fineness coefficient (0 sand; 100 clay)

V : vegetation units (fig. 53 p. 128sq)

A : weathering degree (0 null; 4 strong)

Abscissa : diameter of the granulometric fractions (log!).

Ordinate : participation of the fractions in %.

Diagram 3 : the arrows show the correlation brought on by using the density of augite instead of quartz (p. 55).

Diagram 6 : designation of the curves according SCHEFFER e.a. 1970:19,21, adapted from the German classification.

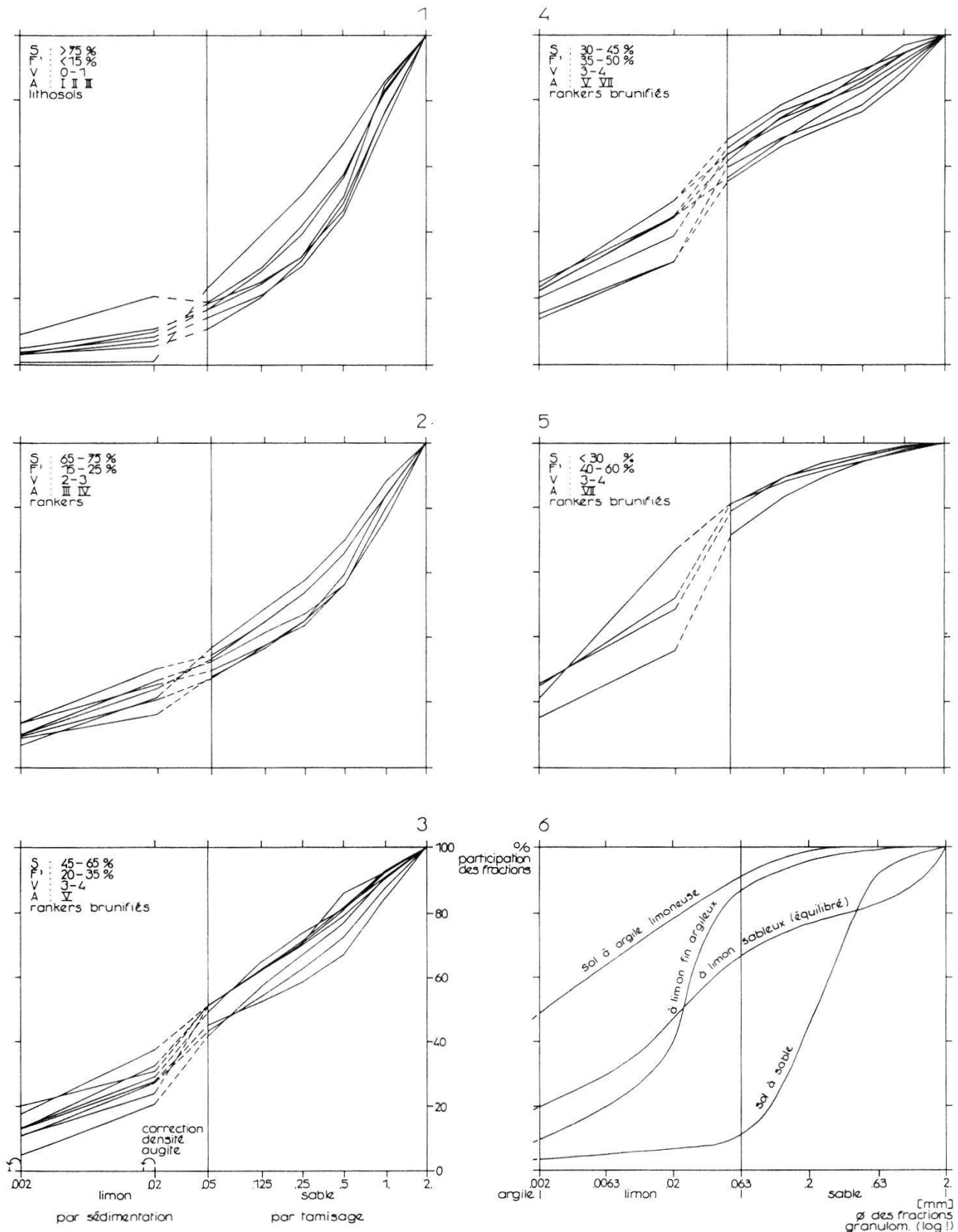


Fig. 46 (voir ci-contre)

S : teneur en sable

F' : coefficient de finesse (0 sable; 100 argile)

V : unités de végétation (p. 130)

A : degré d'altération du squelette (0 nulle; 4 forte)

Diagramme 3 : les flèches indiquent la correction amenée par l'emploi de la densité de l'augite à la place du quartz (p. 55).

Diagramme 6 : dénomination des courbes selon SCHEFFER e.a. 1970:19,21, adapté de la classification allemande.

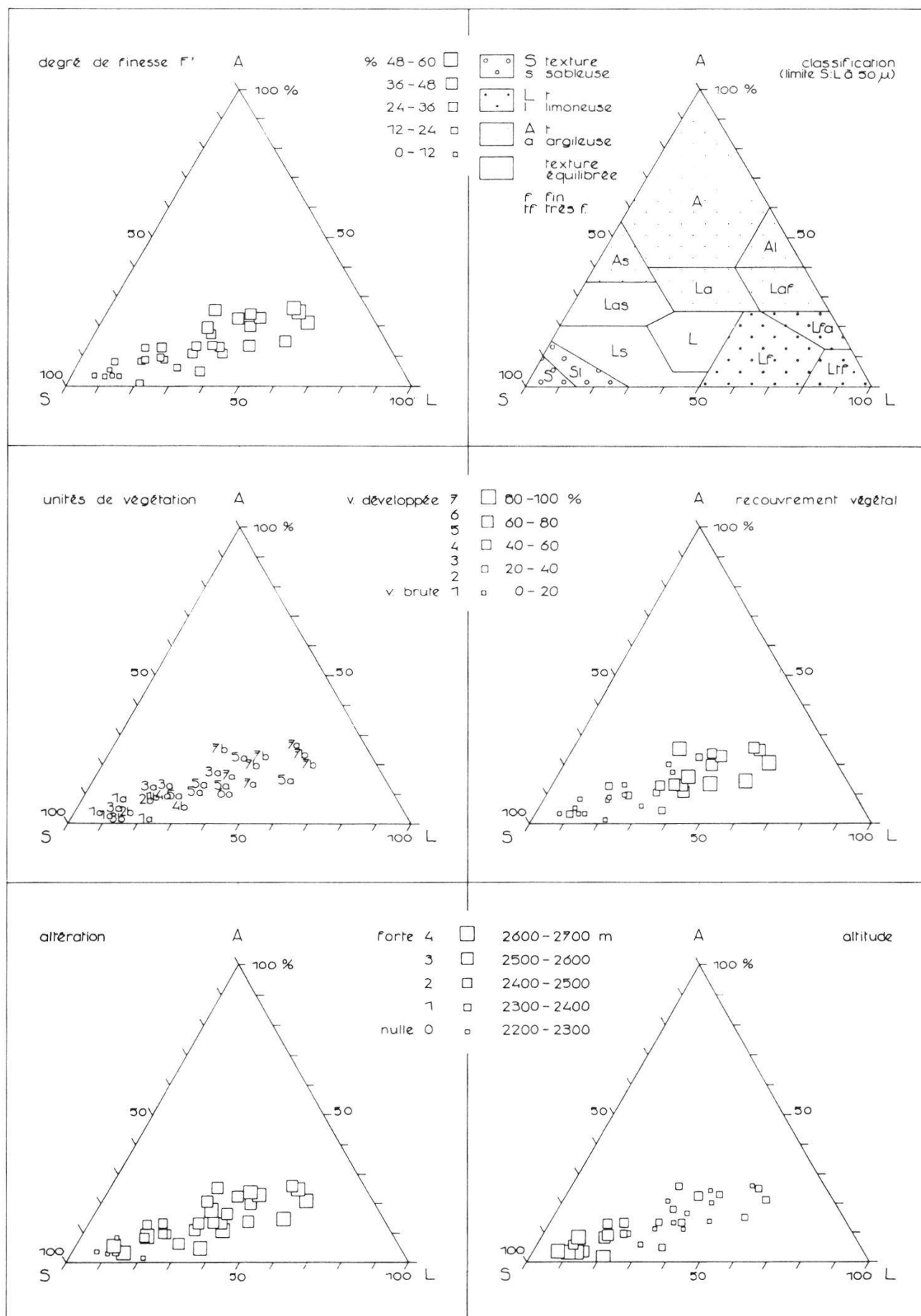


Fig. 47

Corrélations entre texture des sols et variables stationnelles sur serpentinite à Davos (légende pédochimique annexe 1).

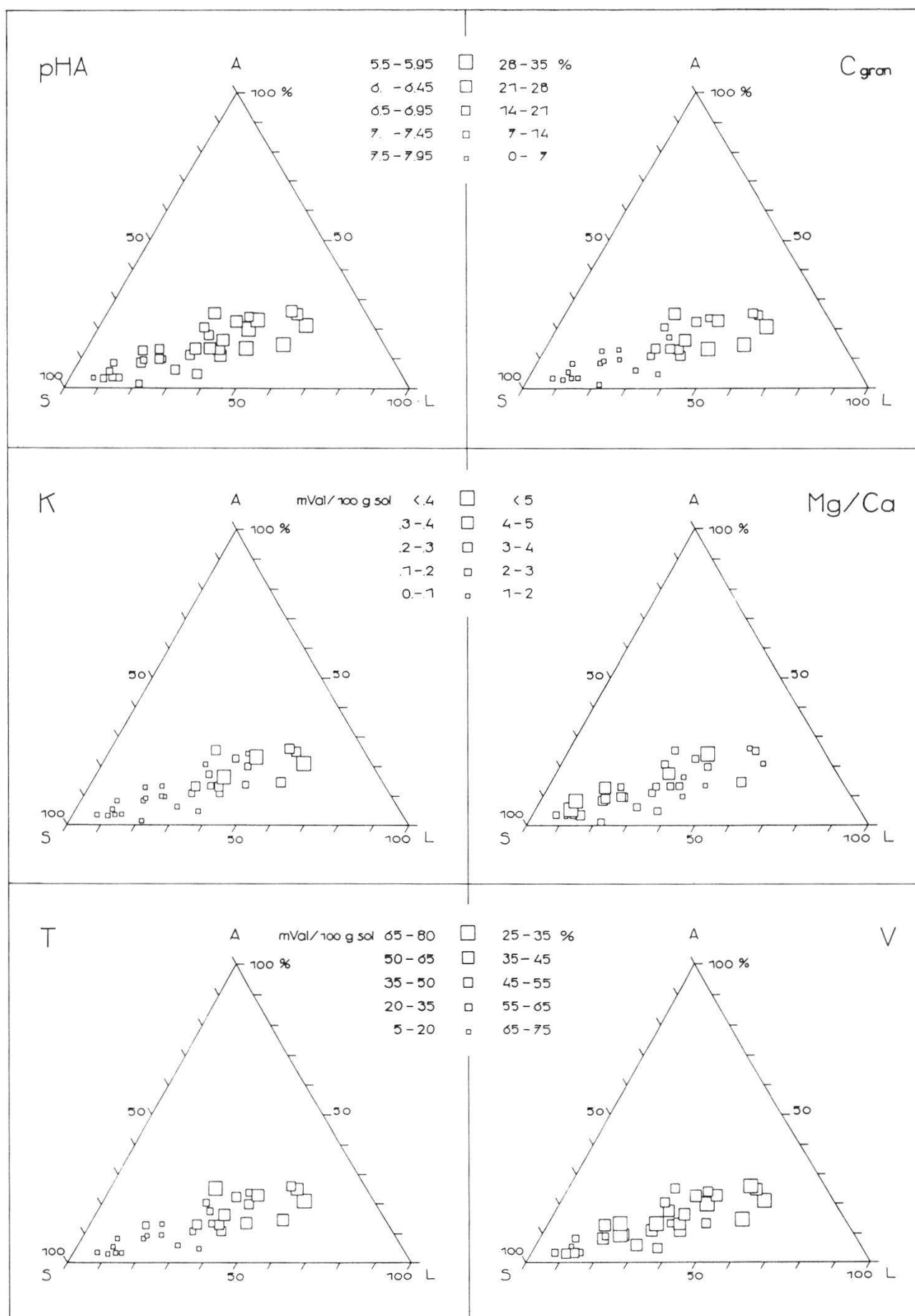


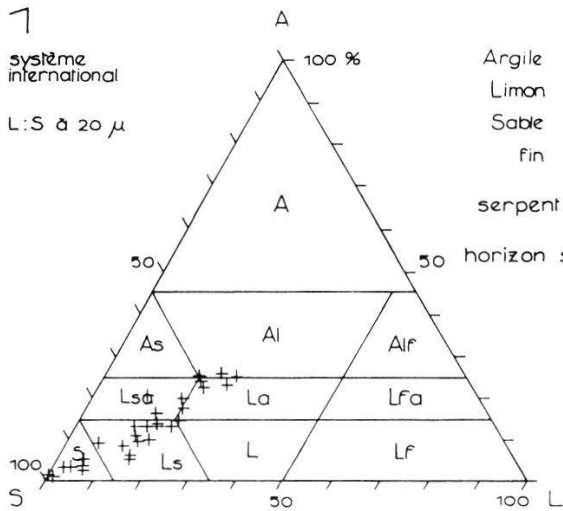
Fig. 47

Correlations between soil texture and habitat variables on serpentine in Davos (pedochemical legend annex 1).

1

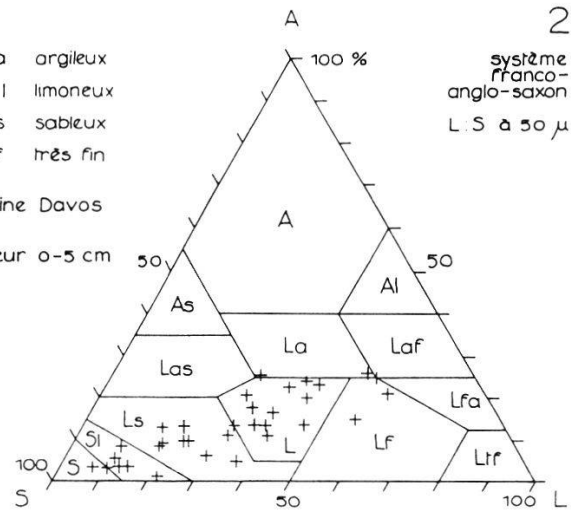
système international

L:S à 20 μ



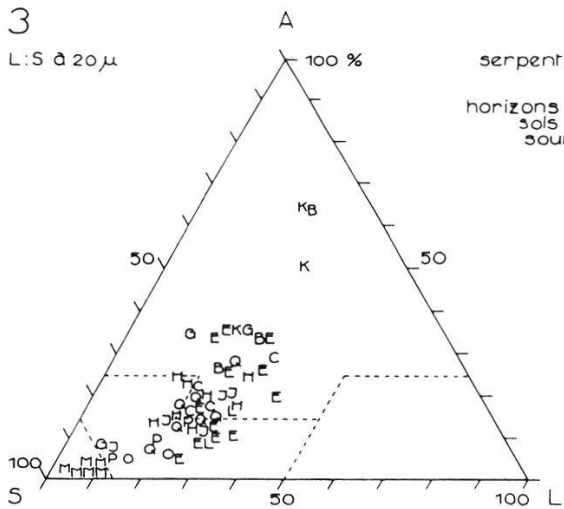
2

système franco-anglo-saxon
L:S à 50 μ



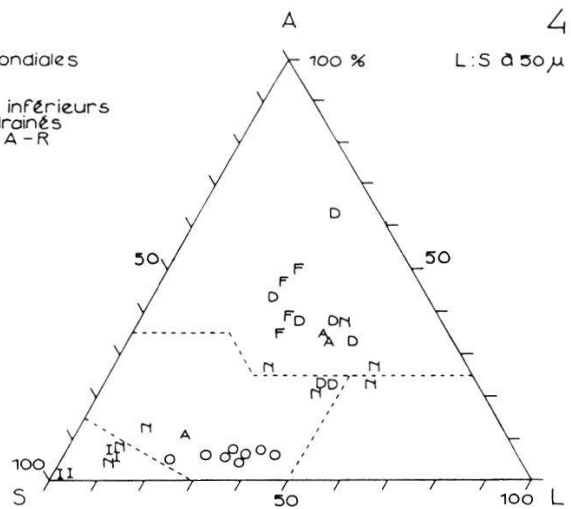
3

L:S à 20 μ



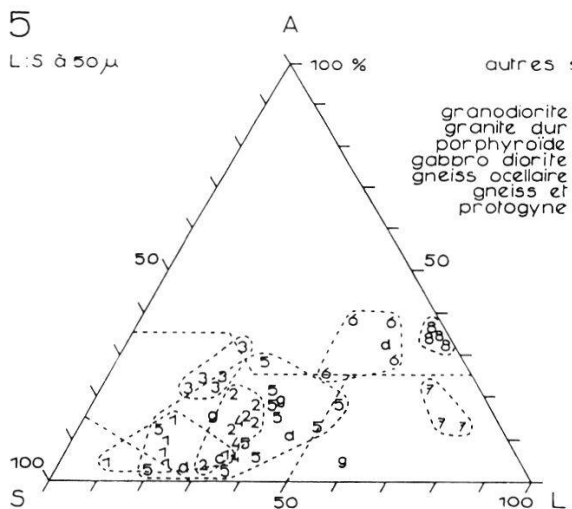
4

L:S à 50 μ



5

L:S à 50 μ



6

L:S à 63 μ

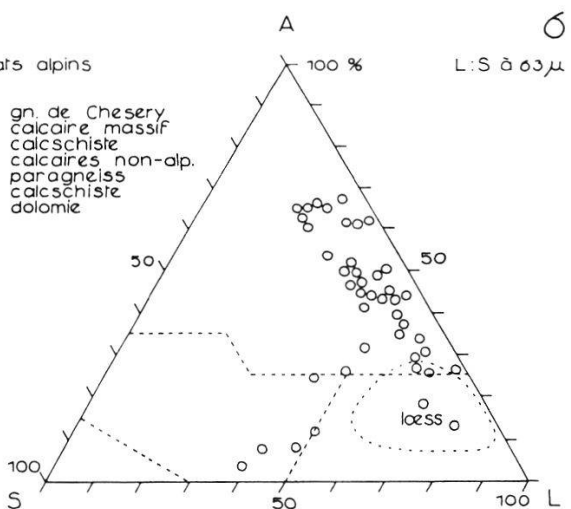


Fig. 48

Triangles des textures de la terre fine des sols (<2mm) : comparaisons.

- 1 Distribution des sols de serpentine de Davos selon le système de classification international, selon STEUBING 1965:123 : limite limon-sable à 20 μ , c.-à-d. limon estimé par sédimentation.
- 2 Distribution des sols de serpentine de Davos selon le système de classification USDA, franco-anglosaxon, selon DUCHAUFOUR e.a. 1979:231 : limite limon-sable à 50 μ , c.-à-d. limon défini indirectement par tamisage, système retenu pour la fig. 47. Une part de la différence entre les deux distributions peut être due au hiatus entre tamisage et sédimentation, cf p. 55.
- 3, 4 Textures des sols (bien drainés) de quelques serpentines mondiales, de divers horizons. Sources A-Q ci-dessous.
- 5 Texture des sols alpins (bien drainés, horizon A1) de divers substrats géologiques. 1 2 3 5 6 selon ROBERT e.a. 1981:324; 2 4 7 8 selon BARTOLI e.a. 1979:84, versants sud; g c d de Davos.
- 6 Texture des sols (allemands) les plus fréquents sur calcaires et à loess, selon SCHEFFER e.a. 1977:21.

Soil texture diagrams of the fine earth (<2mm)

- 1 Distribution of serpentine soils from Davos according to the international classification system, STEUBING 1965:123 : silt-sand limit at 20 μ , silt estimated by sedimentation.
 - 2 Distribution of serpentine soils from Davos according to the USDA system, DUCHAUFOUR e.a. 1979:231 : silt-sand limit at 50 μ , silt indirectly determined by wet sifting, retained for fig. 47. Part of the differences between the two distributions may be due to a gap between sifting and sedimentation.
 - 3, 4 Textures of the (well drained) soils from some world-wide serpentines, of different horizons. Sources A-Q see below.
 - 5 Textures of some alpine soils (well drained, A1 horizons), from different geological substrata. 1 2 3 5 6 according to ROBERT e.a. 1981:324; 2 4 7 8 to BARTOLI e.a. 1979:84, south slopes; g c d from Davos.
- Texture of wide-spread (German) soils on limestones and on loess, according to SCHEFFER e.a. 1977:21.

auteurs	région	serpentin(it)e	sol	végétation
A BERRE e.a. 1974:138	Limousin	antigorite etc	s. bruns eutrophes	landes herbeuses
B BIRREL e.a. 1945:73	N. Calédonie		s. latéritique	buissons
C COOMBE e.a. 1956a:232,236	Cornouailles	lizardite	ranker brunifiés	landes
D DUVIGNEAUD 1966:282	Limousin		(s. bruns)	landes herbeuses
E GUITIAN e.a. 1980:411sq	Espagne		(s. bruns)	pins + buissons
F KOENIGS e.a. 1982a:5	Californie		(s. bruns)	cypres, buissons
G KRAPPENBAUER 1967:213	Bohème		(ranker)	pins
H MENEZES 1969:123	Espagne	lherzolite	(ranker)	prairie, buissons
I RAGG e.a. 1964:127	Rhum	péridotite	ranker, s.brun	landine, gazon
J RITTER 1963:115	Bosnie		lithosols	(pins noirs ?)
R ROBERTS 1980:235	Terre Neuve		lithosol	forêt clairsemée
K ROBINSON e.a. 1935:9	Cuba	(+diorite ?)	s. latéritiques	(cultivé), pins
L RUNE 1953:115	Suède N		(lithosols-ranker)	semi-gazons
M SAROSIEK 1964:14	Silésie		-	-
N STICHER 78:240;ea 86:282	Davos	augite	s. brun (acide)	pins de m.+bruyères
O VERGER 1979:134; 1982:63	Aoste	serpentinite	lithosols, s.brun	gazons alp, pins sy.
P WERGER e.a. 1978:81	Rhodésie	+ pyroxénite	s. squelettiques ?	savanne, prairie
Q WILSON e.a. 1978:184	Ecosse	lizar. + chrys.	s. bruns de forêt	landes

eutr. = eutrophes m. = montagne sy. = sylvestre chrys. = chrysotile

L'alignement des points qui symbolisent les sols de serpentine sur les triangles des textures est notable. Il ne s'écarte que de quelques 15° de l'axe des sables. Aussi la teneur en sable différencie-t-elle excellemment les sols les uns des autres. Cela ressort déjà des courbes cumulatives. La même chose vaut également pour le coefficient de finesse F' (défini p. 56), qui n'est autre qu'une projection des points sur le côté du triangle des sables aux argiles, côté qui forme un angle de 45° avec l'alignement des points, fig. 71-1. Finesse et sable sont en excellent rapport. Tout en différenciant bien les sols les uns des autres, F' a l'avantage de donner une idée de la teneur en argile, ici pauvreté en argile : F' ne dépasse pas 53. Aussi F' a-t-il été employé pour résumer la granulométrie de la terre fine en une seule valeur dans les calculs des similitudes, fig. 36-4,5,9, et des moyennes des valeurs stationnelles p. 140.

*

Le rapport entre la texture de la terre fine et la pierrosité n'est pas évident (comparer squelette superficiel p. 138 et F' p. 140) : la finesse de la texture corrèle surtout directement avec l'importance de la couverture végétale et son apport de matière organique; avec l'abondance de la terre fine dans les horizons superficiels; ainsi qu'avec une tendance géomorphologique colluviale (ou du moins stable sans exports). C'est d'ailleurs ce caractère colluvial qui favorise principalement les précédents et garantit un développement prononcé du sol.

4.4.2 Corrélations entre texture et variables stationnelles

La confrontation des textures avec les variables stationnelles livre des résultats qui corroborent ceux des analyses des correspondances, fig. 36-4,5,9 p. 76sq. Les sols s'articulent le long du développement des stations (légende pédochimique et stationnelle annexe 1) :

- en gros correspondances avec les unités de végétation décrites indépendamment fig. 47-3;
- bonnes correspondances avec $\text{rec alt C N Ca Mg K T}$ qui augmentent avec la finesse de la texture; ainsi qu'avec hau et pH qui décroissent avec l'augmentation de cette finesse;
- corrélation lâches avec Mg/Ca , assez quelconque avec V Nm P ;
- ni pente ni exposition ne sont liées à une texture particulière.

En résumé on peut décrire 2 groupes :

- textures sableuses à limoneuses-sableuses : typiques des sols peu évolués, lithosols à ranker alpins, à maigre végétation, unités I à IV; des sols à structure nulle (particulaire) ou médiocre, les rendant sensibles à l'érosion et au lessivage; à teneurs faibles en éléments nutritifs; fig. 46-1,2;
- textures équilibrées à limoneuses-fines : typiques des sols plus développés, ranker alpins brunifiés, protégés par une certaine couverture végétale, unités II à VII; à structure convenable; à meilleure disponibilité en éléments nutritifs; fig. 46-3,4,5.

4.4.3 Granulométrie : discussion

Les textures des horizons supérieurs des sols serpentiniques alpins de Davos s'inscrivent parfaitement parmi celles des sols serpentiniques mondiaux (ne sont considérés ici que les sols bien drainés). Notons que les profils des sols, inclus dans les fig. 48-3,4, s'insèrent dans la même distribution, leur texture rejoignant d'autant plus les sables que les horizons s'approchent de C. Ce fait est sans doute indirectement lié au type d'altération de la serpentine. Les sols les plus développés de Davos, alpins, révèlent ainsi des textures comparables p.ex. à celles de sols brunifiés et bruns sous landes secondaires de Cornouailles et d'Ecosse, fig. 48-3.

On peut entrevoir une certaine tendance des sols serpentiniques à évoluer en gros vers S=L=A sous les climats tempérés, p.ex. sols bruns sous forêts de pins; puis à s'argiliser sous climats chauds humides, sols ferrallitiques (latéritiques) et anciens, fig. 48-3,4.

Si l'on se réfère aux sols alpins sur d'autres roches-mères discutés par ROBERT e.a. 1981:324 et BARTOLI e.a. 1979:84, les textures sur serpentine s'inscrivent le mieux parmi celles sur silicates, d'une part du type massif tel granite et diorite, d'autre part du type gneiss dont elles recouvrent largement le spectre, fig. 48-5. Il se peut que la texture du sol soit tributaire de la "texture" de la roche serpentine de départ : la diversité de la roche-mère observée à Davos, allant du massif au feuilleté, est ainsi peut-être en lien avec la diversité pour le moins surprenante, des textures trouvées dans les sols.

Par contre les textures sur serpentine tendent à différer de celles sur roches carbonatées ou fortement schistées en ce qu'elles ne contiennent jamais autant de limons, fig. 48-5,6. Bien qu'à Davos les textures de 7 sols voisins sous pelouse, analysés simultanément, fig. 48-5, sur gneiss, calcschiste et dolomie, soient en gros du même type que sur serpentine.

ROBERT e.a. 1981:325 insistent sur l'altération intense des roches cristallines en milieu alpin. Il y a à la fois dissolution, disjonction des grains et argilification (gels) concomittante; la disjonction des grains ayant lieu dans les horizons profonds (arénisation), la formation d'argile dans les horizons les plus superficiels. C'est ce qui explique la granulométrie extrêmement variée à cet étage et en particulier la présence d'argile dans ces sols, alors que les roches cristallines ne contiennent en principe pas d'argile granulométrique.

La composition minéralogique varie selon les fractions granulométriques en fonction surtout de la grosseur de départ et de la rapidité d'altération spécifiques des minéraux (cf p. 115sq). C'est ce que STICHER e.a. 1986:285 décrivent à l'exemple de l'horizon B d'altération d'un sol brun acide subalpin de Davos sur serpentine-augite, sous forêt de pins (à texture limoneuse-argileuse) :

- les sables rassemblent des grains de serpentine le plus souvent non altérée (chrysotile et lizardite) et un peu d'augite;
- les limons de l'augite;
- les argiles des fibres singulières des minéraux serpentine chrysotile et lizardite et un peu de grenat. Il n'y a pas de néoformation d'argiles.

4.5 Altération et pédogénèse sur serpentine : discussion

L'altération et la pédogénèse sur serpentine restent encore peu étudiées. Les serpentines sont pour la plupart logées dans des régions montagneuses où elles forment souvent des monts et des arêtes aux larges flancs raides. Elles ont une tendance plus ou moins générale à former des sols squelettiques et superficiels. Aussi les hypothèses les plus variées ont-elles été émises pour expliquer la pauvreté en terre fine.

A Davos la fraction grossière peut être constituée principalement de gros blocs, ou alors s'enrichir de toute la gamme granulométrique, jusqu'à former des étendues de gravier. Pratiquement la serpentine comprend déjà dans les fractions grossières les désagréations et délitations les plus divergentes; elle livre, parmi les sols bruts qui sont les plus répandus, des sols gris-bleu clair jusqu'à gris-noir, ou alors, sous l'effet de la libération de fer plus ou moins intense, des sols allant de l'ocre clair au brun sombre (voir description p. 102). Quant à la texture de la seule fraction fine, <2 mm, bien différenciée dans le domaine limoneux-sableux, fig. 48-3,4, elle correspond à une texture largement équilibrée, si ce n'est sableuse pour les sols bruts, généralement pauvre en argiles (bien qu'en quantité suffisante pour permettre la brunification p. 95).

4.5.1 Résistance à l'altération

Dans sa récente monographie géobotanique sur les serpentines BROOKS 1987:18 dit encore qu'il ne semble guère y avoir de consensus au sujet de la résistance à l'altération des roches ultramafiques.

D'une part les serpentologues classiques (PICHI 1948:29; COOMBE e.a. 1956b: 613; KRAUSE 1958:764, etc. et BERGER 1921:5,6) déduisent plus ou moins ouvertement à partir des sols squelettiques, une forte résistance à l'altération; ou encore (RITTER 1956; DUVIGNEAUD 1966:273, etc.) une prédominance de la désintégration physique et mécanique sur l'altération chimique.

D'autre part, la géologie enseigne que les minéraux des roches serpentines (voir p. 32), considérés comme des édifices fragiles, s'altèrent plutôt aisément. Dans les séquences d'altération de la fig. 49, se basant sur la résistance à la dissolution en présence d'eau pure de la fraction fine ou colloïde, pour des particules de taille comparable, les minéraux mafiques primaires c.-à-d. provenant des roches, tels les minéraux olivine, augite, pyroxène, comptent parmi les moins résistants. Certes, clairement plus que le gypse et la calcite, mais moins que tous les minéraux magmatiques, y compris les micas et tous les minéraux argileux secondaires c.-à-d. néoformés. Le minéral serpentine est différent, plus résistant, voir ci-dessous.

La résistance à l'altération n'est que vaguement corrélée à la dureté du minéral, contrairement à ce qui est parfois affirmé. La résistance augmente d'une part avec la complication de la structure même des silicates, depuis les néso = ortho-silicates en îlots, ino- en chaînes et bandes, phyllo- en couches, jusqu'aux tecto-silicates à structure spatiale, c.-à-d. augmente avec la condensa-

		séquences d'altération (résistance croissante) minéraux		dureté (échelle de Mohs)	charge négative par feuillet (phyllo-silic.)	CEC mval/100g	surface spécif. m ² /g	grandeur des particules	constitution chimique	typé de silicate Si:Me (cf p. 114)	structure
		magnet.	colloïd.								
minéraux silicatés primaires	quartz	22	6	7		1-4		moy-gros	SiO ₂	tecto-	(spatiale)
	feldspath	11-16	5	6		5		20-200	(K,Na,Ca)Al Si ₃ O ₈	tecto-	
	amphibole	6	3	5-6				20-200	Ca ₂ (Mg,Fe,Al) ₅ (Si ₄ O ₁₁) ₂ (OH) ₂	ino-	(chaînes, bandes)
	pyroxènes	5		5						ino-	
	enstatite			5-6						ino-	
	augite	5	3	5		12*		moy.	Mg ₂ Si ₂ O ₆	ino-	
	olivine	2	3	6					(Ca,Mg,Fe,Al) ₂ Si ₂ O ₆	néso-	(=ortho, îlots)
	grenat	13		6-7				<2-10	(Mg,Fe) ₃ (Fe,Al) ₂ (Si ₄ O ₄) ₃	néso-	
minéraux argileux = phyllo-silicates	chlorite Mg	p	4	1-2	variable	10-40		m-g	Mg ₁₂ (Si ₄ O ₁₀) ₂ (OH) ₁₆	phyllo-	(couches)
	chlorite Al	ps	4	1-2	variable	10-40			Al ₁₈ (Si ₄ O ₁₀) ₂ (OH) ₁₆	2:1:1	lamelles
p:	micas (illites)	s	4-7	2-3	1-4	20-50	100	<2	K ₂ (Mg,Fe,Al) ₆ (AlSi ₃ O ₁₀) ₂ (OH) ₄	2:1	lamelles
	vermiculite	s	8	1-2	.6-.9	100-200	750	2-2000	8H ₂ O Mg ₂ (Al,Fe) AlSi ₃ O ₁₀ (OH) ₂	2:1	petites lamelles
s:	smectites	s						fin		2:1	petites lamelles
	nontronite	s	4	1	.2-.6				(Fe,Al,Mg) AlSi ₃ O ₁₀ (OH) ₂	2:1	lamelles-fibres
secondaires	bédellite	s		1	.6	40-60			Al ₂ Me(I) AlSi ₃ O ₁₀ (OH) ₂	2:1	lamelles
	montmorillonit.	s	9	1	.2-.6	50-150			(Al,Mg)Me(I) Si ₄ O ₁₀ (OH) ₂	2:1	petites lamelles
(=clay minerals)	talc	ps		1	0	4	11-42		Mg ₆ (Si ₄ O ₁₀) ₂ (OH) ₄	2:1	lamelles
	halloysite	s	10		0	5-10		fin	4H ₂ O Al ₄ Si ₄ O ₁₀ (OH) ₈	1:1	tubes, sphères, lam.
	kaolinite	s		1	0	3-15	25-76	m-g	Al ₄ Si ₄ O ₁₀ (OH) ₈	1:1	petites lamelles
	serpentine	p		3-4	0	~0			Mg ₆ Si ₄ O ₁₀ (OH) ₈	1:1	bâtonnets-fibres
	chrysotile	p							"	1:1	lamelles
	lizardite	p							"	1:1	lamelles
	antigorite	p							"	1:1	lamelles
carbonates et sulfates	calcite		2	3					CaCO ₃		
	dolomite		2	3-4					Ca,Mg(CO ₃) ₂		
	magnésite			4					MgCO ₃		
	sidérite			4					FeCO ₃		
	gypse		1	2					CaSO ₄ .2H ₂ O		
oxydes et hydroxydes	brucite							<2	Mg(OH) ₂	m : moyen g : gros 1 BACH 1976:8-26,53,60,230 2 DUCHAUFOR e.a. 1977:341; 1979:43-52,230 3 GRAUBNER 1980 4 IBERG 1954:69 5 SCHEFFER e.a. 1976:33-41,87 6 STICHER 1978:241, *oral 7 STOTSKY 1966:832	
	corindon		13	9					Al ₂ O ₃		
	gibbsite(bauxite)		11						Al(OH) ₃		
	hématite		12	6					Fe ₂ O ₃		
	magnétite		12	5					Fe ₃ O ₄		
	goethite		12						FeOOH		
	limonite		12	1					FeOH		
	illémenite		13	4-7					FeTiO ₃		
	rutile, anatas		20	5-6					TiO ₂		
allophanes						450			Al ₂ Si ₁₀ .5H ₂ O		
partic.org.(min.arg.amorphes)					400	800-1000					
humus(acid.+complexes humiq.)					260-370	700					
sources		1	1	1,3	2,5	1,2,4-6	7	2,6	1,2	1	1

Fig. 49

Propriétés physico-chimiques des minéraux primaires et argileux des sols serpentiniques et termes de comparaison.

Physico-chemical properties of primary and clay minerals.

tion en Si (fig. 49). Or les mafiques cités ci-dessus sont de structure simple, néso- et ino-silicates. La résistance augmente d'autre part avec la proportion en SiO_2 , plus élevée dans les minéraux des roches acides, plus basse dans ceux des basiques. Or les minéraux mafiques des roches ultrabasiques sont relativement pauvres en SiO_2 , par contre riches en Mg et Fe, points faibles sur le plan de l'altération chimique, comme dans une moindre mesure Ca (BACH 1976:8,24; DUCHAUFOR e.a. 1977:7; SCHROEDER 1972:17).

Les minéraux serpentines, eux, sont plus résistants que les autres minéraux mafiques. En effet, avec le talc et la chlorite, ce sont des phyllosilicates, les trois des minéraux magnésiens exclusivement en provenance de roches métamorphiques s'ils sont primaires. Pauvre en SiO_2 puisque de structure 1:1, une couche de silice pour une d'hydroxydes métalliques, le minéral serpentine est un isomorphe de la kaolinite, comme la chlorite de structure 4:4 l'est d'autres argiles alumineuses, où Mg remplace Al. Or Al est un cation très peu mobile, cela lui vaut d'ailleurs d'être l'élément fondamental de référence des argiles et de la pédogénèse, les argiles habituelles étant des hydrosilicates d'Al. Alors que Mg, lui, est nettement plus mobile (PEDRO e.a. 1966:612) : c'est bien ce qui ressort de la séquence d'élimination la plus fréquente sur serpentine en climat tempéré, qui est $\text{Al}_2\text{O}_3 < \text{Fe}_2\text{O}_3 < \text{SiO}_2 < \text{MgO}$, fig. 50. On peut dès lors s'attendre à ce que les argiles magnésiennes soient plus faibles que leurs isomorphes alumineux, ce qui pourrait bien signifier une dissolution plus rapide des minéraux serpentines dans la fraction argileuse.

*

La résistance des roches à la désagrégation physique est un autre chapitre. Elle dépend (BACH 1976:57; SCHROEDER 1972:19) :

- de la structure de la roche : roche massive plus résistante que fissurée >stratifiée> feuilletée
 - de la consistance de la roche : compacte plus résistante que poreuse
 - de la texture de la roche : à cristaux fins plus résistante
 - du ciment liant les grains : silicaté plus résistant que carbonaté
 - de l'homogénéité des minéraux : roche homogène plus résistante
 - de la résistance des minéraux singuliers
- et d'autres facteurs tels altération déjà débutée, climat, etc.

Ainsi paradoxalement les minéraux à résistance à l'altération plutôt faible sont à même de former des roches très homogènes ou compactes, à désintégration physique limitée. Exemple extrême, le minéral olivine peut former des roches dunites résistantes. Alors que les serpentinites, assez souvent inhomogènes, fissurées et cisailées de par leur origine souvent métamorphique, peuvent se désagréger en petits blocs ou feuillets, susceptibles de livrer une gamme granulométrique bien pourvue jusqu'aux graviers. RUNE 1953:101 résume cela en disant que l'altération et la capacité de fournir un sol augmentent avec le degré de serpentinisation. Pour compléter la palette WIRTH 1972, dans sa monographie sur les lichens des silicates, va jusqu'à comparer une serpentinite monominérale très finement granulée, donc très résistante, à des granites et basaltes.

Bref, vu l'extrême variabilité minéralogique et pétrologique de la serpentine, sans parler de l'incidence du climat et du temps, on comprend qu'aux roches serpentines ou ultramafiques correspondent les types et les produits de désagrégation physiques et d'altération chimique les plus divers et même contradictoires.

*

Ainsi pour ses profils serpentiniques subalpins de Davos, STICHER (1978:240; 1986:6; minéraux principaux chrysotile et lizardite) décrit la répartition des différents minéraux, riches de leur composition chimique originale, dans les fractions granulométriques correspondant à la grosseur des cristaux dans la roche-mère. Précisons que la roche serpentine véritable, très finement granulée, est très compacte à Davos. Par contre les zones d'augite plus poreuses se désagrègent plus facilement et cèdent en premier lorsqu'elles sont soumises à des forces mécaniques. A tel point que dans les éboulis prédominant des pierres à

coeur riche en serpentine et à manteau d'augite. Alors qu'il y a accumulation relative d'augite dans la fraction fine des horizons d'altération.

Lors de l'altération physique, la roche se défait jusqu'aux minéraux singuliers. Le minéral serpentine chrysotile se désagrège en fibres et faisceaux de fibres tout au plus de .001 mm et se retrouve de ce fait principalement dans la fraction des argiles <.002 mm qu'il domine presque exclusivement. A cause de sa surface spécifique élevée, il est fortement soumis à l'altération chimique, sa stabilité diminuant en outre rapidement avec l'acidification. Par ailleurs les noyaux de serpentine non complètement désagrégée tendent à s'accumuler dans les sables et au-dessus, >.200 mm (id. chez LOPEZ e.a. 1984). Le minéral augite, avec ses cristaux de .100 à .200 mm dans la roche, se retrouve dans les limons grossiers et sables fins (maximum entre .020 à .060 mm). Malgré sa surface spécifique très restreinte comparé au chrysotile, l'augite est très peu résistant chimiquement et tend à disparaître des fractions inférieures à .020 mm dans les sols et horizons altérés. Alors que le grenat avec ses cristaux <.125 mm dans la roche, très résistant, s'accumule jusque dans la fraction argileuse.

MENEZES (1969:130sq, ultramafites du Portugal, sans précisions minéralogiques) conclut que c'est le processus d'altération, à savoir une dissolution d'autant plus rapide que les éléments sont fins, et non la résistance des minéraux de la roche à l'altération qui est susceptible d'expliquer la superficialité des sols sur serpentine. En se référant à la teneur en TiO_2 admise stable, il observe une dissolution plus lente dans les horizons (supérieurs) où il y a encore des sables et des graviers en voie de désagrégation, et un pH différant selon les fractions granulométriques, les fines étant plus acides. En climat tempéré il subsiste généralement sur serpentine suffisamment de matériau grossier, s'amenuisant progressivement, pour assurer une juxtaposition de toutes les tailles. Enfin VERGER 1982:62 pour ses serpentines montagnardes du Val d'Aoste conclut, en particulier à partir des teneurs et formes des Fe et Mg, à une altérabilité chimique actuelle changeante de la roche, moindre dans les sols plus évolués pourtant plus acides.

*

Afin de donner une idée du taux d'altération, on peut citer la perte annuelle par lessivage qui comporte pour du matériau de serpentine .017 % selon les expériences lysimétriques de GEERING 1943:152sq, qui a exposé 7 années aux intempéries 250 kg de matériau fin et grossier sur 1/6 m² de surface à 2000 m d'altitude à Maran, soit à 13 km à l'ESE du Totalhorn. Les pertes pour la serpentine sont semblables à celles pour du schiste lustré. Le $CaCO_3$ de sa serpentine, qui contient autant de Ca que notre augite, est proportionnellement plus rapidement entraîné.

JUCHLER 1988:76,138sq, pour la serpentine subalpine de Davos, évalue le taux d'altération par plusieurs chemins (teneur des eaux de percolation recueillies dans des lysimètres; épaisseur théorique des horizons, etc.). Il estime un taux d'altération de 15 à 25 g/m².an, pour une épaisseur de 40 cm de sol (dont 10 g de substances pédogènes, surtout hydroxydes de fer et humus, qui restent dans le sol). En prenant la densité de 2.7 kg/l, cela correspond en gros à un taux annuel de .002 % d'altération.

Alors que CLEAVES e.a. 1974 (ex JUCHLER 1988:142), pour une serpentine du Maryland, à partir de l'export de matériau d'un bassin d'alimentation de ruisseau, estiment un taux d'altération de 2.2 m par million d'années, correspondant en gros à 6 g/m².an en admettant une densité de la roche de 2.7 kg/l.

L'altération chimique des ultramafites est assimilable à une dissolution, concluent PEDRO e.a. 1966:647 (et 1971:1546) qui ont drainé expérimentalement, à raison de 2400 m/j pendant 6 mois à 70°C, des fragments concassés à 4 g de serpentinite des Vosges riche en olivine et pyroxènes. En présence d'eau pure l'altération n'est généralement pas beaucoup plus rapide que pour les matériaux aluminosilicatés, confirmant par là les résultats de Maran. Au contraire du CO_2 , l'acide acétique, organique faible, n'intensifie que peu le lessivage des éléments : ce par quoi ces auteurs s'expliquent le degré d'évolution de ces sols plus faible que ceux rencontrés sur matériaux plus acides. Il se peut que les

acides organiques soient au fur et à mesure rapidement neutralisés par les produits d'altération, en particulier le Mg et le Fe, voir ci-dessous.

*

Bref, il reste peu clair si la pauvreté en terre fine sur serpentine en zone tempérée et froide est surtout due à la dissolution de cette fraction fine plus rapide que l'apport de matériau résultant de la désintégration des fractions grossières, ce qui suggérerait une discordance entre altérabilité de la roche et celle de ses minéraux dans la fraction fine. Pour répondre à cette question l'étude de la granulométrie complète comportant squelette et terre fine, ainsi que des rapports quantitatifs entre désintégration physique-mécanique et altération chimique, s'avère nécessaire.

Cortex d'altération des serpentines

Bien des serpentines ont la caractéristique de former à la surface des pierres une croûte d'altération jusqu'à 5 mm d'épaisseur, tranchant déjà par la couleur plus rouille ou plus claire que le coeur. Sur les gros blocs, et particulièrement pour les serpentines à texture massive et granulée, cette croûte peut être extrêmement rugueuse et les différentes composantes minéralogiques se carier différemment, les plus résistantes subsistant en îlots acérés et dépassant parfois de près d'1 cm. Dans l'augite les incrustations de pyroxènes sont éliminées en premier (PETERS 1963:619).

L'existence de ce cortex a inspiré quelques chercheurs à tenter de saisir déjà là les premières directions prises par l'altération (cf fig. 50, PEDRO e.a. 1966, BERRE 1974 et JUCHLER 1988 chimiquement; STICHER 1978b minéralogiquement). Subtile, l'analyse de cette croûte permet p.ex. d'obtenir des valeurs isovolumétriques, donc plus réelles, des pertes effectives d'éléments lors de l'altération (p. 118). L'extrapolation sur le sol des tendances d'altération du cortex reste néanmoins délicate.

En effet pour une localité subalpine à roche-mère pleinement serpentinisée de Davos avec <5 % d'augite, STICHER 1978b:7,9 constate que la délitation résulte le plus souvent en pierres (>1 cm) à coeur serpentinisé, ayant par conséquent perdu tout le Ca lors de la métamorphose; et à cortex d'altération jusqu'à 5 mm d'épaisseur beaucoup plus riche en augite, plus riche en Ca Mg Fe Cr, parfois en Al Mn Ti Ni, et partiellement plus riche en grenats. Ce cortex est lui-même enrobé d'une mince pellicule finement granulée colorée en rouge rouille de par sa teneur élevée en hydroxydes de Fe amorphes, et encore plus enrichie en augite que le cortex. Comme ce dernier est poreux, il est plus aisément la proie de la désintégration physique et il se retrouve aussi sélectivement accumulé dans les fractions fines.

Pour la même région JUCHLER 1988:62,74 constate que la croûte d'altération d'une pierre de serpentinite (augite ?) du squelette de l'horizon Ao s'appauvrit relativement en Ni et Mg, et s'enrichit en Cr Fe Al Mn Ti. D'après son étude au microscope de lamelles polies, le minéral serpentine tend à se dissoudre diffusément, par nuages, alors que les pyroxènes se désagrègent en plaquettes de 50 µm (ce qui peut contribuer à la distribution spécifique de Ni et Cr dans le profil, cf p. 121).

Il n'est pas clair de quelle manière cette croûte d'altération influence l'altération ultérieure, en particulier si elle la retarde ou l'empêche.

4.5.2 Changements géochimiques et fraction solubilisée

En définitive, ce sont les fractions libérées lors de l'altération et leur comportement au cours de la pédogénèse qui sont à l'origine des changements plus ou moins massifs entre roche-mère et sol en dérivant. Les fig. 50 et 51 illus-

trent ces changements pour diverses serpentines à partir des données sur le terrain. La séquence d'élimination relative (vitesse q) la plus fréquente sous toutes latitudes est :

$q_{Al,Fe} < q_{Si} < q_{Ca,Mg}$

c.-à-d. un type d'altération souvent dite "siallitique" à cause de l'élimination des bases > silice, bien qu'au sens strict celle-ci définisse une altération des roches aluminosilicatées conduisant en outre à la néoformation d'argiles ou minéraux secondaires (DUCHAUFOR e.a. 1979:60-65).

En zone froide, et partiellement en zone tempérée, les changements géochimiques restent cependant très modestes, fig. 51 : soit que l'altération et la pédogénèse restent très ménagées, soit qu'elles correspondent à une dissolution plus ou moins congruente des principaux éléments. Notons que MENEZES (1969:135 pour une serpentine du Portugal) envisage la coexistence de deux processus d'altération antagonistes à l'intérieur d'un même sol et horizon, mais correspondant dans l'ensemble à une dissolution simultanée des Fe Al Si Mg, fig. 50. Avec le temps, en zone tempérée, il y a élimination de Mg jusqu'à une accumulation quasi exclusive de Si parallèlement au maintien des sesquioxydes; alors qu'en zone tropicale il y a élimination des bases et de Si jusqu'à une accumulation quasi exclusive des sesquioxydes.

Les expériences lysimétriques de GEERING 1943, voir p. 116, confirment l'évolution ménagée en climat froid : elles révèlent une faible élimination congruente de SiO₂, R₂₀₃ et MgO. Par ailleurs, l'évolution des roches et cortex de roche altérés par rapport à la roche fraîche, analysés par BERRE e.a. 1974:139 et par PEDRO e.a. 1966:617, confirme largement celle des sols; de plus la séquence d'élimination à partir des valeurs isovolumétriques des roches saine et altérée est la même que celle à partir des valeurs non isovolumétriques.

Ajoutons que pour la serpentine subalpine de Davos JUCHLER 1988:137 arrive à une séquence d'élimination hors du profil semblable à celles de la fig. 50, soit $Ti < Al < Cr < Fe < Ca < Mn < Si < Ni < Mg$, au moyen des différences, pour chaque élément, de l'épaisseur théorique de la suite des horizons, calculée à partir de la teneur actuelle de chaque élément rapportée à la teneur de l'horizon C.

La serpentine s'inscrit ainsi parmi les roches basiques tant magmatiques que sédimentaires, où sous nos climats l'altération tend à s'accompagner de la lixiviation des Ca ou Mg; de l'accumulation de SiO₂ dans l'horizon supérieur; de la saturation importante du complexe d'échange par des bases, la roche-mère influençant ainsi plus longtemps la pédogénèse (SCHAUFELBERGER 1954:21).

*

Il se dessine donc premièrement sur serpentine une tendance générale à l'élimination du Mg des horizons supérieurs d'autant plus forte que le climat est chaud et les sols anciens (p.ex. Maryland USA, fig. 51), restant toujours plus importante que l'élimination de Si.

Fig. 50

Geochemical changes on serpentine during weathering and pedogenesis : relative eliminations in the soils and in the weathering crust of the rocks, calculated from the molar ratios of the total oxide contents two by two. The sequences calculated from the simple elements are the same as those from their oxides.

D to S : bibliographical sources, see legend fig. 50

R : sesquioxides $R_{203} \cong Al_{2O3} + Fe_{2O3} + .45 FeO$; Cr_{2O3} etc. negligible; if no indication, calculated for Fe_{2O3} , generally more important

r : sane rock

r1 : average of serpentines according to KRAUSE 1958:764

r2 : serpentine from Davos, according to PETERS 1963:624,625

p1 to p4 : horizons of the profile, from bottom to top

a : weathered crust of the rock

c : weathered rock of horizon C

lieu	direction d'altération	vitesse d'élimination relative		
		résumé	suite	vitesse q
D Maran	r ₂ →p ₁	Si<Mg<R	(Ca)<Si<Mg<R	1. : 151 : 16 : 175
E Totalp	r →p ₁	R <Si<Mg	Al<Fe<Si<Mg<Ca	1. : 157 : 163 : 175 : 785
F Aoste	r →p ₁	R <Si<Mg	Ca<Al<Ti<Si<Mg<Fe	1. : 143 : 16 : 173 : 176 : 178
G Portugal, NE	r →c	R <Si<Mg	Ti<Al<Fe<Ca<Si<Mg	1. : 29 : 684 : 787 : 106 : 151
	c →A ₁₂	R <Si<Mg	Ti<Al<Fe<Si<Mg<Ca	1. : 112 : 118 : 182 : 263 : 556
	A ₁₂ →A ₁₁	Mg<Si<R	Ca<Si<Mg<Fe<Al<Ti	1. : 189 : 193 : 204 : 231 : 235
H Limousin	r →c	R <Si<Mg	Fe<Ti<Al<Si<Mg<Ca	1. : 11 : 125 : 135 : 143 : 146
	c →p ₁	R <Si<Mg	Al<Fe<Si<Ca<Mg	1. : 157 : 192 : 303 : 635
	p ₁ →p ₂	R <Si<Mg	Al<Fe<Si<Ca<Mg	1. : 122 : 126 : 145 : 15
I Vosges	r →a	R <Si<Mg	R <Si<Mg<Ca	1. : 193 : 226 : 278
J Toscane	r →p ₁	R <Si<Mg	Fe<Al<Si<Mg	1. : 115 : 124 : 151
R Bos-:rendzine nie sol brun parapodz.	r →p ₁	R <Si<Mg	Al<Fe<Si<Ca<Mg	1. : 128 : 221 : 216 : 67
	r →p ₁	R <Si<Mg	Fe<Al<Si<Ca<Mg	1. : 101 : 146 : 186 : 327
	r →p ₁	R <Si<Mg	Al<Fe<Si<Ca<Mg	1. : 124 : 151 : 641 : 866
L Maryland	r →c	R <Si<Mg	Fe<Si<Ti<Mg<Al	1. : 111 : 115 : 126 : 151
M Maryland	r →p ₁	R <Si<Mg	Ca<Al<Si<Fe<Mg	1. : 7 : 117 : 129 : 358
	p ₁ →p ₂	R <Si<Mg	Ca<Al<Ti<Si<Fe<Mg	1. : 131 : 155 : 161 : 188 : 243
	p ₂ →p ₃	R <Si<Mg	Ti<Al<Si<Fe<Ca<Mg	1. : 115 : 129 : 139 : 161 : 4
	p ₃ →p ₄	Si<R <Mg	Si<Ti<Al<Ca<Mg<Fe	1. : 111 : 174 : 199 : 24 : 248
N Californie	r ₁ →p ₁	Si<Mg<R	Al<Si<Mg<Fe	1. : 134 : 138 : 156
O Oregon	r →p ₁	R <Si<Mg	Ti<Al<Fe<Si<Ca<Mg	1. : 428 : 433 : 7 : 98 : 115
Q Cuba	r ₁ →p ₁	R <Si<Mg	Al<Fe<Ti<Si<Mg	1. : 131 : 546 : 15 : 685
	r ₁ →p ₁	R <Si<Mg	Al<Fe<Ti<Ca<Si<Mg	1. : 158 : 235 : 15 : 295 : 504
S Nle Calédonie	r ₁ →p ₁	R <Si<Mg	Fe<Al<Ca<Si<Mg	1. : 107 : 148 : 18 : 481.
	p ₁ →p ₂	R <Si<Mg	Fe<Al<Si<Ca<Mg	1. : 252 : 375 : 664 : 857
	p ₂ →p ₃	Si<R <Mg	Al<Si<Fe<(Ca)<Mg	1. : 237 : 308 : ∞ : ∞

Fig. 50

Changements géochimiques sur serpentine au cours de l'altération et de la pédogénèse : éliminations relatives dans les sols et dans le cortex d'altération des roches, calculées à partir des rapports molaires des teneurs totales des oxydes 2 à 2. Les suites sont les mêmes que ce soit calculé à partir des éléments simples ou de leurs oxydes.

D à S : sources bibliographiques, voir légende fig. 51

R : sesquioxydes R₂O₃ ≅ Al₂O₃ + Fe₂O₃ + .45 FeO (cf JENNY 1980:256); Cr₂O₃ etc. négligeables : si non précisé, calculé pour Fe₂O₃, généralement plus important

r : roche saine

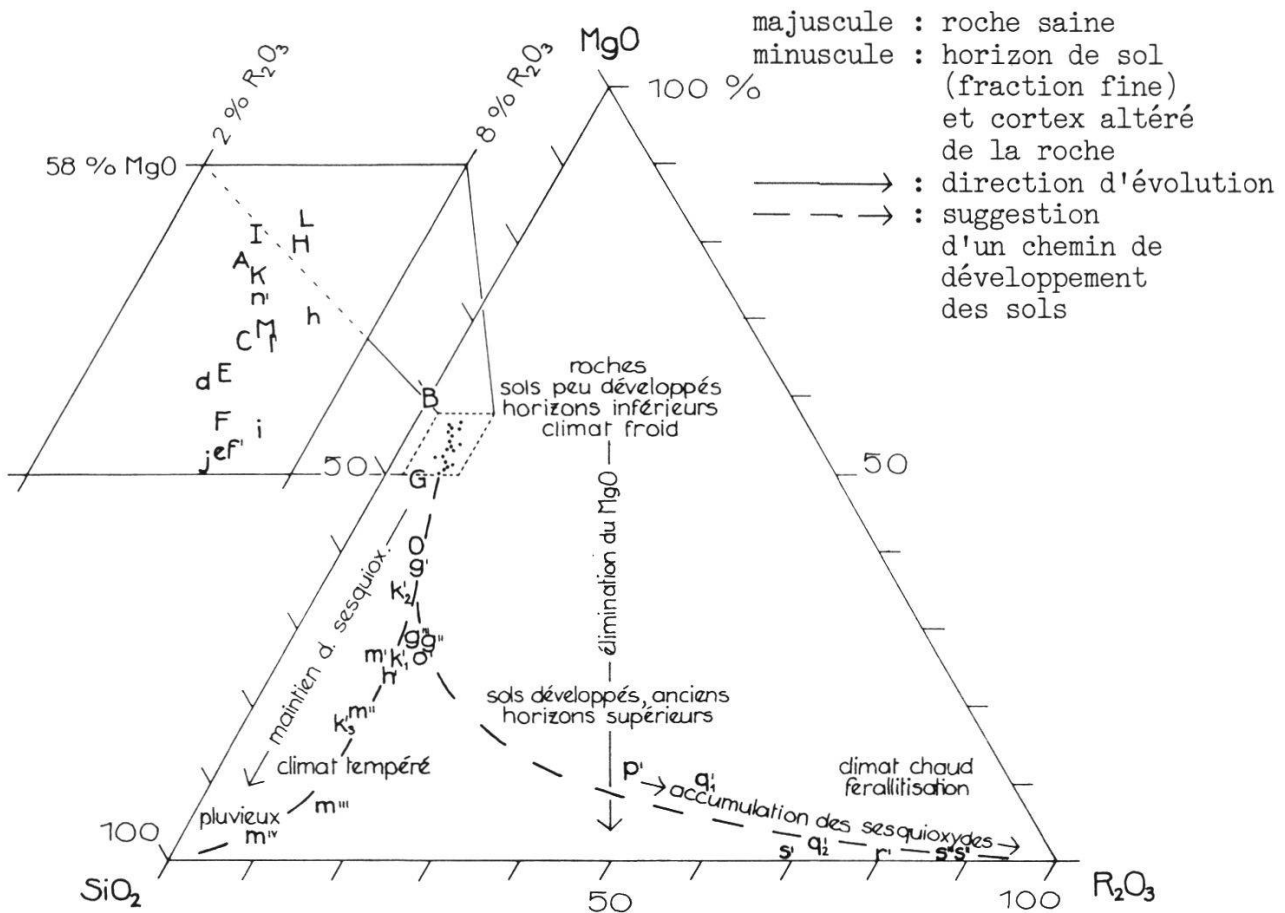
r₁ : moyenne des serpentines selon KRAUSE 1958:764

r₂ : serpentine de Davos selon PETERS 1963:624,625

p₁ - p₄ : horizons du profil, suite de bas en haut

a : cortex altéré de la roche

c : roche altérée de l'horizon C



auteur	échantillon	région	sol
A KRAUSE 1958:764		moyenne mondiale des serpentines	
B Si2O5Mg3(OH)4		chrysotile	minéral
C PETERS 1963:624,5	TP 9, 20	Davos, Totalp	CH roche
D GEERING 1943:152		Maran, 2000 m	CH lithosol
E BRAUN-BL. 1951:237		Davos, Totalp	CH lithosol
F VERGER 1979:133	S-161	Aoste	I lithosol
G MENEZES 1969:122,128	EM 42	Portugal, NE	P ranker
H BERRE e.a. 1974:140,141	profil 1	Limousin	F s.brun eutrophe
I PEDRO e.a. 1966:615		Vosges	F s.brun
J PICHI 1948:17		Toscane	I
K RITTER 1963:112		Bosnie	J "rendzine/brun/parapodzol"
L ROBINSONe.a. 1935:19	6181a,b	Maryland	USA s.brun
M ROBINSONe.a. 1935:19,12	9607,9456-9	Maryland	USA s.brun
N ROBINSONe.a. 1935:11	7574	Californie	USA lithosol
O ROBINSONe.a. 1935:19,12	9930,9929	Oregon	USA
P JENNY 1980:257		Oregon	USA s.latéritique
Q ROBINSONe.a. 1935:11	2548,5891	Cuba	s.latéritique
R JENNY 1980:257		Bornéo	s.latéritique
S BIRREL e.a. 1945:73		Nouvelle Calédonie	s.latéritique

Le CO₂ s'avère un agent solubilisant du Mg extrêmement actif à l'égard des ultrabasites, comme il ressort des expériences de PEDRO e.a. 1966:647, voir p. 116 et de WILDMAN e.a. 1968a. Ces derniers ont analysé la dissolution de roches serpentinites de Californie pulvérisées, en suspension dans de l'eau à 25°C, enrichie en CO₂ jusqu'à 100 %, au cours d'un mois : les taux de dissolution de Mg et Si augmentent avec la concentration en CO₂, ce qui s'accorde avec les changements du pH. Selon les expériences semblables de LEBEDEVVA (e.a. 1978 ex BROOKS 1987:28), les bactéries nitrifiantes peuvent jouer un rôle semblable. La magnésite MgCO₃ est plus soluble que le calcaire CaCO₃ et moins que la dolomie CaMg(CO₃)₂; d'autant plus soluble que la pluviosité est élevée et les températures basses, car plus de CO₂ est susceptible d'être dissous dans l'eau (KRAPPENBAUER 1967:213). Beaucoup de Mg est présent sous forme échangeable : cet élément domine le complexe absorbant (p. 80) et encore plus fortement les eaux de percolation (CAFLISCH 1977:16).

Si la balance Mg/Ca dans la roche est d'abord en extrême défaveur de Ca, elle tend à s'améliorer avec la maturation des sols. A l'inverse cependant, dans les deux exemples de roche et cortex altérés, fig. 50, Ca est éliminé plus rapidement que Mg : pour se l'expliquer BERRE e.a. 1974:139 vont même jusqu'à envisager une néoformation à l'intérieur de la roche altérée à laquelle participerait Mg. Le Ca quant à lui se distingue par un comportement individualisé qui semble surtout refléter la remontée biologique manifeste dans les horizons supérieurs.

*

Il se dessine en outre sur serpentine deux pôles d'évolution selon le climat : en climat tempéré accumulation de silice avec maintien des sesquioxides, maintien qui parle plutôt pour la brunification et contre la podzolisation (p. 122); en climat tropical accumulation des sesquioxides jusqu'à l'exclusivité, c.-à-d. ferrallitisation, anciennement latéritisation (p.ex. JAFFRE 1980:158) conduisant à des concentrations jusqu'à plus de 75 % de Fe₂O₃ dans le sol (BROOKS 1987:22).

Le fer joue un rôle important dans la pédogénèse sur roches ferromagnésiennes. Ainsi la libération intense du Fe lors de l'altération amène VERGER (1979:137 climat froid) à parler d'"exsudation" de Fe; BERRE (e.a. 1974:142 climat tempéré) à parler de "ferruginisation", ses sols révélant une teneur en Fe₂O₃ libre de l'ordre de 15 %. Sous ces climats, le Fe libéré est assez rapidement immobilisé, principalement en lien avec la grande participation de Mg au complexe absorbant. En effet, l'altération progressive et incomplète typique de cette zone (DUCHAUFOR e.a. 1979:84) garantit un pH élevé. Or le Fe ne devient mobile qu'à pH bas. La forme ionique du Fe reste minoritaire : ainsi à l'étage alpin à Davos, le Fe échangeable reste en dessous des teneurs mesurables. Notons encore que dans les séquences d'élimination de la fig. 50, l'Al apparaît le plus souvent plus stable que le Fe (discussion Fe et brunification p. 123).

*

lieu	horizon	élimination relative	source	échant.
G Portugal, NE ranker	r → C * C → A ₁₂ A ₁₂ → A _n	K < Ti < Al < Cr < Fe < Ca < Si < Ni < Mn < Mg Mn < Cr < Al < Fe < Ni < Ti < Si < K < Mg < Ca Ca < K < Mn < Ti < Si < Mg < Ni < Fe < Cr < Al < Co	MENEZES 1969:133	EM 42
M Maryland sol brun profond	r → p ₁ p ₁ → p ₂ p ₂ → p ₃ p ₃ → p ₄	Ca < K < Al < P < Si < Fe < Ni < Cr < Mg Ca < P < K < Al < Ti < Si < Cr < Fe < Mg < Ni P < K < Ti < Al < Si < Fe < Ca < Cr < Ni < Mg Si < Ti < Cr < K < P < Al < Ni < Ca < Mg < Fe	ROBINSON e.a. 1935:19, 12	9607 9456-9

Fig. 52

Séquences des éliminations relatives dans 2 sols serpentiniques, voir légende fig. 50. Les Ti des séquences M diffèrent de ceux de la fig. 50 parce que pour ces éléments-ci les éliminations sont rapportées au Ti de l'horizon précédent.

Sequences of relative elimination in 2 serpentine soils. See legend fig. 50.

Les séquences d'éliminations relatives des deux profils des régions tempérées plutôt pluvieuses de la fig. 52 laissent entrevoir des accumulations relatives de K et P vers le haut du profil, qui avec Ca et éventuellement Ni sont vraisemblablement remontés par l'activité biologique, voir p. 82sq et 103. Sauf en haut du profil Ni est sinon éliminé plus rapidement que Cr, comme il ressort également de la séquence de JUCHLER 1988:74sq,137, cité p. 118. Ainsi les teneurs de Ni augmentent vers le bas du profil, alors que Cr atteint son maximum au milieu du profil, ce que décrit aussi RABENHORST 1982. Cette distribution inégale de Ni et Cr est en lien non seulement avec leur distribution spécifique suivant les minéraux et avec le sort de ceux-ci au cours de la pédogénèse, mais encore avec leurs formes différentes dans le sol et leur disponibilité différente par rapport aux plantes (discuté chez STICHER e.a. et JUCHLER 1988, p. 115, 117 et 31).

*

En résumé, l'évolution sur serpentine semble traîner en climat tempéré : le plus souvent les changements sont minimes entre roche et sol qui hérite des minéraux tels quels de la roche-mère, ce qui est sinon typique des climats froids et désertiques (voir déjà ROBINSON e.a. 1935:9,19 pour la Pennsylvanie et le Maryland). Il s'accumule une fraction constituée principalement d'oxydes de Fe libre et en moindre quantité d'amorphes, ce qui est typique des ferromagnésiens, à l'encontre de la plupart des autres substrats (DUCHAUFOR e.a. 1979:19).

La néoformation d'argiles, ici transformation progressive, fait exception. N'ont pas la preuve de néoformation, dans les sols bien drainés : STICHER e.a. 1986:285 pour l'étage subalpin de Davos (l'échantillon de Totalp cité par DUVIGNEAUD 1966:274 et PROCTOR e.a. 1975:261 comme exemple de la prépondérance des minéraux hérités, tiré des travaux d'IBERG 1954:97,119, est de la roche moulue); en climat tempéré BERRE e.a. 1974 pour le Limousin et LOPEZ e.a. 1984 pour la Galice, mais ces deux derniers décrivent des smectites dans les profils engorgés (voir aussi ISTOK e.a. 1982); alors que GARCIA e.a. 1980 décrit des néoformations pour la région de Malaga. PROCTOR o.c. et RABENHORST e.a. 1982:607,615 discutent brièvement les néoformations sur serpentine. Les argiles formées sont le plus souvent magnésiennes. DUVIGNEAUD 1966:273 et JENNY 1980:258 quant à eux vont même jusqu'à s'expliquer le caractère squelettique des sols serpentiniques par la néoformation retardée, à cause de la pauvreté de la roche en Al. La pédogénèse sur serpentine ne livrerait des argiles silicatées secondaires qu'à partir de l'Al, en provenance soit de la roche-mère, soit d'impuretés aluminées.

Remarquons que l'apport de minéraux étrangers, souvent plus riches en Al (ROBERT e.a. 1981:327), peut s'avérer non négligeable. GEERING 1943:153 cite JENNY 1926 qui enregistre des apports de 750 à 1850 g/m² par an, ce qui est du même ordre que le maximum de 1mm/an cité par FRANZ 1979:44. Aussi RABENHORST e.a. 1982:615, dans son schéma, comprend-il les apports éoliens comme partie intégrante de la genèse des sols serpentiniques du Maryland. Ce facteur complique souvent la compréhension des transformations prenant place dans les sols sur serpentine.

*

On peut donc formuler pour les sols bien drainés de la serpentine sans influences étrangères, en climat humide frais à tempéré, une altération caractérisée par :

- un Mg nettement plus mobile que le Si,
- des sesquioxydes relativement stables,
- une tendance pour la zone alpine vers une dissolution faible et congruente de tous les éléments,
- un comportement de Ca individualisé,
- l'absence de néoformation ou transformation progressive des argiles.

4.5.3 Brunification ou podzolisation sur serpentine

Rappelons que sur serpentine à l'étage alpin de Davos, la phase la plus développée des sols, la brunification des ranker, est liée à une situation colluviale (non engorgée). Or les sols colluviaux sont assez généralement plus ou moins brunifiés en climat tempéré (DUCHAUFOR e.a. 1977:201). Sur les silicates alpins voisins les sols les plus fréquents en milieu drainé sont des sols bruts et ranker jusqu'à des podzols et sols bruns, avec des sols intergrades entre ces derniers; et dans les combes à neige des stagnogleys. Les sols bruns s'y développent entre autres soit sur calcschistes, soit sur silicates influencés de dolomie, soit encore à partir de sols fossiles dégradés (résumé chez VETTERLI 1982:10). Sur les carbonates les sols évoluent des sols bruts aux rendzines.

Les caractéristiques des sols sur serpentine trouvés à Davos s'accordent bien également avec ce qui est connu de la pédogénèse sur roches silicatées plus généralement. Davos et l'Europe centrale et nordique font partie du domaine de pédogénèse par acidolyse du climat tempéré à froid assez humide, comprenant la pédogénèse par transformation en milieu plus ou moins acide typique des sols bruns et celle par solubilisation acidolytique typique des sols podzolisés, domaine où la matière organique joue un rôle moteur d'autant plus important que le climat est froid et humide (DUCHAUFOR e.a. 1977:22sq,289sq, 1979:69).

Les conditions favorables à la brunification sont un matériau de départ :

- riche en Fe
- riche en argiles fines.

On reconnaît un seuil des teneurs en ces éléments au-dessus duquel il y a brunification et au-dessous podzolisation, quel que soit le type de végétation (a.c.:1977:289; p. 29 et ci-dessus).

Alors que le degré de podzolisation est d'autant plus fort que le matériau de départ aluminosilicaté est :

- riche en quartz (à réaction d'autant plus acide)
- pauvre en Fe
- pauvre en minéraux altérables
- la litière acide (à C/N élevé)
- la pluviosité élevée et le climat froid (a.c.:335; 1979:68,86)
- le temps de formation long.

L'importance du Fe tient à sa capacité d'insolubiliser les agents organiques complexants. On peut d'ailleurs aborder la différence entre brunification et podzolisation sous l'angle particulier de la balance entre Fe et éléments complexants. Les acides organiques, toujours plus ou moins complexants, apparaissent en quantités très appréciables dès que le climat est froid et humide et d'autant plus que la litière est acide; par contre une forte activité biologique, telle dans le mull lié lui-même à une litière plutôt du type dit "améliorant" et typique des sols brunifiés, freine la formation de ces acides organiques. Or lorsqu'il y a beaucoup de matière organique complexante, il peut y avoir complexolyse, c.-à-d. migration des complexes mobiles chargés d'ions métalliques jusqu'à l'horizon B dit spodique où ils s'accumulent : il y a podzolisation. Par contre, lorsque le Fe en concentration suffisante arrive à empêcher la complexolyse, il peut y avoir brunification. En effet, en présence relative de peu d'agents complexants (solubles), le Fe lors de la libération par l'altération (par définition incomplète) est rapidement immobilisé sur place : il enrobe les particules d'argiles d'une fine pellicule et joue alors le rôle de cation de liaison entre argile et humus qu'il immobilise ainsi. Cela conduit à la formation de l'horizon d'altération (B) dit cambique des sols bruns, horizon qui doit sa couleur brune à la forme du Fe (a.c. 1977:289sq; 1979:20,59).

Ainsi sur les sols à minéraux phylliteux ferromagnésiens, la fraction organique a un turnover assez rapide, les matières premières et les acides humiques restent biodégradables, et l'ensemble du complexe organo-minéral demeure peu humifère (ROBIN e.a. 1981:344).

Parmi les seuils qui délimitent la brunification de la podzolisation, en plus d'une certaine teneur en Fe et en argile (voir p. 95), on reconnaît encore la proportion de Fe libre complexé mobile par rapport au Fe libre total lié aux argiles (sous les horizons organiques) : <10 % elle indique la brunification; > 10 % la podzolisation, ne serait-ce déjà que dans les sols ocres intergrades entre bruns et podzols. Ainsi dans les Vosges sur roches à $Fe_2O_3 > 2\%$ se développent des sols bruns, sur celles à $Fe_2O_3 < 2\%$ des podzols, et sur celles à Fe_2O_3 de 1.5 à 5.5 % des sols ocres podzoliques intermédiaires (SOUCHIER 1971 ex DUCHAUFOR e.a. 1979:87 et 1977:140,295,304; pour serpentine subalpine à Davos, JUCHLER 1988:50sq).

*

En outre, plusieurs rapports singuliers d'élimination relative lors de la pédogénèse ont été envisagés sous l'angle des processus en particulier autour de la podzolisation quasi en tant que rapports diagnostics.

Pour les aluminosilicates en milieu acidolytique, du moins à $pH < 4$, la silice a la plus faible solubilité de tous les éléments, alors que les bases et sesquioxides sont facilement entraînés. Le diagnostic touche donc des derniers. Ainsi $qBases < qAl$ (q =vitesse d'élimination) indique la podzolisation franche; et $qAl < qBases$ la podzolisation ménagée (DUCHAUFOR e.a. 1979:66sq). On a vu que sur serpentine on a le plus souvent $qAl < qFe < qMg$, fig. 50. L'Al libre est le plus souvent insignifiant, l'altération étant essentiellement ferrique et magnésienne (VERGER 1982:62).

Pour les ferromagnésiens PEDRO e.a. 1966:365,647sq suggèrent que l'élimination $qSi < qMg$ en conditions de drainage ou d'altération agressive en présence d'acides organiques, indique un processus de "podzolisation", bien que dans son exemple le Fe résiste à la mobilisation; alors que $qMg < qSi$ en présence d'eau pure ou carbonique indique un processus de "siallisation". Plus précisément WILDMAN e.a. 1968a a trouvé $qSi < qMg$ en hautes concentrations de CO_2 , et le rapport inverse en basses concentrations. Dans ces processus c'est surtout la solubilité de Mg qui change, celle de Si étant faible mais constante (DUCHAUFOR e.a. 1979:19). Cette qualification de "podzolisation" prête cependant à confusion, le destin déterminant des sesquioxides R n'y étant pas précisé. Il serait intéressant de savoir quels agents solubilisants sont en définitive les plus actifs dans l'altération des serpentines sur le terrain sous nos latitudes.

On peut se demander jusqu'à quel point la podzolisation sur serpentine pourrait commencer lorsque Mg est suffisamment éliminé (voir fig. 51), le rapport qui deviendrait déterminant serait alors celui entre Si et R, avec podzolisation au moment où $qSi < qR$.

*

Bref, vu la richesse en Fe, Mg et en minéraux altérables de la roche serpentine, ainsi que la pauvreté en quartz qui en fait une roche à caractère basique, on s'attend donc à trouver en zone tempérée et même froide, en milieu bien drainé et sans influences étrangères, surtout des sols brunifiés. C'est bien dans ce sens que convergent les travaux plus récents :

BERRE e.a. 1974	BE	Hte Vienne	F	370 m	
BIRSE 1982B	B	Ecosse	GB	0- 90 m	
COOMBE e.a. 1956b	R BE	Cornouailles	GB	90 m	légende :
GUITIAN e.a. 1980	B	Galice	E	300- 500 m	L lithosol
JAFFRE 1980	BE	Nlle Calédonie			R ranker
KANNO e.a. 1965a,b	BF3	Kyushu	J		B s.brun, brunifié
KOWALINSKI e.a. 1983	B,BF,BC	Basse Silésie	P		C cultivé
KRAPFENBAUER 1967:213	R	Bohême	A	400 m	F forestier
KRUCKEBERG 1969b:35	L R	NW USA		2300 m	E eutrophe
KRUCKEBERG 1985:101	B 4,5	Californie	USA	2800 m	M mésotrophe
LOPEZ e.a. 1984	B	Galice	E	300- 500 m	A acide
MENEZES 1969	L R	NE Portugal			O ocre podzolique
RABENHORST e.a. 1982:615	B 3	Maryland	USA	0- 200 m	1 régosol FAO
RAGG e.a. 1964	R	Rhum, Ecosse	GB	100 m	2 cambisol à mull acide FAO
ROBERTS 1980	R 1	Terre Neuve	C	0- 500 m	3 hapludalf USA
RUNE 1953	L	Scandinavie			4 ochrept USA
SASAKI e.a. 1968	B 4	Hokkaido	J		5 xeroll USA

SPENCE 1957	L	Shetland	GB	0- 150 m
STICHER 1981, e.a. 1986	BA	Davos	CH	1600-1800 m
VELASCO e.a. 1985	BA2	Galice	E	300- 500 m
VERGER 1979:134	L	Val d'Aoste	I	2600 m
VERGER 1982:64	BE EM O	Val d'Aoste	I	1600 m
WILSON 1969,e.a.1978:202sq	BE BF	NE Ecosse	GB	400- 500 m

Ces auteurs décrivent des sols de variété magnésienne allant des lithosols et ranker en direction des sols bruns; en milieu engorgé des gley. L'autre pôle de l'évolution, en direction des sols ferrallitiques en zone tropicale, est discuté par DUCHAUFOR e.a. 1979:87; JAFFRE 1980:158; BROOKS 1987:20sq; voir fig. 51.

Sur serpentine vont en direction de la podzolisation les sols où il y a :

- des apports suffisants en quartz étranger, p.ex. éolien
- une roche ultramafique relativement pauvre en Fe
- une roche ultramafique relativement pauvre en minéraux altérables et en particulier pauvre en Mg

et d'autres caractéristiques favorisant la podzolisation. On ne s'attend guère à des rendzines puisque celles-ci sont liées par définition à la présence de calcaire actif ou du moins de carbonates (RITTER 1963:112 cite une rendzine sur serpentine).

Ainsi VERGER 1982 décrit pour l'étage montagnard du Val d'Aoste un sol ocre podzolique jeune sur serpentinite, sur terrain à tendance colluviale, sous pinède d'éricacées. Il considère la podzolisation comme terme ultime de l'évolution pédologique sur serpentine, bien qu'elle soit rarement matérialisée. La roche-mère sous ce sol est pauvre en Mg. Rappelons que PEDRO e.a. 1966 attribuent au rôle tampon du Mg dans le milieu, la résistance au lessivage des sesquioxides et autres éléments.

STICHER 1975 décrit pour l'étage subalpin de Davos, en tant qu'exception, un podzol sur serpentine, également sous pinède à éricacées, où l'horizon cendreuse est constitué de phytolithes et de quartz d'origine éolienne.

Des ébauches d'évolution podzoliques sont signalées dans des régions bien arrosées, en Cornouailles par COOMBE e.a. 1956b, sur une serpentine influencée par du matériau d'origine granitique ou loessique; et en Ecosse occidentale par RAGG e.a. 1964, ses sols comportant un vrai horizon B d'accumulation par illuviation, mais des pH supérieurs à 5.5.

*

En conclusion, le schéma de la genèse des sols sur serpentinite du Maryland de RABENHORST e.a. 1982:615 (repris chez BROOKS 1987:27) pourrait plus généralement servir de modèle pour la pédogénèse sur serpentine sous climat froid et tempéré, allant des lithosols aux sols bruns. Partout le matériau de départ reste un facteur déterminant de la pédogénèse, justifiant la qualification de ces sols comme magnésiens ou même hypermagnésiens.

5 RESULTATS : VEGETATION ET STATIONS SUR SERPENTINE

5.1 Physionomie de la végétation

Avant d'entreprendre la description sociologique, dépeignons la physionomie de la végétation alpine propre à la serpentine de Totalp.

Les dernières guirlandes de pins rampants (*Pinus Mugo*), déjà espacés, grimpent jusque vers 2200 m sur le flanc est du Totalphorn, çà et là accompagnées de traînées de gazon - une limite de forêt qu'on peut considérer naturelle. Plus haut, la grande majorité de la surface est couverte d'éboulis et champs de pierres, entrecoupés de roche affleurante cisailée (cf géomorphologie p. 19), où les végétaux clairsemés ne se concentrent qu'en peu de points jusqu'à du gazon ou de la lande-landine, la terre fine n'étant de loin pas entièrement colonisée. Le contraste avec les montagnes d'alentour de silicates et carbonates est flagrant : celles-ci sont revêtues d'un manteau continu de pâturages, en partie même de prairies à foin, guère interrompu que par de la roche affleurante accidentée, des blocs de pierre ou des ravins escarpés. Ces activités anthropogènes y ont refoulé la limite de la forêt, le plus souvent quasi sans ourlet de transition, jusqu'en dessous de 2000 m, soit plus de 200 m plus bas que la limite potentielle (p. 15, 230). Alors que vers les hauteurs on trouve des gazons en tout cas jusqu'à 2600 m. Ainsi la limite potentielle p.ex. des arbres dressés sur serpentine est quelque 200 m plus basse que sur les roches voisines.

Sur serpentine les rares landes basses et gazons ras, au recouvrement entre 30-80 %, se nichent surtout dans les replats et pièges à terre fine, c.-à-d. en situation colluviale, principalement entre 2200 et 2300 m, et en plaques très isolées jusqu'au-delà de 2400 m. Juxtaposées, ces surfaces de végétation ne doivent pas couvrir 2 ha (la zone étudiée comporte 3.5 km²). Le complexe le mieux fourni est la petite terrasse à l'est du Totalphorn où passe le chemin, puis il y a des réseaux lâches un peu plus au nord-est et nord, ainsi que des fragments de lande toujours inférieure à 20 cm de hauteur, en exposition ensoleillée sur la crête sud-est du Totalphorn. Le fond du Meierhofertälli, entre le pied des éboulis et le ruisseau, abrite également des flaques d'herbes et de landines, souvent en réseaux p.ex. de petites terrasses et talus, et en particulier quelques m² d'un peuplement de *Trichophorum caespitosum* dans le lit du ruisseau (relevé 100). Les plaques de végétation s'éclaircissent et se raréfient à mesure vers le haut du vallon.

Quant aux pentes, même faibles, dès qu'elles sont instables ou en situation d'export, les plantes s'y font rares et isolées. Les grands flancs d'éboulis orientés au sud sont pour ainsi dire dépourvus de végétation, alors qu'au nord certains sillons de matériau fin peuvent être un peu mieux colonisés. Au-dessus de 2400 m, soit dans les vastes régions autour de Wasserscheidi et Totalpsee et dans le haut des différents vallons, la végétation se résume de manière générale à des plantes éparpillées, avec quelques concentrations locales jusqu'à 5-10 % de recouvrement sur des crêtes et tertres ou entre des roches stables.

Les alentours de la station du Weissfluhjoch, avec l'animation qui y règne (p. 16) sont en partie eutrophisés, et il est vraisemblable que la végétation s'en ressente : le sommet, près de 2700 m, est tapissé d'abondantes touffes de *Cerastium latifolium* et *Poa alpina* et compte même *Draba fladnizensis* qui n'y est sans doute guère vernaculaire; il semble que le haut du Dorftälli ait un jour été ensemencé avec des graines étrangères dont subsistent quelques maigres individus.

Dans les lieux ouverts les individus âgés sont fréquents, la propagation végétative importante et les jeunes plantules rares. Les persistantes, telles des groupes d'espèces 7, 8, 9, 11, 18, (5) y formant le gros des individus (cf fig. 53), ont très souvent un système racinaire particulièrement bien développé, assurant un ancrage et vraisemblablement une nutrition suffisante : ainsi des touffes de *Cerastium* ou *Viola* soigneusement déterrées ont révélé être réunies en une racine principale, souvent presque horizontale, dépassant le mètre et pous-

sant un réseau de fines racines élastiques à d'étonnantes profondeurs. Ou alors ce sont des plantes modestes, se logeant dans les niches protégées et plus stables, à petite touffe de racines denses. Parfois tout un agrégat d'espèces s'associe à un individu, p.ex. *Salix breviserrata*, dont il profite de la protection.

La végétation alpine sur serpentine recouvre ainsi les formations des buissons nains, prairies, gazons pionniers, plantes à coussinet ou isolées. Ces formations se situent entre celles à pins subalpines, c.-à-d. à conifères comme dans les Alpes sur les autres substrats (le plus souvent épicéas) et celles à cryptogames et thallophytes de l'étage nival. A ceci près que les limites des étages sur serpentine sont abaissées et plus rapprochées. Rapportée à l'étendue restreinte de l'affleurement de la serpentine, la diversité sur la Totalp, tant des peuplements que de la physionomie de la végétation, est très comparable à celle sur les autres substrats, et également plus grande qu'à l'étage subalpin. Si l'on compare la physionomie de la végétation sur serpentine, silicates et carbonates, on peut dire que la végétation sur carbonates, en particulier si l'on pense aux gazons en guirlandes, constitue une sorte d'intermédiaire entre celle sur serpentine et silicates : elle colonise déjà moins densément les sols, plus inhomogènement, et abrite une plus grande proportion de sous-arbrisseaux que sur silicates, où la végétation est dense et principalement herbacée.

5.2 Classification et ordination de la végétation

La végétation sur serpentine à l'étage alpin près de Davos est résumée dans le tableau général de la végétation sur serpentine au sens strict (définie p. 132), fig. 53. Les buts et l'élaboration du tableau sont discutés en détail aux p. 56 à 60. Les critères dont j'ai usé pour adopter une certaine version du tableau de la végétation restent en grande partie subjectifs. Or l'interprétation de la végétation que j'en ai tirée y est étroitement liée.

Les groupes dégagés visent à faciliter la description de la végétation. En effet, notre langage contient avant tout des qualificatifs pour des entités finies. La dénomination des groupes est tirée des facteurs de station jugés significatifs. Pour les formations plus développées les caractérisations ont pu profiter de termes physionomiques. Vu les bases phytosociologiques employées ici - du moins à ce niveau régional de la végétation sur serpentine - un recours à des termes de caractéristiques stationnelles, et en corollaire physionomiques, est sensé.

Les unités de végétation discernées ici sur serpentine ne peuvent être attribuées à aucune association phytosociologique décrite ailleurs, car les espèces singulières dont elles se composent trouvent leur distribution principale dans des associations stationnellement et sociologiquement très divergentes. Ces unités ne peuvent pas non plus être envisagées comme mélanges de végétations d'associations connues, car la serpentine constitue une station à part, et non un mélange ou une transition entre différents types de roches. On renonce donc à toute discussion des similitudes avec les associations reconnues, ces similitudes ne s'avérant guère que vagues et, du point de vue écologique, le plus souvent contradictoires. On renonce en outre à la création de nouvelles associations, les unités distinguées ici révélant avant tout un caractère local. (Résumé des groupements végétaux sur serpentines européennes chez KRAUSE e.a. 1963: 391, repris chez BROOKS 1987:253; voir aussi p. 222sq et 226sq.)

La flore alpine sur serpentine se compose d'une combinaison originale d'espèces habituellement silicicoles, calcicoles ou indifférentes (cf p. 207), sans espèces particulières vu les glaciations, à l'exception d'une fougère à l'étage subalpin (cf p. 19 et p. 164).

TABLEAU GENERAL DE LA VEGETATION SUR LA SERPENTINE

VEGETATION SUR SERPENTINE A L'ETAGE ALPIN PRES DE DAVOS				NO DES RELEVES		EBOULIS ALPIN SUPERIEUR		
GROUPE D'ESPECES SUR SERPENTINE D'APRES LEUR REPARTITION SELON LES STATIONS				RECOUVREMENT VEGETAL 0/0		IA DE CRETES, ASSEZ STABLES ET SECS		
ALTERATION DE LA ROCHE				GRANDEUR DE LA PLACETTE M2		IB DE PENTES, ASSEZ INSTABLES ET FRAIS		
SECONDE OBSERVATION DES NICHES COLONISEES PAR CES ESPECES				HUMIDITE		IC RAIDES, OMBRAGES HUMIDES (NORD)		
ETAGE	PHYSIONOMIE	HUMIDITE	SOL	NO				
ALPIN INFERIEUR	SEMI-GAZONS A LANDES	SEC	HUMEUX LESSIVE	1	CAREX CURVULA	1		
			PEU HUMEUX	2	LIGUSTICUM MUTELLINOIDES	2		
				3	LYCOPODIUM SELAGO	3		
				4	AGROSTIS ALPINA	4		
ALPIN	GRAVIERES SECS (DIFFERENCIELLES)	SEC	BRUT EXPORT	5	SALIX BREVISERRATA	5		
				6	ASPLENUM VIRIDE	6		
				7	CARDUS DEFLORATUS	7		
				8	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	8		
ALPIN	GRAVIERES LANDES ET SEMI-GAZONS (CONSTANTES)	FRAIS A SEC	BRUT A PEU HUMEUX	9	DESCHAMPSIA FLEXUOSA	9		
				10	LEONTODON HYOSYROIDES	10		
				11	CARDAMINE RESEDIFOLIA	11		
				12	MINUARTIA VERA	12		
ALPIN	GRAVIERES ET SEMI-GAZONS FRAIS (CONSTANTES)	HUM. -> ASSECH.	BRUT A	13	SILENE WILDENOWII	13		
		NETT. HUMIDE	PEU HUMEUX	14	CERASTIUM LATIFOLIUM	14		
				15	POA ALPINA	15		
				16	LINARIA ALPINA	16		
ALPIN	COMBES A NEIGE (OCCASIONNELLES)	HUMIDE	PEU HUMEUX	17	SAXIFRAGA STELLARIS	17		
				18	HUTCHINSONIA ALPINA	18		
				19	MOERHINGIA CILIATA	19		
				20	TARAXACUM ALPINUM	20		
ALPIN INFERIEUR				21	ACHILLEA ATRATA	21		
				22	SAGINA LINNAEI	22		
				23	LUZULA SPADICEA	23		
				24	RUMEX NIVALIS	24		
ALPIN				25	VERONICA ALPINA	25		
				26	GNAPHALIUM SUPINUM	26		
				27	ARENARIA BIFLORA	27		
				28	CAREX PARVIFLORA	28		
ALPIN				29	SALIX HERBACEA	29		
				30	MINUARTIA SEDOIDES	30		
				31	CAMPANULA SCHEUCHZERI	31		
				32	SILENE ACALIS S.L.	32		
ALPIN	SEMI-GAZONS A GAZONS (CONSTANTES)	FRAIS A SEC	BRUT A HUMEUX	33	FESTUCA PUMILA	33		
				34	VIOLA CALCARATA	34		
				35	THYMUS POLYTRICHUS	35		
				36	BISCUTELLA LEVIGATA	36		
ALPIN				37	SOLIDAGO ALPESTRIS	37		
				38	LUZULA LUTEA	38		
				39	JUNCUS TRIFIDUS	39		
				40	HOMOZYNE ALPINA	40		
ALPIN				41	SOLDANELLA ALPINA	41		
				42	CETRARIA ISLANDICA	42		
				43	GENTIANA KOCHIANA	43		
				44	SELAGINELLA SELAGINOIDES	44		
ALPIN	LANDINES, LANDES, GAZONS (CONSTANTES)	→ SEC	SANS IMPORT	45	LEONTODON HELVETICUS	45		
				46	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	46		
				47	DRYAS OCTOPETALA	47		
				48	LOISELURIA PROCUMBENS	48		
ALPIN INFERIEUR				49	CAREX SEMPERVIRENS	49		
				50	ANTHYLLIS ALPESTRIS	50		
				51	LOTUS ALPINUS	51		
				52	BARTSIA ALPINA	52		
ALPIN	LANDES ENSOLEILLES	SEC	A HUMUS BRUT	53	BELLIDIASTRUM MICHELII	53		
				54	GENTIANA CAMPISTRIS	54		
				55	RHODODENDRON FERRUGINEUM	55		
				56	POLYGALA ALPESTRIS	56		
ALPIN				57	PULSATILLA VERNALIS	57		
				58	LARIX DECIDUA	58		
				59	ERICA CARNEA	59		
				60	DAPHNE STRIATA	60		
ALPIN				61	POLYGALA CHAMAEBUXUS	61		
				62	CAREX ORNITHOPODA	62		
				63	CAREX ERICETORUM	63		
				64	THRESTUM ALPINUM	64		
ALPIN				65	SENECIO DORONICUM	65		
				66	ANTHOXANTHUM ALPINUM	66		
				67	FESTUCA VIOLACEA	67		
				68	VACCINIUM MYRTILLUS	68		
ALPIN	GAZONS DENSES	FRAIS	HUMEUX COLLUVIAL (VEG. DENSE)	69	RANUNCULUS GENTLERIANUS S.L.	69		
				70	CAMPANULA BARBATA	70		
				71	SOLDANELLA PUSILLA	71		
				72	LIGUSTICUM MUTELLINA	72		
ALPIN				73	HELICTOTRICHON VERSICOLOR	73		
				74	GEUM MONTANUM	74		
				75	POTENTILLA AUREA	75		
				76	EUPHRASIA MINIMA	76		
ALPIN				77	POLYGONUM VIVIPARUM	77		
				78	TRICHOPOPHORUM CAESPITOSUM	78		
				79	CAREX FERRUGINEA	79		
				80	GENTIANA VERNA S.L.	80		
ALPIN	LITS DE RUISSEAUX TEMPORAIRES	→ HUMIDE	→ TRES HUMEUX	81	RANUNCULUS MONTANUS	81		
				82	CERASTIUM TRIGYNUM	82		
voir : situation des relevés annexe 4				MOUSSES				
espèces peu fréquentes annexe 5								
liste floristique de Davos annexe 7								
lichens p. 161								
bryophytes p. 165								
feetuca p. 166								

Fig. 53
Tableau général de la végétation sur serpentinite à l'étage alpin près de Davos.

Fig. 53 : General table of the alpine vegetation on serpentine near Davos (units see p. 130; lichens etc. p. 161sq; complements to table see annex 4, 5, 7).

Groupes de relevés. Des 138 relevés de la végétation sur serpentine alpine j'ai dégagé, sur la base de différenciations floristiques, 7 groupes principaux, surtout physionomiques, de largeur variable, en partie hétérogènes. Les transitions sont plus continues que discontinues. Les 7 groupes recouvrent en tout 15 unités de végétation plus homogènes, réparties sur un vaste spectre stationnel (par rapport à l'altitude, de 2130 à 2690 m; par rapport au recouvrement, de <1 % jusqu'à 95 %; etc.).

Groupes d'espèces. Les 82 espèces retenues dans le tableau général (sur 146 espèces en tout rencontrées sur serpentine, avec lichens et sans mousses) ont été classées en 30 groupes d'après leurs similitudes de distribution dans l'ensemble des 15 unités de végétation. Le comportement nettement individualisé des diverses espèces (observation semblable chez VETTERLI 1982:30), en particulier de celles des groupes 1 à 19 des lieux clairsemés, m'a amenée à retenir un grand nombre de petits groupes afin d'éviter d'accroître l'inhomogénéité de ceux-ci. Comme le tableau général poursuit également le but de présenter la flore sur serpentine, certaines espèces à faible fréquence, mais correspondant à une station particulière ou rare (p.ex. groupe 30), y figurent également.

*

Gradients. Dans les tableaux de végétation tant général (fig. 53) que partiels (fig. 59 p. 144), l'ordre des espèces et des relevés ainsi que l'ordre de leur groupement reflète en gros deux gradients principaux :

- un gradient le long du développement tant de la végétation que du sol, gradient parallèle à la diminution de l'altitude et à l'augmentation du nombre d'espèces et du recouvrement : à travers le tableau de gauche à droite, du groupe I à VII;
- un gradient d'humidité (sec à humide et inverse) : à l'intérieur des sept groupes I à VII.

UNITES DE VEGETATION SUR SERPENTINE ALPINE	VEGETATION UNITS ON ALPINE SERPENTINE
I Eboulis, alpin supérieur	I Debris, upper alpine
Ia éboulis de crêtes, assez stables et secs	Ia ridge debris, fairly stable and dry
Ib éboulis de pentes, assez instables et frais	Ib slope debris, fairly unstable and moist
Ic éboulis raides ombragés humides (nord)	Ic steep debris, shady and humid (north)
Id replats de gravier frais	Id gravel flats, moist
II Combes à neige, alpin supérieur	II Snow-beds, upper alpine
IIa combes à neige fraîches	IIa moist snow-beds
IIb combes à neige pouvant s'assécher	IIb snow-beds apt to dry
III Semi-gazons, alpin	III Semi-lawn, alpine
IIIa semi-gazons de replats en fond de vallée	IIIa semi-lawn on valley bed flats
IIIb semi-gazons sur crêtes et replats de pentes	IIIb semi-lawn on ridge and slope flats
IV Eboulis ensoleillés, alpin inférieur	IV Sunny debris, lower alpine
IVa éboulis ensoleillés secs	IVa dry sunny debris
IVb éboulis ensoleillés frais	IVb moist sunny debris
V Landines herbeuses, alpin inférieur	V Dwarf herbous heath, lower alpine
VI Landes, alpin inférieur	VI Heath, lower alpine
VIa landes de pentes ensoleillées sèches	VIa heath on dry sunny slopes
VIb landes herbeuses subalpines	VIb herbous heath, subalpine
VII Gazons frais, alpin inférieur	VII Lawn, moist, lower alpine
VIIa gazons graveleux un peu frais	VIIa gravelly lawn, a little moist
VIIb gazons humeux nettement frais	VIIb humous lawn, moist

Fig. 54

Unités de végétation sur serpentine alpine, résumé.

Vegetation units on alpine serpentine, summary.

Or, comme le tableau général s'évertue à retenir au maximum tous les passages entre groupes aussi bien de relevés que d'espèces, certains gradients sont en quelque partie du tableau soit interrompus, soit même inversés. Cela se reflète surtout dans les fig. 55 à 57 (p. 131 et 138sq). Afin de mettre en évidence ces gradients fragmentés, le tableau général de la végétation a été redistribué en quatre tableaux partiels, fig. 59 (p. 144, 145).

*

Nombre d'espèces et recouvrement. La richesse en espèces varie ostensiblement des stades à végétaux éparpillés aux gazons denses, de gauche à droite du tableau, entre les extrêmes de 2 à 47 espèces sans compter les mousses. Cette variable différencie bien les différentes unités (fig. 56) et corrèle avec l'altération et la pente.

Or les espèces typiques des relevés les plus pauvres comptent aussi parmi les plus fréquentes du tableau (groupes d'espèces 5 à 11). Ainsi les lieux clairsemés sont en fait colonisés par quelques espèces remarquablement constantes.

Le nombre d'espèces augmente assez fidèlement avec le degré de recouvrement, jusqu'à une certaine densité de peuplement dans les landes herbeuses, où il atteint un maximum, fig. 56. Ainsi le rapport nombre d'espèces/% de recouvrement, s'il vaut entre 1. à 2. pour toutes les unités de végétation des groupes I-IV et VI, s'abaisse en gros à .5 pour les groupes V et VII. Il se peut que dans ces stations, gazons denses, les conditions soient plus uniformes par rapport aux microsites et que les exigences renforcées face à la concurrence exercent une sélection accrue parmi les espèces.

5.3 Caractéristiques stationnelles des unités de végétation

La description des unités de végétation, p. 134, et les diagrammes des fig. 56 à 58, p. 138 à 143 se complètent. Il est renvoyé aux légendes et définitions qui les accompagnent. Quant à la caractérisation stationnelle des groupes d'espèces, leur dénomination figurant à la fig. 53 y suffit. Le comportement de certaines espèces singulières est abordé p. 156 et 161.

*

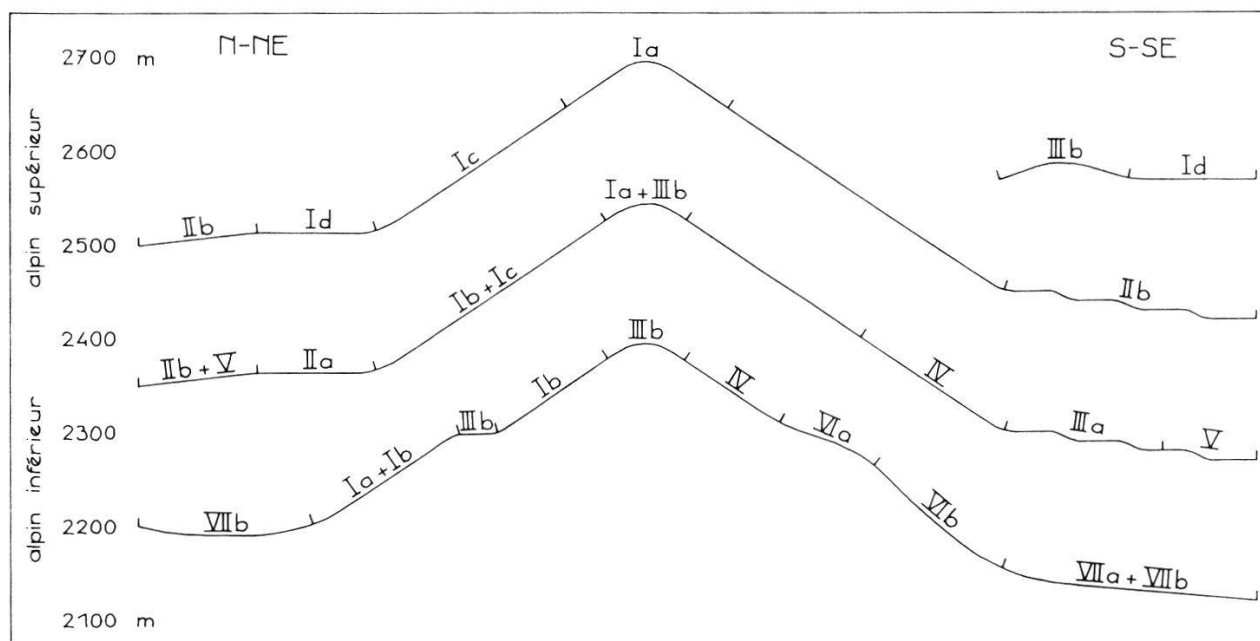


Fig. 55

Distribution selon le relief des unités du tableau de la végétation, fig. 53.
Distribution according to the topography of the units from the vegetation table of fig. 53.

Le schéma de la fig. 55 reflète le relief trouvé à Davos. Les zones sans indications sont dénuées de végétation. Au nord, la végétation tend à être plus abondante et plus riche en espèces (comme le remarquait déjà WALKER 1954:262 pour les serpentines de Californie). Si les végétaux deviennent décidément rares aux altitudes supérieures, la végétation est par contre déjà bien diversifiée dans la zone alpine inférieure, comme en témoignent les nombreuses unités de végétation qui ont pu y être décrites.

*

La délimitation des relevés à considérer de serpentine dans un sens strict, c.-à-d. absente d'influences de roches différentes telles opicalcites et carbonates, et dans une moindre mesure silicates, est apparue nécessaire au cours du travail. Ainsi les stations du reste de la palette des ophiolites ne sont pas retenues ici. Elles constituent des intermédiaires entre serpentine et surtout carbonates, et sont très inhomogènement représentées. La délimitation a reposé en premier lieu sur la carte géologique détaillée que m'a transmise PETERS; sur la situation géomorphologique par rapport à des apports étrangers; et finalement empiriquement sur la présence/absence de certaines espèces. Seuls quelques relevés à faibles caractères de transition ont été conservés dans le tableau : p.ex. le 114 avec *Sesleria coerulea* et *Carex firma*, quoiqu'en amont d'une zone de silice; ou encore le 125 (profil 7) dans une zone avoisinant des opicalcites vertes, avec *Sesleria coerulea*, *Galium anisophyllum* et *Pinguicula alpina*. En effet, quelques espèces liées à une certaine roche sont encore présentes là où de la serpentine lui est mélangée, mais disparaissent dès qu'il n'y a plus que de la serpentine. Pour n'en nommer que quelques-unes des dernières à disparaître : *Sesleria coerulea*, *Gentiana Clusii* et *Arabis alpina* du côté des carbonates; *Chrysanthemum alpinum* et *Senecio carniolicus* du côté des silicates.

Les seuls représentants de stations mouillées sont des gazons drus de *Trichophorum* et sont situés sur les lits de ruisseaux temporaires : relevé 52 dans l'unité IIa et 100 dans l'unité V. Ces relevés sont rangés selon les similitudes de leurs autres espèces; le sol de ces stations est noir, à humus peu décomposé. Entre les plaques de végétation dense s'étendent des intervalles couverts de pierres en surface, noires et fortement altérées.

Il n'a pas été retenu ici de végétation de fissures de roches surtout caractérisées par des mousses. Celles-ci n'ont été déterminées que jusqu'au genre (voir p. 164).

*

Les subdivisions floristiques qui semblent significatives sont souvent plus fines que le pouvoir explicatif stationnel qu'on peut leur assigner. VETTERLI 1982:23 fait les mêmes observations. Par ailleurs des groupes floristiques plutôt homogènes peuvent être associés à des caractéristiques écologiques à vaste amplitude. Cela pose le problème de la gandeur des groupes à retenir. Le poids essentiel a été porté ici aux données floristiques.

Ces faits sont à confronter avec l'hypothèse de la détermination de la composition floristique avant tout par les conditions de station, ou encore avec l'hypothèse que l'espèce végétale est le meilleur intégrateur de tous les facteurs de l'environnement (BEGUIN e.a. 1974:220), hypothèse sur laquelle ces travaux reposent largement.

5.4 Liens entre les unités de végétation

Les liens entre les 15 groupes de relevés ressortent implicitement des 4 tableaux partiels (fig. 59 p. 144), de même que des graphiques des similitudes floristiques (fig. 60 et 61 p. 146 à 149). La répartition de ces groupes selon le relief (fig. 55 p. 131) offre une bonne vue d'ensemble.

5.4.1 Répartition de la végétation en gradients

Afin de mettre en évidence les gradients fragmentés dans le tableau général de la végétation (fig. 53 p. 128), celui-ci a été redistribué en 4 tableaux partiels (fig. 59 p. 144) qui recouvrent ensemble tous les groupes de relevés et d'espèces. Les groupes surtout d'espèces y ont été réordonnés en conséquence, mais l'ordre à l'intérieur des groupes a été maintenu. Tout comme le tableau général, chaque tableau partiel suit le gradient ou la "variable" :

alpin supérieur —————> alpin inférieur
 peu développé —————> plus développé
 (basique; brut) —————> (acide; altéré)
 faible couverture —————> couverture plus dense,
 chacun le long d'une "constante" correspondant à un même type de situation géomorphologique ou à un même degré d'humidité, et explicitée dans les légendes.

5.4.2 Similitudes floristiques entre relevés

Les similitudes floristiques entre les 138 relevés de la végétation sur serpentine, et leurs 82 espèces principales retenues dans le tableau de la végétation fig. 53 p. 128, ont été calculées à l'aide de l'analyse factorielle de correspondances : graphiques des similitudes fig. 60 p. 146 (méthodes p. 65sq). Afin de rendre le graphique plus lisible, les projections sur les axes 1 et 2, d'une part des relevés fig. 60a p. 146, d'autre part des espèces fig. 60b p. 147, sont représentées séparément.

Les similitudes floristiques à partir des 115 espèces à fréquence >1 (sur 149 espèces en tout) tout autant que les similitudes entre les 38 relevés dont le sol a été analysé et 72 de leurs espèces, fig. 61a p. 148, quoique correspondant à une forte réduction des données, livrent des projections remarquablement semblables. On peut sans doute voir là l'information différenciée contenue dans la constellation d'espèces décrite par un relevé. (Les analyses des correspondances servent ici d'illustration, elles n'ont pas été employées pour l'élaboration du tableau de la végétation).

*

Pouvoir explicatif des axes. La participation à l'explication des similitudes à l'intérieur de la végétation (exprimée par la somme des valeurs propres pour chaque axe, donnée en % de toutes les valeurs propres) comporte :

	serpentine 138 relevés 115 espèces à fréquence >1	serpentine 138 relevés 82 espèces du tab. p. 128	serpentine 38 relevés 72 espèces fig. p. 148	silicates 157 relevés 101 esp (tot 275) ex VETTERLI 82:51
axe 1	12 %	16 %	19 %	14 %
axe 2	6 %	7 %	9 %	12 %
axe 3	5 % $\Sigma=23$ %	6 % $\Sigma=29$ %	7 % $\Sigma=35$ %	10 % $\Sigma=36$ %

Les données sur serpentine recouvrent un spectre de stations énorme, mais avec moins de relevés et moins d'espèces/relevés que sur silicates. (Suite à p. 150).

DESCRIPTION DES UNITES DE VEGETATION DU TABLEAU GENERAL

I EBOULIS, ALPIN SUPERIEUR

- Ia éboulis de crêtes, assez stables et secs
- Ib éboulis de pentes, assez instables et frais
- Ic éboulis raides ombragés humides (nord)
- Id replats de gravier frais

Quoique floristiquement assez semblables, ces quatre unités répandues colonisent des stations nettement différenciées par rapport au relief et à l'humidité.

- végétation Couverture infime, individus disséminés, peu d'espèces, soit vigoureuses à enracinement fort et long apte à un ancrage dans les éboulis, soit menues à racines courtes et denses se nichant dans la terre fine à l'abri des plus grosses pierres.
- géomorphologie Voir dénomination des unités. L'export de matériau est estimé plus important que l'import, p.ex. par ruissellement.
- sol Sols bruts, à altération faible - plus prononcée sur les replats du Id - graviers et pierres prédominants, mais riches en terre fine sous la surface. Squelette plus grossier dans les pentes du Ia.
- humidité
 - Ia enneigement moyen, environ 8 mois (jusqu'au début de juin).
 - Ib,Id enneigement prolongé, jusqu'à 9 mois 1/2 (mi-juillet).
 - Ic même jusqu'à 10 mois 1/2 (jusqu'en août).
- distribution Les quatre unités sont répandues dans la zone alpine supérieure.
 - Ia sur toutes les quatre crêtes, du Weissfluhjoch vers le Mittelgrat et vers le S, du Totalphorn et du Schwarzhorn vers le S, ainsi que sur les promontoires entre Wasserscheidi et Totalpsee.
 - Ib comme Ic, mais en altitude plus basse, ainsi que sur les flancs de part et d'autre des arêtes au S du Weissfluhjoch et du Schwarzhorn.
 - Ic très répandue sur les flancs NE du Weissfluhjoch et au N du Totalphorn.
 - Id sur la plaine inclinée autour de Wasserscheidi et Totalpsee.

II COMBES A NEIGE, ALPIN SUPERIEUR

- IIa combes à neige fraîches
- IIb combes à neige pouvant s'assécher

Ces deux unités, floristiquement nettement différenciées - voir en particulier nombre d'espèces et fréquence de celles-ci plus importants pour IIb - occupent des stations plutôt semblables.

- végétation Recouvrement faible.
 - IIa individus clairsemés, beaucoup de mousses et de lichens.
 - IIb tendance à former des agrégats de végétation, p.ex. sous les talus ou autour de Salix herbacea.
- géomorphologie Situation colluviale, que ce soit au fond des vallées larges (IIa) ou en bas de pente (IIb).
 - IIb à niches plus hétérogènes à cause de réseaux de buttes et de talus.
- sol Squelette à altération avancée, souvent noir plutôt que roux. Sol riche en terre fine brune à noire, mêlée d'humus (moder), sous une surface de graviers et de pierres.
- humidité Enneigement prolongé, de 9 mois (jusqu'au début de juillet), ruissellement important.
 - IIb à niches susceptibles de s'assécher plus.
- distribution Dans l'ensemble peu fréquentes et disséminées : dans la zone de Chlein Wasserscheidi au Totalpsee, jusqu'à Totalp de Parsenn; dans le Dorftälli.
 - IIa assez fréquente dans le haut du Meierhofertälli.

III

SEMI-GAZONS, ALPIN

- IIIa semi-gazons des replats en fond de vallée
- IIIb semi-gazons sur crêtes et replats de pente

Ce groupe, floristiquement inhomogène et peu différencié entre a et b, rassemble toutes les stations à recouvrement faible qui ne sont ni combes à neige, ni éboulis ensoleillés. Les deux unités se distinguent par leur situation géomorphologique, l'altitude et l'altération.

- IIIa ces stations se caractérisent par un réseau de petites terrasses à talus.
- IIIb ces stations peuvent servir de gîte à des animaux, que ce soient des oiseaux qui se perchent sur les rochers dominants ou quelque rare marmotte, et peuvent être accompagnées d'espèces inhabituelles.

- végétation Recouvrement faible, inhomogène, en partie clairsemé, en partie agrégé.
 - IIIa la végétation des terrasses s'apparente au IVa sur les replats, au V sur les talus.
- géomorphologie Lieux caractérisés par une certaine stabilité.
 - IIIa fond de vallée large, en bas de pente S, et sur moraine en bas de pente N.
 - IIIb sur crêtes en altitude plutôt supérieure et sur replats de pente au N en altitude plutôt inférieure, si ce n'est quasi sur roche affleurante.
- sol Sols bruts, peu humeux, où toutes les classes granulométriques sont régulièrement représentées.
 - IIIa squelette fortement altéré, terre fine couleur brun-roux.
 - IIIb squelette à peine altéré, fraction fine grise.
- humidité Enneigement de 8 mois (jusqu'au début de juin). Humidité : conditions fraîches à sèches sans extrêmes.
- distribution IIIa relativement fréquente, typique de la partie moyenne du Meierhofertälli.
 - IIIb disséminée, peu fréquente.

IV

EBOULIS, ALPIN INFÉRIEUR

- IVa éboulis ensoleillés secs
- IVb éboulis ensoleillés frais

Stations homogènes, sans diversité de niches. Pauvres en espèces, réunissant les plus constantes tant des éboulis que des gazons. Le IVb constitue un intermédiaire vers les gazons.

- végétation Recouvrement faible, clairsemé.
- géomorphologie Eboulis instables de matériau fin, sur arêtes inclinées dégagées : export de matériau.
- sol Sol brut à faible altération, gris-bleu.
- humidité Enneigement court, 7 mois 1/2 (jusqu'à mi-mai).
- distribution Lieux susceptibles de s'assécher passablement en été.
 - Peu fréquentes, sur l'arête SE du Totalphorn.

voir :
tableau de la végétation p. 128
texte p. 131 et fig. 56 à 58 p. 138sq
carte p. 28

V LANDINES HERBEUSES, ALPIN INFÉRIEUR

Landines herbeuses, empierrées, lâches, fraîches, de pentes faibles.

végétation	Couverture moyenne, encore lâche ou alors avec plaques de végétation plus dense et intervalles peu colonisés, c.-à-d. assez inhomogène.
géomorphologie	Pentes faibles stables bombées, situées en fond de vallée large et sur pentes dégagées.
sol	Horizon humeux sombre sous les plaques de végétation, terre fine rousse, squelette passablement altéré.
humidité	Enneigement moyen, 8 mois (jusqu'à fin mai). Stations fraîches à sèches.
distribution	Très répandue dans la partie inférieure du Meierhofertälli, sur le flanc E de la Totalp de Parsenn.

VI LANDES, ALPIN INFÉRIEUR ET SUBALPIN

Via landes de pentes ensoleillées sèches

Vib landes herbeuses subalpines

Ces deux unités se distinguent floristiquement par une série d'espèces, correspondant du point de vue stationnel à une différence d'altitude et d'humidité.

végétation	Couverture moyenne, homogènement lâche, intervalles ouverts réduits. Végétation encore accompagnée des constantes des éboulis. Via divers buissons nains prédominants. Vib forme intermédiaire entre lande et gazon.
géomorphologie	Pentes ensoleillées, stabilisées, apport et export négligeables. Via plutôt bombées Vib à mi-pente ou en bas de pente.
sol	Horizon humeux, beaucoup d'humus brut surtout pour le Via. Les diverses granulosités bien représentées, y compris la terre fine. Altération avancée, plus encore pour le Vib.
humidité	Enneigement plutôt court, 7 mois (jusqu'au début de mai). Via station légèrement plus sèche que Vib en bas de pente.
distribution	Limitées au SE du Totalhorn, vers le Panoramaweg.

VII GAZONS, ALPIN INFÉRIEUR

VIIa gazons graveleux frais

VIIb gazons humeux frais

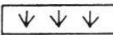
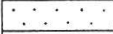
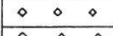
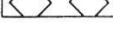
Ces gazons denses sont floristiquement assez semblables. Les espèces constantes dans les éboulis et semi-gazons en sont absentes.

végétation	Couverture dense et homogène, niches de terre fine non colonisée rares. Les herbacées dominant par rapport aux buissons nains, encore plus nettement dans le VIIb.
géomorphologie	Situations à tendance colluviale, bas de pentes, replats et légères combes. Accumulation de terre fine.
sol	Sol développé, à couche de moder brun-noir. Squelette plutôt peu abondant dans l'horizon des racines, fortement altéré.
humidité	Enneigement plutôt long, 8 mois (jusqu'au début de juin). Parfois ruissellement. VIIb reste plus frais que VIIa.
distribution	Sur petites surfaces, disséminées et peu fréquentes, en mosaïque avec les unités V, VI. Dans toute la zone du bas du Meierhofertälli, de l'E du Totalhorn jusqu'à la Totalp de Parsenn.

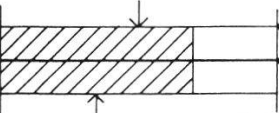
Définitions des termes appliqués à la végétation sur serpentine à Davos
Et légende des figures 56, 57, 58 des p. 138 à 143.

éboulis : (debris) station à amas de pierres, gravier et terre fine, à couverture végétale infime.
semi-gazon : (semi-lawn) formation à dominance d'herbacées vivaces non ligneuses (h+c), à couverture végétale de 10-40 %.
gazon-pelouse : (lawn) formation à dominance d'herbacées vivaces non ligneuses (h+c), à couverture végétale de 40-100 %, par plaques denses.
landine : (dwarf heath) formation où les buissons nains rampants, chamaephytes ligneux (z) <10 cm de hauteur, prédominant.
lande : (heath) formation où les buissons nains dressés, chamaephytes ligneux (z) de 5-20 cm de hauteur, prédominant.

*

altitude : alpin supérieur : 2400 - 2700 m
alpin inférieur : 2100 - 2400 m
subalpin : < 2200 m
pente (slope) : forte : > 60 % de pente
moyenne : 40 - 60 % "
faible : 20 - 40 % "
replat : < 20 % "
altération de la roche : 4 : fortement altérée (much altered)
3 : passablement " (fairly "
2 : moyennement " (middle "
1 : peu " (little "
0 : non " (not "
granulosité : estimée à l'oeil pour la surface de chaque relevé ($\Sigma = 100\%$)
vég.  : (végétation)
t.f.  : terre fine (fine earth) : < .2 cm
grav.  : gravier (gravel) : .2 - 2 cm
cail.  : cailloux (pebbles) : 2 - 20 cm
blocs  : blocs (blocks) : > 20 cm
humidité : échelle : sec-frais-humide-mouillé (dry-moist-humid-wet)
enneigement (snow-covering) : court (short) : premiers lieux dégagés à la fonte pour cette altitude, 15 j. à 1 mois (month) avant la moyenne
moyen (mean) : 8 1/2 mois à 2700 m - de mi-octobre à mi-juin
7 1/2 à 8 mois à 2200 m - de mi-oct. à fin mai
long (long) : derniers lieux dégagés pour cette altitude, jusqu'à 2 mois plus tard que la moyenne, c.-à-d. jusqu'à fin août en altitudes supérieures
recouvrement de la végét. : dense : > 50 % de couverture végétale
moyen : 15 - 50 % " " "
faible : 7 - 15 % " " "
infime : < 7 % " " "
formes biologiques : en proportion des espèces et non de la couverture végétale (selon LANDOLT 1977:61sq)
th  : (t+u) thérophytes et théro-hémicryptophytes
ph  : (p+i+n+j+z) nano- et phanérophytes verts estivaux et sempervirens ici sous forme de buissons nains, ainsi que chamaephytes ligneux
ge  : (g) géophytes
ch  : (c) chamaephytes herbacés
he  : (h) hémicryptophytes

*

largeur du groupe de relevés proportionnelle au nb de relevés qui le constituent (nb de relevés)

écart type Sx (p. 65)
valeur moyenne pour le groupe de relevés
proportion de prélèvements (sols etc.) pour le groupe de relevés

(width of relevé group proportional to no of relevés)
(no of relevés)
(standard deviation Sx)
(average value for the group of relevés)
(part of soil samples for the relevé group)

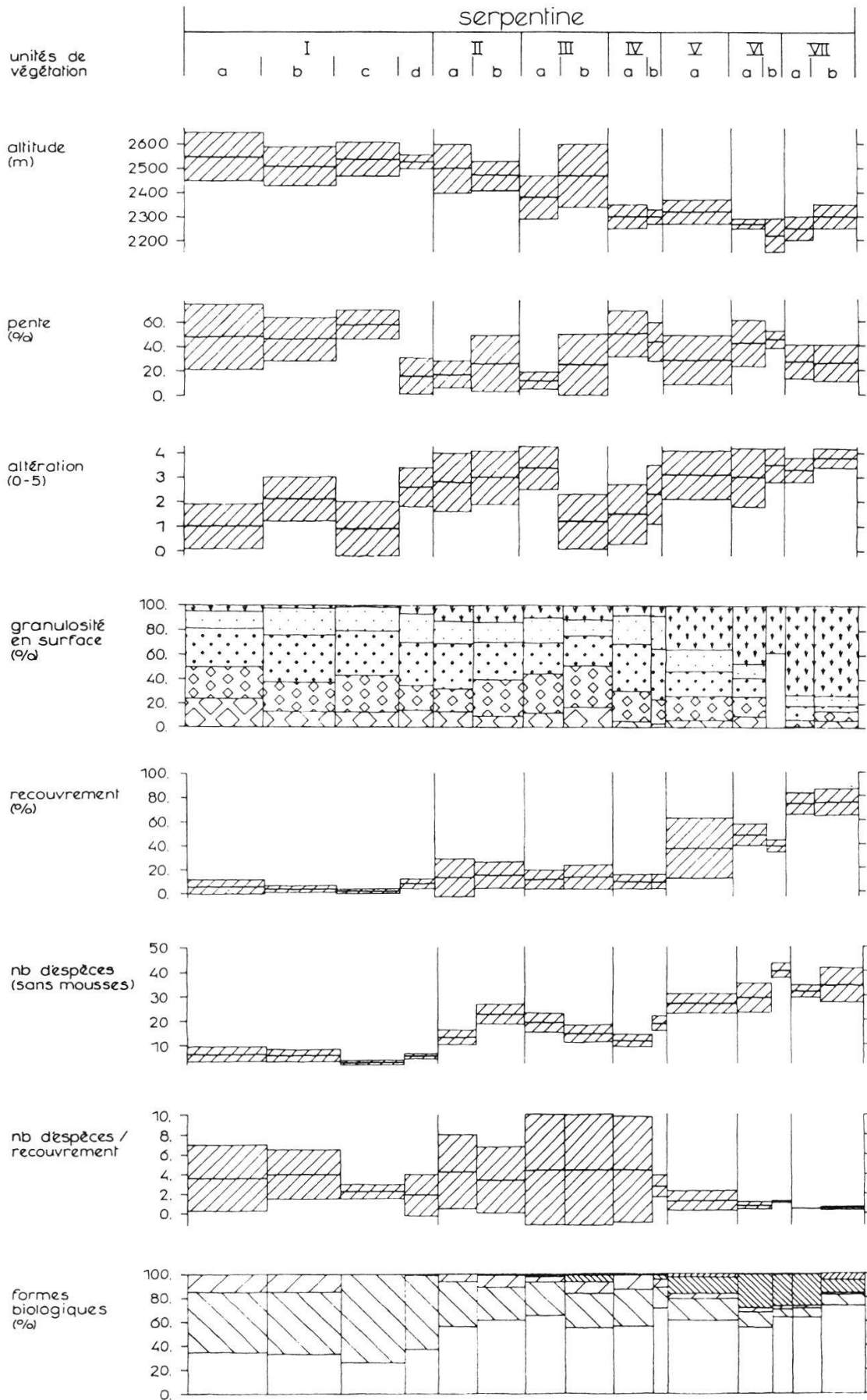


Fig. 56

Caractérisation des stations et de la colonisation de la serpentine selon les unités de végétation de la p. 128, p. de gauche; et comparaison avec la végétation sur substrats voisins, selon VETTERLI (1981:partiellement publié, 1982:annexe 2), p. de droite. Voir légendes et données p. 130, 137, annexe 4.

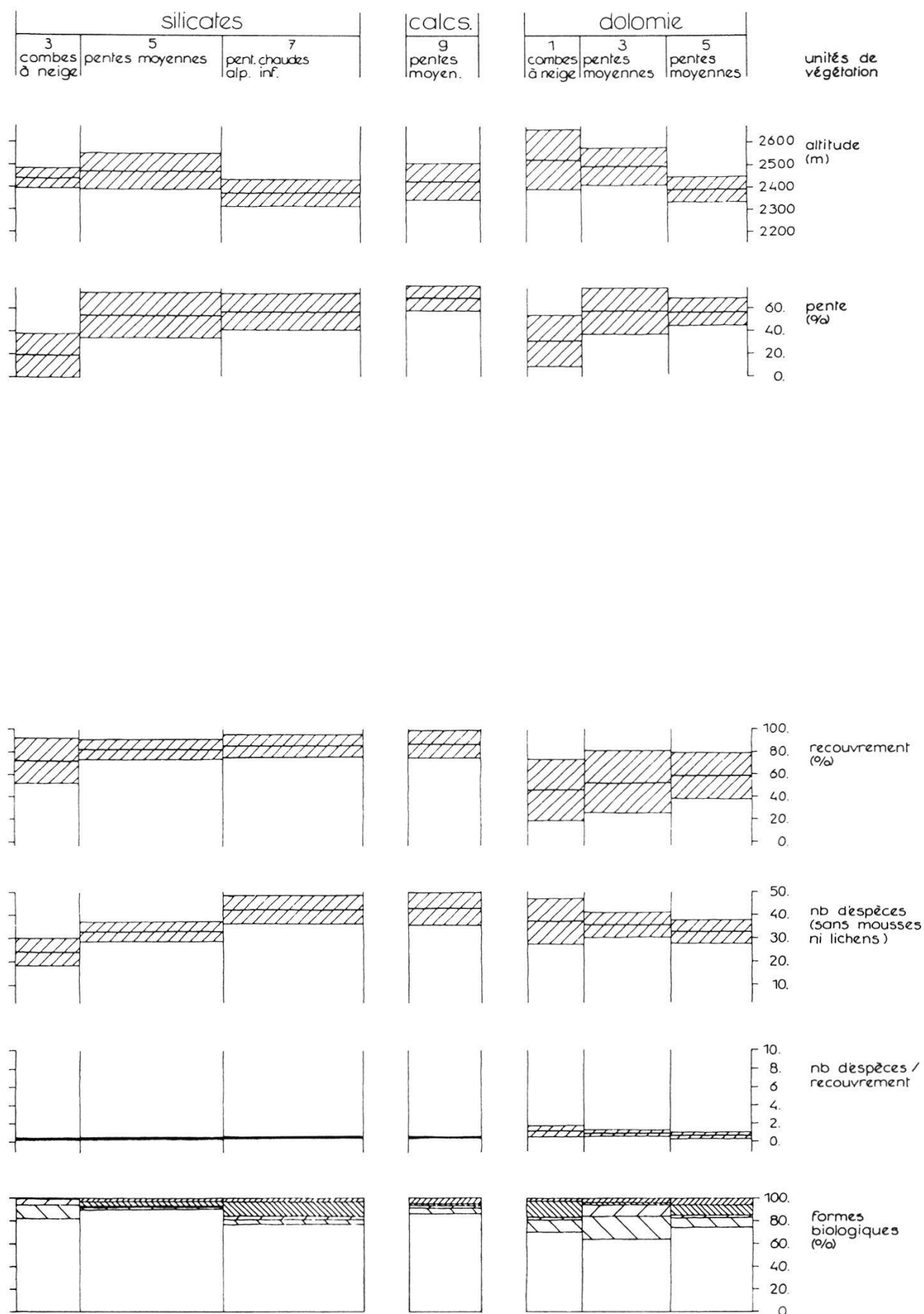


Fig. 56

Characterization of the habitats and colonization of serpentine according to the vegetation units of p. 128, left page; and comparison with the vegetation on adjacent substrates according to VETTERLI (1981:partially published, 1982:annexe 2), right page. See legends and data p. 130, 137, annex 4.

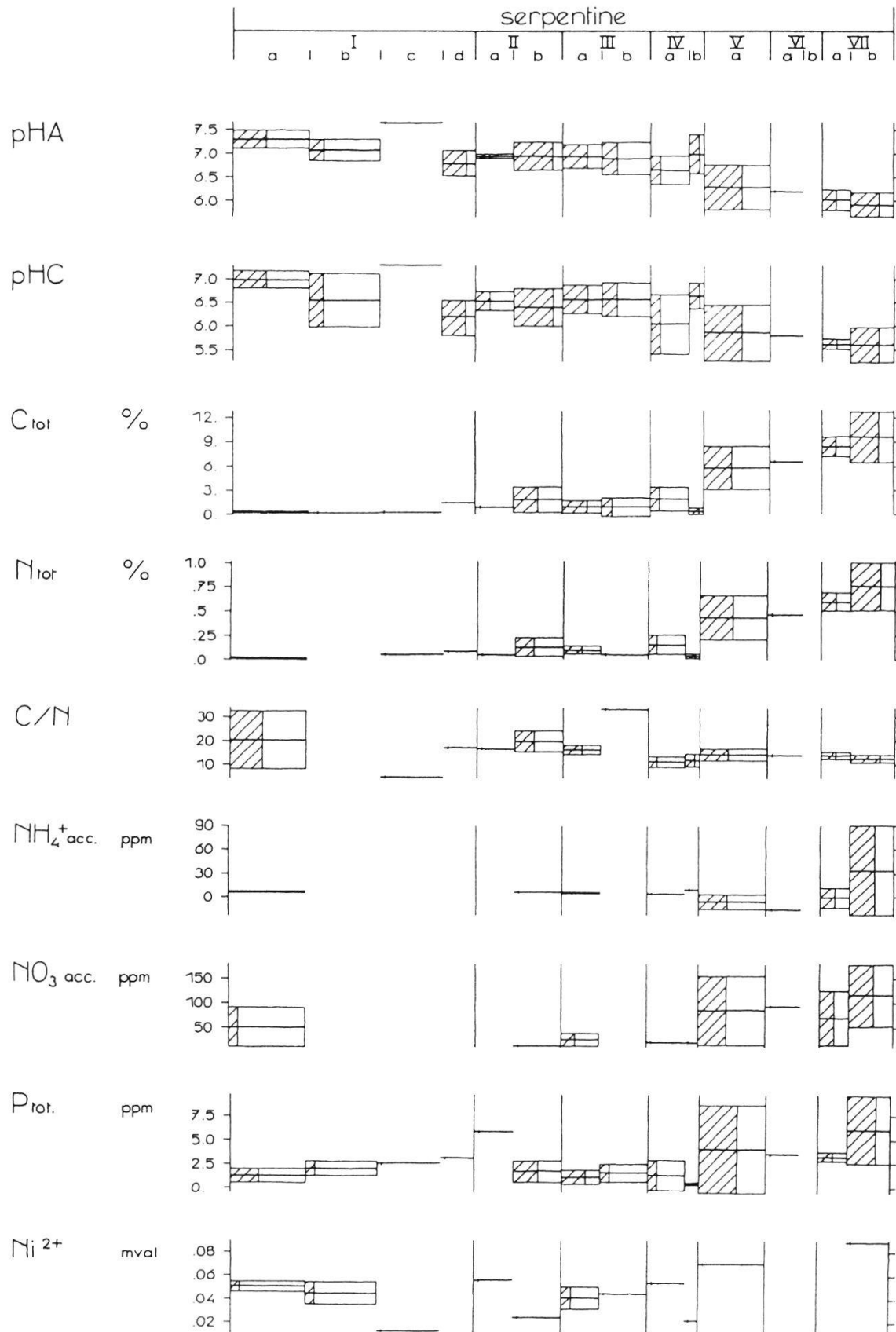


Fig. 57

Caractérisation pédochimique et granulométrique des unités de végétation sur serpentine. Voir terminologie pédologique annexe 1, légende p. 137; et p. 68sq.

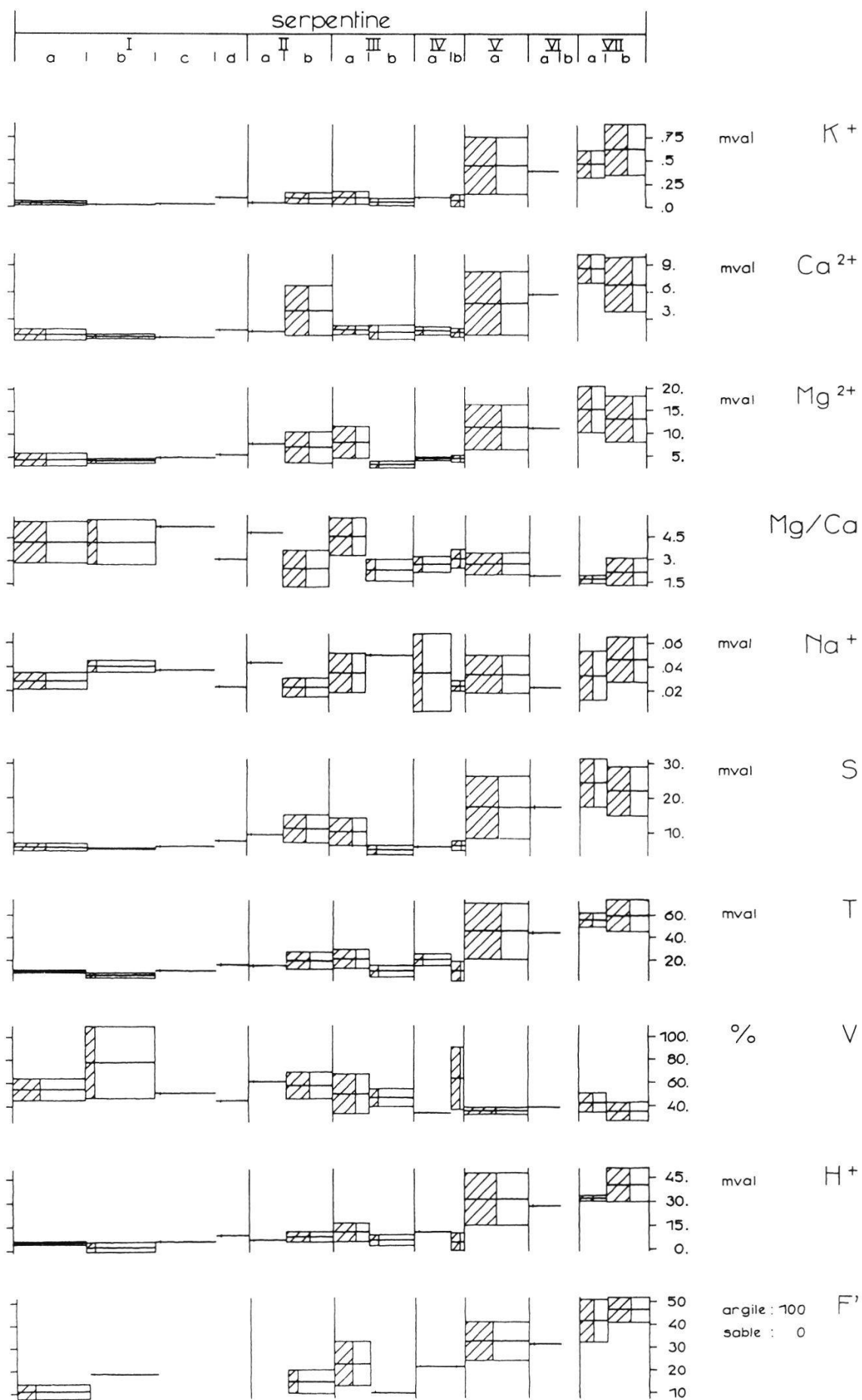


Fig. 57

Pedochemical and granulometric characterization of the vegetation units on serpentine. See pedological terminology annex 1, legend p. 137; and p. 68sq.

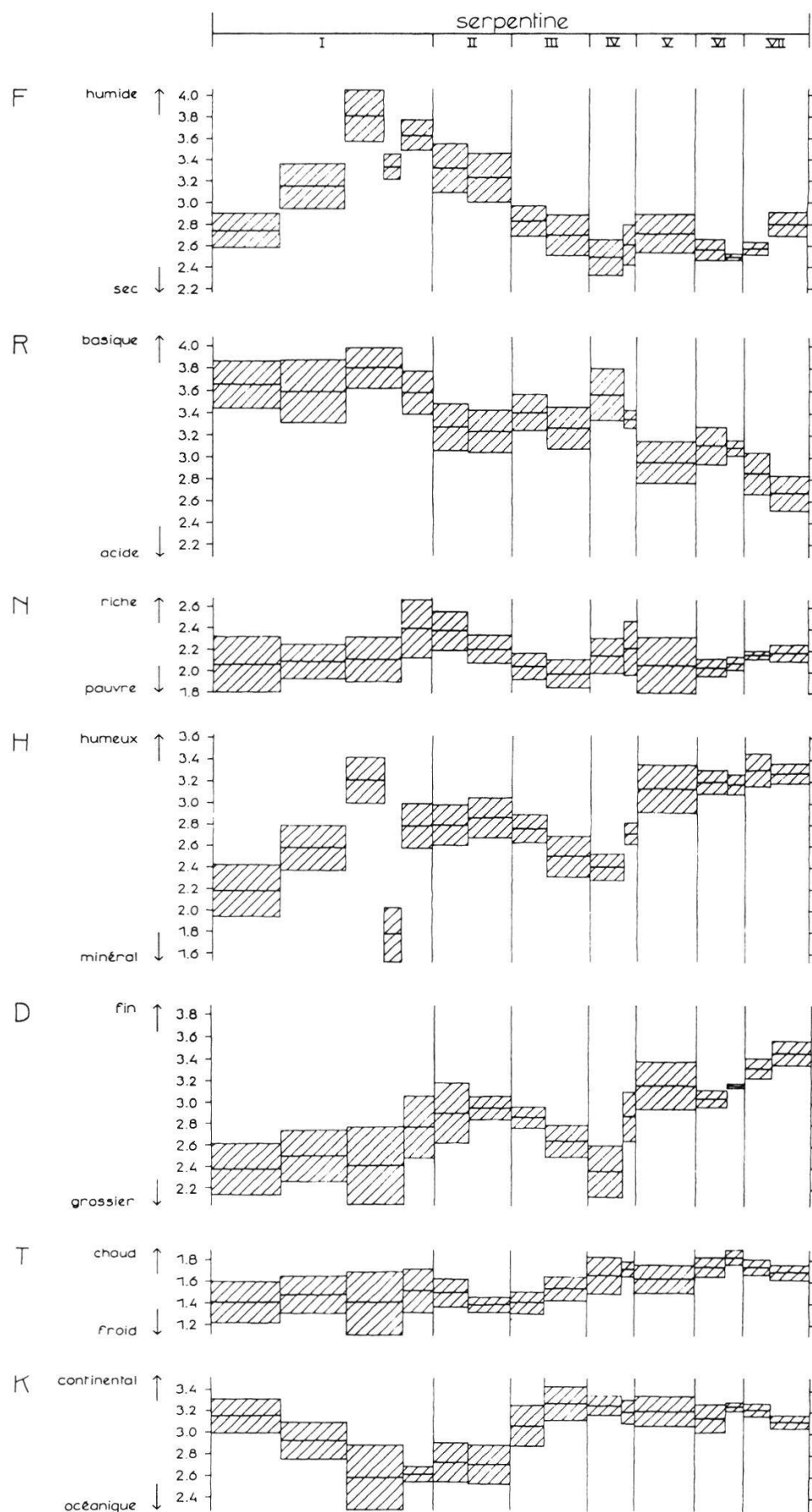


Fig. 58
Valeurs indicatrices moyennes (selon LANDOLT 1977) des relevés de serpentine, sans cryptogames, p. de gauche; et comparaison avec la végétation sur substrats voisins, selon VETTERLI (1981:partiellement publié, 1982:55), p. de droite. Voir légende p. 137 et annexe 1 p. III; texte p. 156.

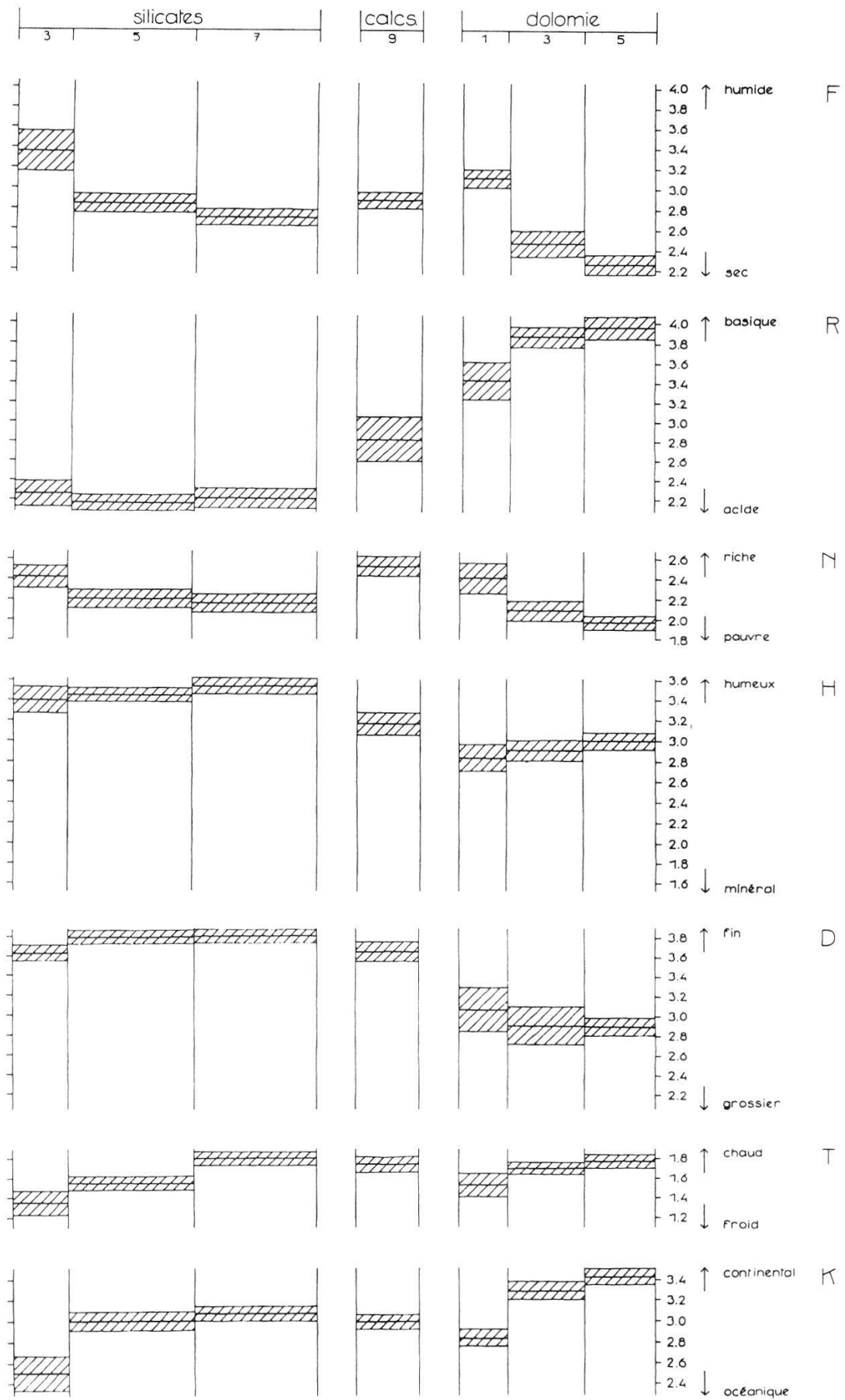


Fig. 58

Mean indicator values (according to LANDOLT 1977) of the serpentine relevés without cryptogams, left page; and comparison with the vegetation on adjacent substrates according to VETTERLI (1981:partially published, 1982:55), right page. See legend p. 137 and annex 1 p. III; text p. 156.

IC	ID	(IB)	IIA	IIB	(IIIA) VA	VIIB	VEGETATION SUR SERPENTINE TABLEAU PARTIEL NO 1
NO DES RELEVES							
17	18	19	20	21	22	23	SAXIFRAGA STELLARIS
24	25	26	27	28	29	30	HUTCHINSONIA ALPINA
31	32	33	34	35	36	37	CERASTIUM LATIFOLIUM
38	39	40	41	42	43	44	POA ALPINA
45	46	47	48	49	50	51	MINUARTIA ALPINA
52	53	54	55	56	57	58	MINUARTIA VERNALIS
59	60	61	62	63	64	65	CARDAMINE RESEDIFOLIA
66	67	68	69	70	71	72	MOERHINGIA CILIATA
73	74	75	76	77	78	79	TARAXACUM ALPINUM
80	81	82	83	84	85	86	ACHILLEA ATRATA
87	88	89	90	91	92	93	SAGINA LINNAEI
94	95	96	97	98	99	100	LUZULA SPADICEA
101	102	103	104	105	106	107	RUMEX NIVALIS
108	109	110	111	112	113	114	VERONICA ALPINA
115	116	117	118	119	120	121	GNAPHALIUM SUPINUM
122	123	124	125	126	127	128	ARENARIA BIFLORA
129	130	131	132	133	134	135	CAREX PARVIFLORA
136	137	138	139	140	141	142	SALIX HERBACEA
143	144	145	146	147	148	149	MINUARTIA SEDOIDES
150	151	152	153	154	155	156	CAMPANULA SCHEUCHZERI
157	158	159	160	161	162	163	SILENE ACAULIS
164	165	166	167	168	169	170	FESTUCA PUMILA
171	172	173	174	175	176	177	VIOLA CALCARATA
178	179	180	181	182	183	184	THYMUS POLYTRICHUS
185	186	187	188	189	190	191	BISCUTELLA LEVIGATA
192	193	194	195	196	197	198	SOLIDAGO ALPESTRIS
199	200	201	202	203	204	205	LUZULA LUTEA
206	207	208	209	210	211	212	JUNCUS TRIFIDUS
213	214	215	216	217	218	219	HOMOZYNE ALPINA
220	221	222	223	224	225	226	SOLDANELLA ALPINA
227	228	229	230	231	232	233	CETRARIA ISLANDICA
234	235	236	237	238	239	240	GENTIANA KOCHIANA
241	242	243	244	245	246	247	SELAGINELLA SELAGINOIDES
248	249	250	251	252	253	254	LEONTODON HELVETICUS
255	256	257	258	259	260	261	VACCINIUM GAULTHERIOIDES
262	263	264	265	266	267	268	DRYAS OCTOPETALA
269	270	271	272	273	274	275	LOISELIERIA PROCLUMENS
276	277	278	279	280	281	282	CAREX SEMPERVIRENS
283	284	285	286	287	288	289	ANTHYLLIS ALPESTRIS
290	291	292	293	294	295	296	LOTUS ALPINUS
297	298	299	300	301	302	303	BARTSIA ALPINA
304	305	306	307	308	309	310	BELLIDIASTRUM MICHELII
311	312	313	314	315	316	317	GENTIANA CAMPESTRIS
318	319	320	321	322	323	324	CAREX CURVULA
325	326	327	328	329	330	331	LIGUSTICUM MUTELLINOIDES
332	333	334	335	336	337	338	LYCOPODIUM SELAGO
339	340	341	342	343	344	345	GEUM MONTANUM
346	347	348	349	350	351	352	POTENTILLA AUREA
353	354	355	356	357	358	359	EUPHRASIA MINIMA
360	361	362	363	364	365	366	POLYGONUM VIVIPARUM
367	368	369	370	371	372	373	SENECIO DORONICUM
374	375	376	377	378	379	380	ANTHOXANTHUM ALPINUM
381	382	383	384	385	386	387	FESTUCA VIOLACEA
388	389	390	391	392	393	394	VACCINIUM MYRTILLUS
395	396	397	398	399	400	401	RANUNCULUS GREUTERIANUS
402	403	404	405	406	407	408	CAMPANULA BARBATA
409	410	411	412	413	414	415	SOLDANELLA PUSILLA
416	417	418	419	420	421	422	LIGUSTICUM MUTELLINA
423	424	425	426	427	428	429	HELIOTRICHON VERSICOLOR
430	431	432	433	434	435	436	TRICHOPOPHORUM CAESPITOSUM
437	438	439	440	441	442	443	CAREX FERRUGINEA
444	445	446	447	448	449	450	GENTIANA VERNALIS
451	452	453	454	455	456	457	DORONICUM GRANDIFLORUM
458	459	460	461	462	463	464	CERASTIUM TRIGYNUM

Fig. 59-1
Tableau partiel 1 de la végétation sur serpentine (cf tab. p. 128, texte p. 133)
Const.: lieux à couverture nivale plutôt : fairly long snow-covered sites;
longue; frais à humides; pentes N : moist to humid; N slopes or
ou situations à tendance colluviale : sites with colluvial tendencies
Varia.: altitude décroissante (en particu- : decreasing altitude (especially
lier localités en descendant de : sites form Wasserscheidi going
Wasserscheidi vers Meierhofertälli) : down into Meierhofertälli)
numérotation selon tableau général p. 128 : numbering according to p. 128.

IB	IA	IVA	IVB	VEGETATION SUR SERPENTINE TABLEAU PARTIEL NO 4
NO DES RELEVES				
17	18	19	20	SAXIFRAGA STELLARIS
21	22	23	24	HUTCHINSONIA ALPINA
25	26	27	28	MINUARTIA ALPINA
29	30	31	32	CARDAMINE RESEDIFOLIA
33	34	35	36	MINUARTIA VERNALIS
37	38	39	40	POA ALPINA
41	42	43	44	CERASTIUM LATIFOLIUM
45	46	47	48	SILENE WILDENOWII
49	50	51	52	VIOLA CALCARATA
53	54	55	56	THYMUS POLYTRICHUS
57	58	59	60	BISCUTELLA LEVIGATA
61	62	63	64	SOLIDAGO ALPESTRIS
65	66	67	68	FESTUCA PUMILA
69	70	71	72	LEONTODON HYOSCINOIDES
73	74	75	76	DESCHAMPSIA FLEXUOSA
77	78	79	80	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA
81	82	83	84	CARDUS DEFLORATUS
85	86	87	88	ASPLENIUM VERIDE
89	90	91	92	SALIX BREVISERRATA
93	94	95	96	AGROSTIS ALPINA
97	98	99	100	LUZULA LUTEA
101	102	103	104	JUNCUS TRIFIDUS
105	106	107	108	HOMOZYNE ALPINA
109	110	111	112	SOLDANELLA ALPINA
113	114	115	116	CETRARIA ISLANDICA
117	118	119	120	GENTIANA KOCHIANA
121	122	123	124	SELAGINELLA SELAGINOIDES
125	126	127	128	LEONTODON HELVETICUS
129	130	131	132	SENECIO DORONICUM
133	134	135	136	ANTHOXANTHUM ALPINUM

Fig. 59-4
Tableau partiel 4
Constante : éboulis
Variable : de frais à sec
Partial table 4
Constant : debris
Variable : from moist to dry

IB	IIIB	IIIA	VA	VIIB	VIIA	VEGETATION SUR SERPENTINE TABLEAU PARTIEL NO 2
NO DES RELEVES						
11122222222233888888882222222290000000001133333333222222	78901234567890176543210987654321090123456789012012345678456789					
11	1	+	+	+	+	CARDAMINE RESEDIFOLIA 6
16	1	+	+	+	+	LINARIA ALPINA 11
17	1	+	+	+	+	SAXIFRAGA STELLARIS 12
18	1	+	+	+	+	HUTCHINSONIA ALPINA 9
19	1	+	+	+	+	CERASTIUM LATIFOLIUM 10
20	1	+	+	+	+	POA ALPINA 7
21	1	+	+	+	+	MINUARTIA VERNALIS 8
22	1	+	+	+	+	SILENE WILLDENOWII 13
23	1	+	+	+	+	SALIX BREVISERRATA 2
24	1	+	+	+	+	AGROSTIS ALPINA 15
25	1	+	+	+	+	MINUARTIA SEDOIDES 17
26	1	+	+	+	+	FESTUCA PUMILA 18
27	1	+	+	+	+	VIOLA CALCARATA 16
28	1	+	+	+	+	CAMPANULA SCHEUCHZERI 14
29	1	+	+	+	+	SILENE ACAULIS 19
30	1	+	+	+	+	CAREX PARVIFLORA 21
31	1	+	+	+	+	SALIX HERBACEA 20
32	1	+	+	+	+	THYMUS POLYTRICHUS 11
33	1	+	+	+	+	BISCUTELLA LEVIGATA 12
34	1	+	+	+	+	SOLIDAGO ALPESTRIS 13
35	1	+	+	+	+	LUZULA LUTEA 14
36	1	+	+	+	+	JUNCUS TRIFIDUS 15
37	1	+	+	+	+	HOMOXYNE ALPINA 16
38	1	+	+	+	+	SOLDANELLA ALPINA 17
39	1	+	+	+	+	CETRARIA ISLANDICA 18
40	1	+	+	+	+	GENTIANA KOCHIANA 19
41	1	+	+	+	+	SELAGINELLA SELAGINOIDES 20
42	1	+	+	+	+	LEONTODON HELVETICUS 21
43	1	+	+	+	+	VACCINIUM GAULTHERIOIDES 22
44	1	+	+	+	+	DRYAS OCTOPETALA 23
45	1	+	+	+	+	LOISELEURIA PROCUMBENS 24
46	1	+	+	+	+	CAREX SEMPERVIRENS 25
47	1	+	+	+	+	ANTHYLLIS ALPESTRIS 26
48	1	+	+	+	+	LOTUS ALPINUS 27
49	1	+	+	+	+	BARTSIA ALPINA 28
50	1	+	+	+	+	BELLIDIATRUM MICHELII 29
51	1	+	+	+	+	GENTIANA CAMPESTRIS 30
52	1	+	+	+	+	CAREX CURVULA 31
53	1	+	+	+	+	LIGUSTICUM MUTELLINOIDES 32
54	1	+	+	+	+	LYCOPodium SELAGO 33
55	1	+	+	+	+	GEUM MONTANUM 34
56	1	+	+	+	+	POTENTILLA AUREA 35
57	1	+	+	+	+	EUPHRASIA MINIMA 36
58	1	+	+	+	+	POLYGONUM VIVIPARUM 37
59	1	+	+	+	+	SENECIO DORONICUM 38
60	1	+	+	+	+	ANTHAXANTHUM ALPINUM 39
61	1	+	+	+	+	FESTUCA VIOLACEA 40
62	1	+	+	+	+	VACCINIUM MYRTILLUS 41
63	1	+	+	+	+	RANUNCULUS GRENIERIANUS 42
64	1	+	+	+	+	CAMPANULA BARBATA 43
65	1	+	+	+	+	SOLDANELLA PUSILLA 44
66	1	+	+	+	+	LIGUSTICUM MUTELLINA 45
67	1	+	+	+	+	HELIOTRICHON VERSICOLOR 46
68	1	+	+	+	+	ERICA CARNEA 47
69	1	+	+	+	+	DAPHNE STRIATA 48
70	1	+	+	+	+	POLYGALA CHAMAEBUXUS 49
71	1	+	+	+	+	
72	1	+	+	+	+	
73	1	+	+	+	+	
74	1	+	+	+	+	
75	1	+	+	+	+	
76	1	+	+	+	+	
77	1	+	+	+	+	
78	1	+	+	+	+	
79	1	+	+	+	+	
80	1	+	+	+	+	
81	1	+	+	+	+	

Fig. 59-2

Tableau partiel 2 de la végétation sur serpentine

Constante : faibles pentes, moyennement fraîches : *slight slopes, mean moisture*

Variable : d'une végétation clairsemée à dense : *from scattered to dense veg.*

IA	IIIB	VIA	VIB	VEGETATION SUR SERPENTINE TABLEAU PARTIEL NO 3
NO DES RELEVES				
11111111888888887711111112222	1234567890123456765432109834567890123			
14	1	+	+	CERASTIUM LATIFOLIUM 9
15	1	+	+	POA ALPINA 10
16	1	+	+	CARDAMINE RESEDIFOLIA 11
17	1	+	+	MINUARTIA VERNALIS 12
18	1	+	+	SILENE WILLDENOWII 13
19	1	+	+	VIOLA CALCARATA 14
20	1	+	+	MINUARTIA SEDOIDES 15
21	1	+	+	CAMPANULA SCHEUCHZERI 16
22	1	+	+	SILENE ACAULIS 17
23	1	+	+	FESTUCA PUMILA 18
24	1	+	+	ASPLENIUM VIRIDE 19
25	1	+	+	SALIX BREVISERRATA 20
26	1	+	+	AGROSTIS ALPINA 21
27	1	+	+	THYMUS POLYTRICHUS 22
28	1	+	+	BISCUTELLA LEVIGATA 23
29	1	+	+	SOLIDAGO ALPESTRIS 24
30	1	+	+	LUZULA LUTEA 25
31	1	+	+	JUNCUS TRIFIDUS 26
32	1	+	+	HOMOXYNE ALPINA 27
33	1	+	+	SOLDANELLA ALPINA 28
34	1	+	+	CETRARIA ISLANDICA 29
35	1	+	+	GENTIANA KOCHIANA 30
36	1	+	+	SELAGINELLA SELAGINOIDES 31
37	1	+	+	LEONTODON HELVETICUS 32
38	1	+	+	VACCINIUM GAULTHERIOIDES 33
39	1	+	+	DRYAS OCTOPETALA 34
40	1	+	+	LOISELEURIA PROCUMBENS 35
41	1	+	+	CAREX SEMPERVIRENS 36
42	1	+	+	ANTHYLLIS ALPESTRIS 37
43	1	+	+	LOTUS ALPINUS 38
44	1	+	+	BARTSIA ALPINA 39
45	1	+	+	BELLIDIATRUM MICHELII 40
46	1	+	+	GENTIANA CAMPESTRIS 41
47	1	+	+	CARDUS DEFLORATUS 42
48	1	+	+	ERICA CARNEA 43
49	1	+	+	DAPHNE STRIATA 44
50	1	+	+	POLYGALA CHAMAEBUXUS 45
51	1	+	+	RHODODENDRON FERRUGINEUM 46
52	1	+	+	POLYGALA ALPESTRIS 47
53	1	+	+	PULSATILLA VERNALIS 48
54	1	+	+	LARIX DECEIDUA 49
55	1	+	+	CAREX ORNITHOPODA 50
56	1	+	+	CAREX ERICETORUM 51
57	1	+	+	THESMUS ALPINUM 52
58	1	+	+	SENECIO DORONICUM 53
59	1	+	+	ANTHAXANTHUM ALPINUM 54
60	1	+	+	FESTUCA VIOLACEA 55
61	1	+	+	VACCINIUM MYRTILLUS 56
62	1	+	+	RANUNCULUS GRENIERIANUS 57
63	1	+	+	CAMPANULA BARBATA 58
64	1	+	+	SOLDANELLA PUSILLA 59
65	1	+	+	LIGUSTICUM MUTELLINA 60
66	1	+	+	HELIOTRICHON VERSICOLOR 61
67	1	+	+	
68	1	+	+	
69	1	+	+	
70	1	+	+	
71	1	+	+	
72	1	+	+	
73	1	+	+	

Fig. 59-3

Tableau partiel 3

Constante : pentes ensoleillées

Variable : des semi-gazons
aux landes sèches

Partial table 3

Constant : sunny slopes

Variable : semi-lawn
to dry heath

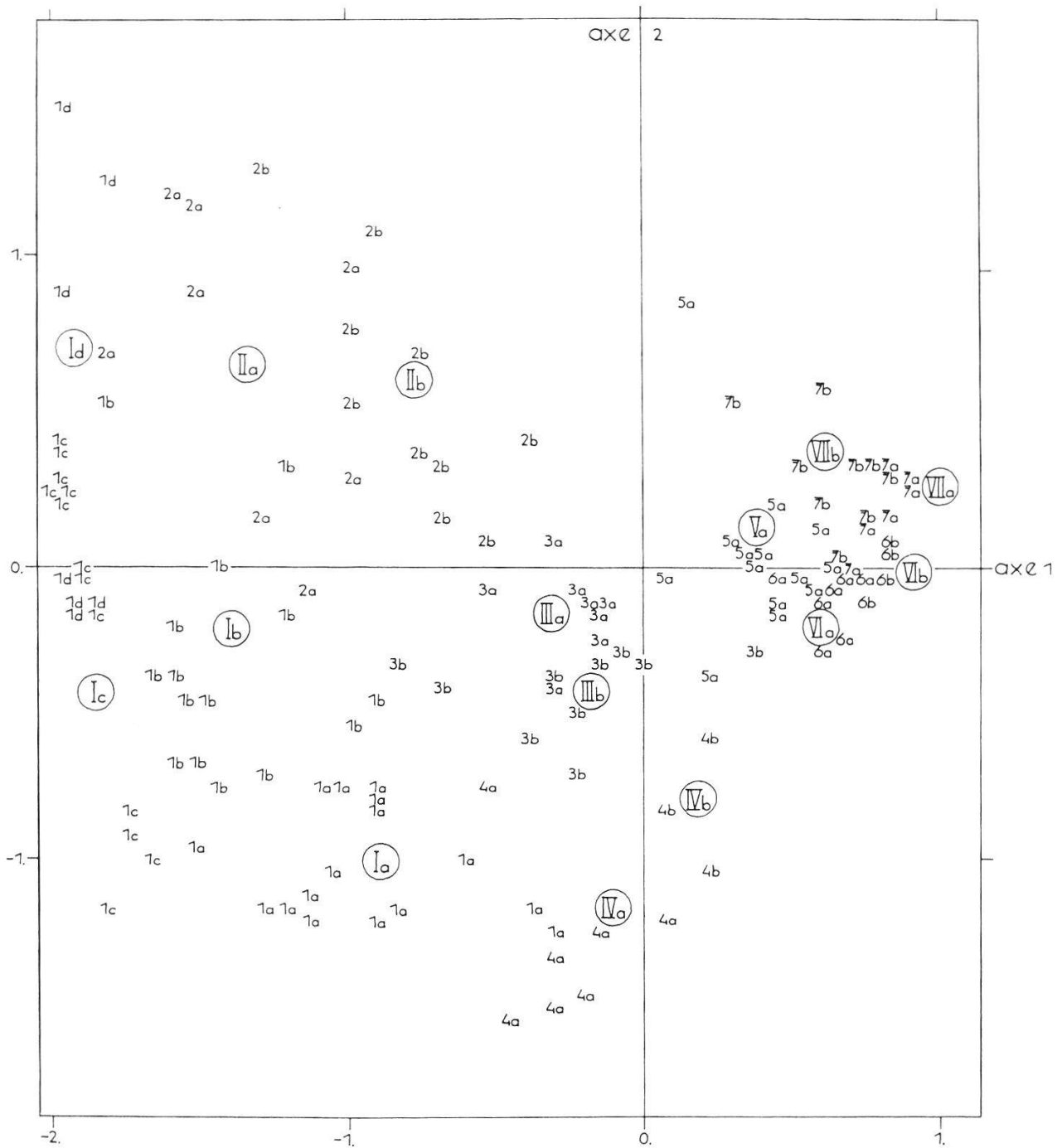


Fig. 60a

Graphique des similitudes floristiques de l'analyse factorielle des correspondances entre les 138 relevés de la végétation sur serpentine et 82 de leurs (149) espèces : projection des **relevés** 1a-7b.

Comparer avec la distribution des unités de végétation selon le relief p. 131 et selon les tableaux partiels p. 144sq.

1a à 7b : projection des relevés caractérisés par l'unité de végétation à laquelle ils ont été assignés dans le tableau général, p. 128 (en chiffres arabes pour raisons graphiques).

Ia à VIIb : résumés introduits des unités de végétation (légende p. 130).

Graph of the floristic similarities of the correspondence analysis among the 138 vegetation relevés on serpentine and 82 of their (149) species : projection of the **relevés** 1a to 7b.

Compare with the distribution of the vegetation units according to the topography p. 131 and to the partial tables p. 144sq.

1a to 7b : projection of the relevés marked by the vegetation units they were assigned to in the general table, p. 128 (in Arabic ciphers for graphic reasons).

Ia to VIIb : summaries of the vegetation units added (legend p. 130).

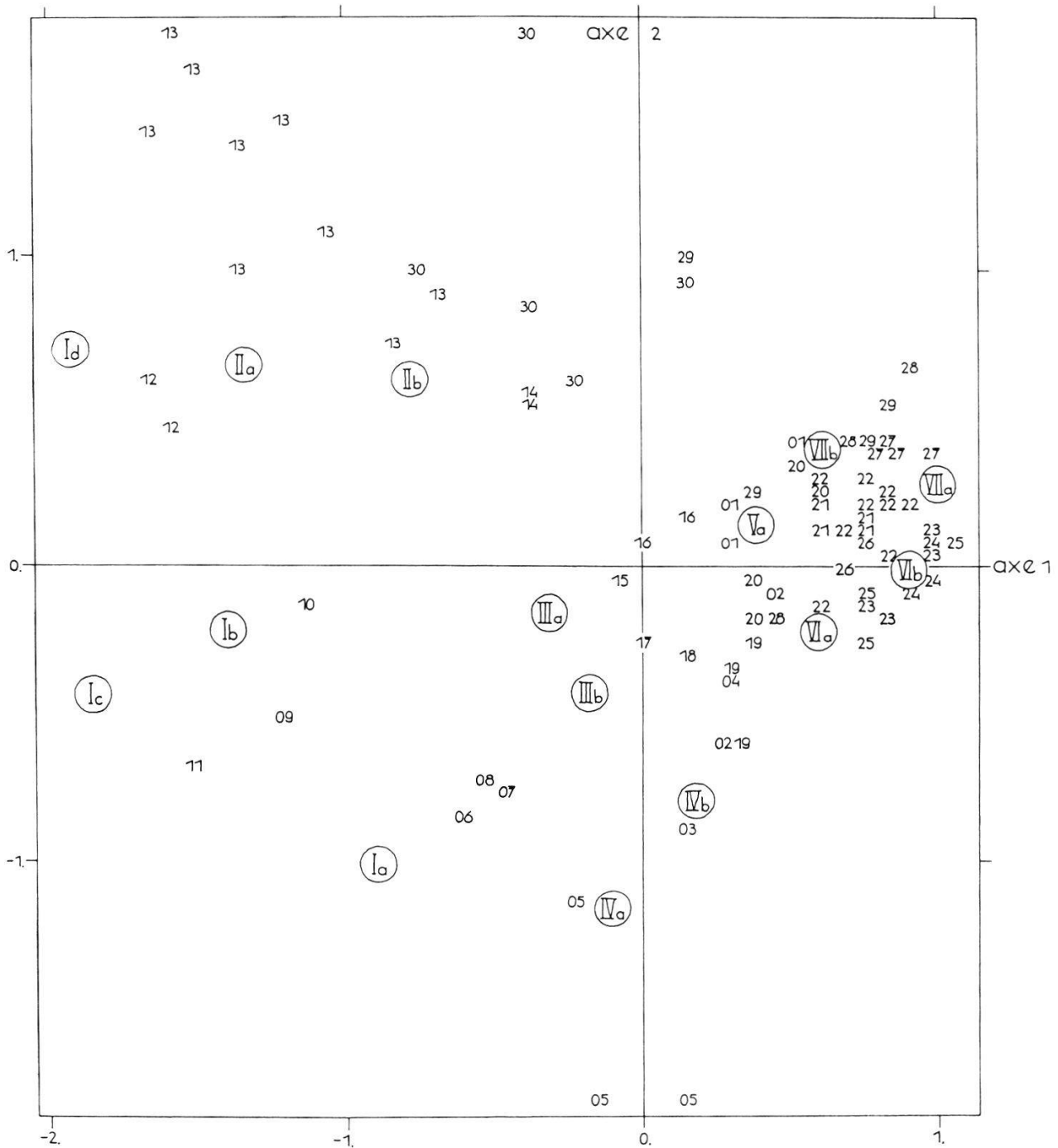


Fig. 60b

Graphique des similitudes floristiques de l'analyse factorielle des correspondances entre les 138 relevés de la végétation sur serpentine et 82 de leurs (149) espèces : projection des **espèces** 01 à 30.

(Lecture des graphiques p. 66; texte p. 133, 150).

01 à 30 : projection des espèces caractérisées par le numéro du groupe auquel elles ont été assignées dans le tableau général, p. 128.

Ia à VIIb : résumés introduits des unités de végétation (légende p. 130).

Graph of the floristic similarities of the correspondence analysis among the 138 vegetation relevés on serpentine and 82 of their (149) species : projection of the **species** 01 to 30 (graph lecture p. 66; text p. 133 and 150).

01 to 30 : projection of the species marked by the number of the group they were assigned to in the general vegetation table, p. 128.

Ia to VIIb : summaries of the vegetation units added (legend p. 130).

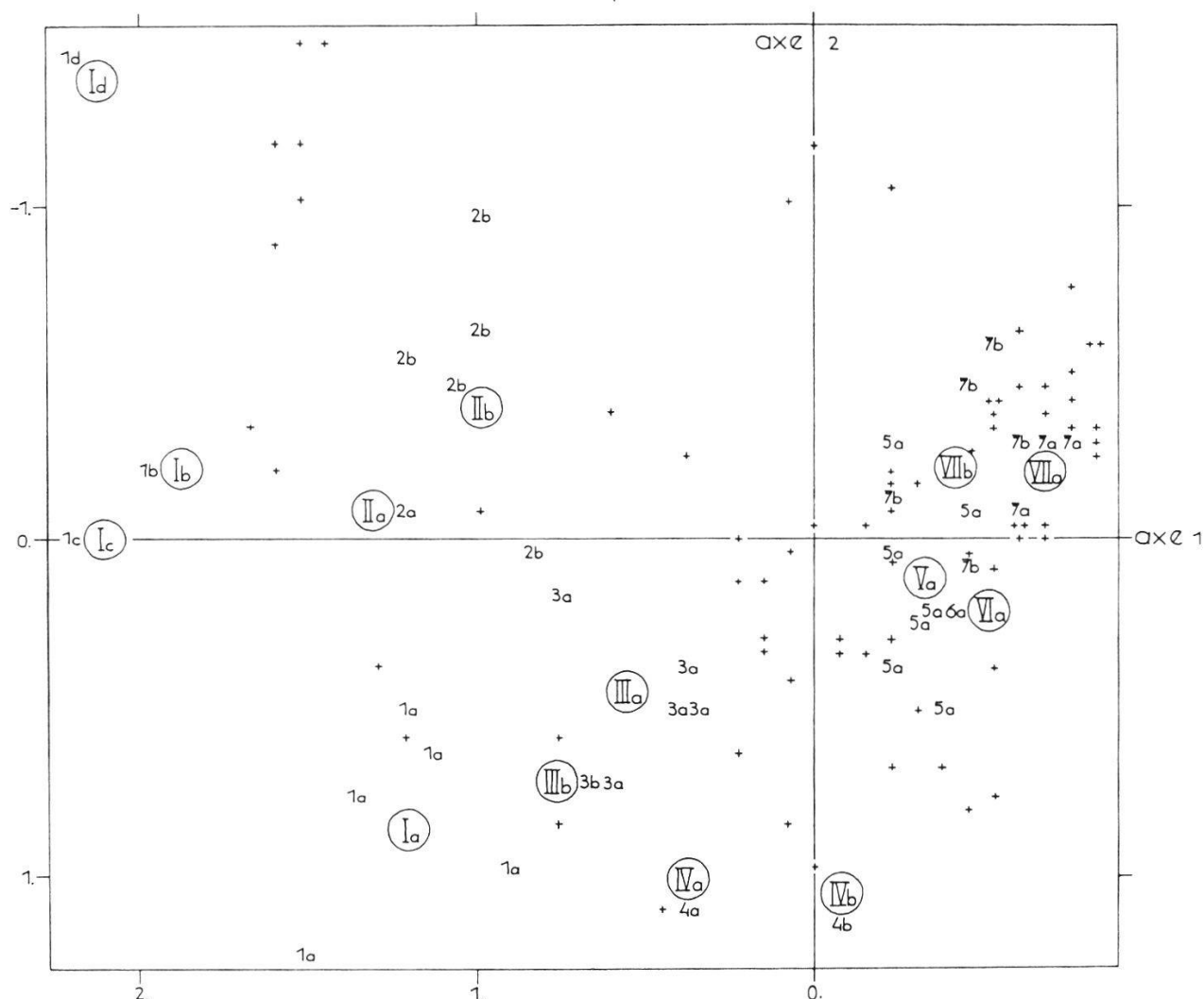


Fig. 61a : Similitudes floristiques (72 espèces).

Graphiques des similitudes entre 38 relevés sur serpentine (cf légende fig. 60).
 1a à 7b : projections des relevés caractérisés par l'unité de végétation à laquelle ils ont été assignés dans le tableau général, p. 128 (en chiffres arabes pour raisons graphiques).

Ia à VIIb : résumés introduits des unités de végétation (légende p. 130).

C à T : projections des caractéristiques des sols, éléments chimiques analysés, etc. (légende annexe 1).

+ : projection des espèces. *Projection of the species.*

Graphs of the similarities among 38 relevés. (see legend fig. 60).

1a to 7b : projections of the relevés marked by the vegetation units they were assigned to in p. 128 (Arabic ciphers for graphic reasons).

Ia to VIIb : summaries of the vegetation units added (legend p. 130).

C to T : projections of the soil characteristics, analyzed chemical elements, etc. (legend annex 1; text p. 150).

Fig. 61a

Similitudes floristiques (72 espèces). *Floristic similarities (72 species).*

Fig. 61b

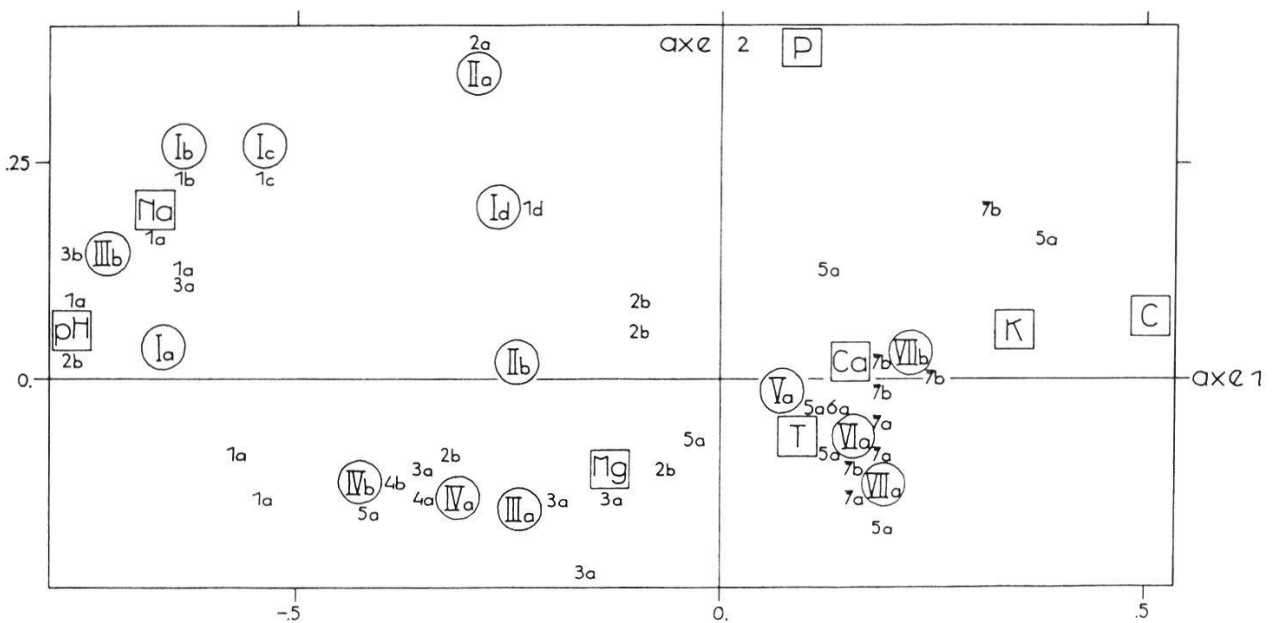
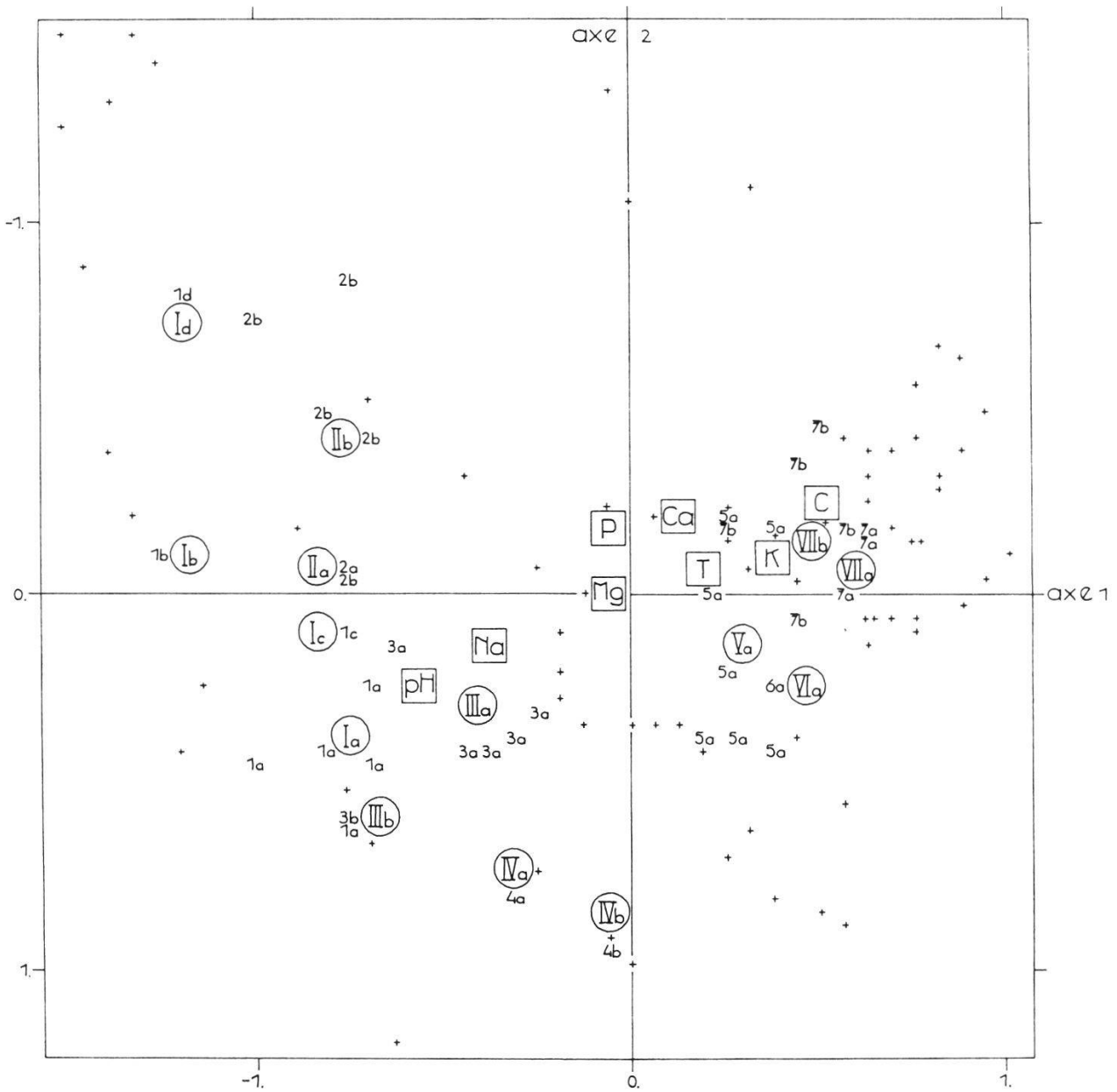
Similitudes floristiques (72 espèces) et pédochimiques (8 éléments).

Floristic (72 species) and pedomchemical (8 elements) similarities.

Fig. 61c

Similitudes pédochimiques (8 éléments). Comparer avec les similitudes pédochimiques et stationnelles ultérieures p. 74sq.

Pedomchemical similarities (8 elements). Compare with further simil. p. 74sq.



Interprétation écologique des premiers axes, fig. 60 (suite du texte p. 133)

axe 1	peu développé, clairsemé	————>	développé, dense
	basique	————>	acide
	altitude supérieure	————>	altitude inférieure
axe 2	sec	————>	humide
	export	————>	colluvial
	granulosité grossière	————>	granulosité fine
axe 3	surfaces à microsites	————>	surfaces régulières
	différenciés (III, IV)	————>	(Id) (II, VII)

Notons que si l'on associe aux données floristiques le nombre d'espèces, le recouvrement et l'altitude des relevés, les projections des relevés se placent près du premier axe et en renforcent la valeur propre c.-à-d. le pouvoir explicatif. L'adjonction de ces variables d'une part clarifie extrêmement les similitudes entre les relevés des mêmes unités de végétation (établies selon d'autres critères cf p. 59sq, autrement dit les confirment), d'autre part rejette les projections des espèces en périphérie (voir lecture des graphiques p. 65), attestant ainsi aux espèces une différenciation plus claire qu'aux variables stationnelles ajoutées.

Liens entre unités

Les projections sur les axes 1+2, classées selon les unités de végétation, se répartissent le long d'un croissant, autour de l'intersection des axes, dans la suite (fig. 60a p. 146) :

IIb - IIa - Id - Ic - Ib - Ia - IVa - IVb - V - VI - VII

alors que les unités IIIa et IIIb à l'intérieur du croissant font le pont entre diverses unités. Cette distribution en demi-lune s'accroît encore sur les axes 1+3. Les projections ne s'agglomèrent pas en nuages discrets, ce qui confirme le caractère de gradients des liens dégagés.

Les parentés mises en évidence dans les tableaux partiels (p. 144) sont bien lisibles ici, p.ex. celles entre Ia - IVa; Ia - IIIb; IIIa - V; V - VIIb, alors qu'ils sont peu visibles dans le tableau principal (p. 128).

Typique de l'analyse factorielle des correspondances, les projections des relevés à végétation dense - unités V, VI, VII, qui colonisent plus d'espèces et qui en ont aussi plus en commun - sont plus rapprochées que les projections des relevés à végétation clairsemée, composée de peu d'espèces.

De même, les espèces se projettent très bien dans les unités pour lesquelles elles sont typiques.

5.5 Unités de végétation et pédochimie

L'interprétation des résultats est en partie rendue délicate par le fait qu'aux 138 relevés de végétation du tableau principal ne correspondent des analyses de sols que pour 38 relevés (ceci pour 9 valeurs pédochimiques primaires).

5.5.1 Similitudes floristiques et pédochimiques combinées

Les similitudes floristiques et pédochimiques entre 38 relevés sur serpentine ont été calculées à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances : graphique des similitudes fig. 61 et contributions des variables fig. 62 (méthodes p. 65; similitudes pédochimiques et stationnelles séparées p. 75). N'ont été retenues ici que les projections instructives selon les axes 1 et 2. Afin de simplifier les comparaisons, la direction des axes a en partie été inversée. Ces figures sont surtout censées illustrer des relations et ne dégagent pas nécessairement des causalités, pas plus qu'elles ne prétendent retenir toutes les composantes significatives.

*

Pouvoir explicatif des axes. Dans l'analyse des correspondances des variables du sol (moins de 20 variables), le pouvoir explicatif du premier axe est bien plus élevé que pour les variables floristiques (plus de 72 variables, à savoir les espèces rencontrées), traitées seules ou combinées avec les pédochimiques. En outre, dans l'analyse des données pédochimiques et stationnelles séparées, comme nous l'avons vu p. 72, presque toutes les variables participent fortement au premier axe (d'après les contributions relatives, définies dans la légende p. 73), et cela d'autant que l'on retient plus de variables simultanément. Tout cela confère aux données du sol une structure principale presque linéaire qu'on peut aisément interpréter comme le long du développement tant du substrat que de la végétation.

figure	61c p.149					61b p.149					p.73 et 75																		
variab.	pédochim. primaires					pédochim. primaires floristiques					pédochim. primaires pédochim. calculées					pédochim. primaires pédochim. calculées floristiques													
nb var.	8					8+72					8+5					8+5+72													
nb rel.	38					38					38					38													
	axes Σ		variables																										
axes	1	71	71	-	+	+	-	+	19	19	-	+	+	+	+	86	86	-	+	+	+	-	25	25	-	+	-	+	+
				pH	C	T	Mg	Ca			pH	C	T	K	Ca			V	T	H	C	pH			V	H	pH	T	C
				69.	20.	4.9	3.2	1.5			9.9	2.2	1.1	.1	.1			42.	15.	15.	8.6	7.6			23.	4.8	4.4	4.4	2.8
				+			+				+							+							+				
[contrib. ² absolues aux axes en %]		15	85	P	Mg	T	pH	C	9	28	pH	C	Ca	T	P	5	91	H	S	pH	Ca	M/C	9	33	V	C	P	pH	M/C
				77.	9.6	7.1	3.4	2.6			3.4	1.3	.8	.7	.5			.26	19.	15.	15.	9.6			1.2	1.1	1.1	1.0	1.0
				-	-	+	-	+			-	-	-	+				+	-	+	-	+			+	-	-	+	-
	3	6	91	Mg	T	pH	P	C	7	35	pH	P	Ca	Mg		4	96	P	Mg	C	S	V	7	40	V	T	H	pH	Mg
				64.	11.	10.	7.7	3.0			3.8	2.9	.1	.1				57.	16.	11.	7.0	2.7			3.6	1.1	.8	.6	.5

Fig. 62

Contributions des variables pédochimiques de la serpentine dans les analyses des correspondances (voir fig. 61) : comparaison entre les analyses des données pédochimiques et celles des floristiques-pédochimiques combinées (retenant les 5 variables pédochimiques contribuant le plus à chaque axe; légende p. 73).

Contributions of the pedochemical variables from serpentine in the correspondence analysis (reciprocal averaging; see fig. 61) : comparison between the analysis of pedochemical data and those of combined floristic-pedochemical data (retains the 5 variables contributing the most to each axis; legend p. 73).

Interprétation écologique des axes

L'analyse des correspondances floristique-pédochimique combinée, confirme un remarquable parallélisme de structure entre végétation et caractéristiques du sol. D'une part elle confirme la structure de l'analyse floristique fig. 61a et 60. Ce n'est pas trop surprenant dans la mesure où les données floristiques ont bien plus d'espèces que les données de sols d'éléments analysés et où elles sont fortement marquées par la présence/absence des espèces. La distribution des unités de végétation y est clarifiée.

D'autre part l'analyse floristique-pédochimique livre une disposition relative des variables du sol peu modifiée par rapport à l'analyse séparée des sols fig. 61c et p. 75 (cf discussion p. 72sq).

En résumé, dans les analyses des correspondances tant floristiques que pédologiques séparées, et de même dans celles des valeurs indicatrices de la végétation, les premiers axes sont principalement déterminés (sur la base des contributions absolues) par :

pédochimiques p. 72sq :

axe 1	pH V	élevés	→	bas
	C T H NO ₃	bas	→	élevés
axe 2	P Mg Ni	élevés	→	bas
	C/N	bas	→	élevés

stationnelles p. 72sq :

axe 1	recouvrement faible	→	élevé
axe 2	granulosité grossière	→	fine
	nb d'espèces petit	→	grand

floristiques p. 150 :

axe 1	peu développé, clairsemé	→	développé, dense
	basique	→	acide
	altitude supérieure	→	inférieure
axe 2	sec	→	humide
	export	→	colluvial
	granulosité grossière	→	fine

valeurs indicatrices de la végétation p. 160 (et fig. 36-7 p. 76) :

axe 1	R basique	→	acide
	H brut	→	humeux
	D grossier	→	fin
axe 2	F sec	→	humide
	K continental	→	océanique

Bref, l'analyse combinée floristique-pédochimique confirme les analyses séparées, partout le premier axe exprime le même contenu, non seulement sur le même axe, mais encore en première place : gradient de peu à bien développé, sans néanmoins amener de différenciation ultérieure aisée à interpréter écologiquement.

*

KOENIGS e.a. 1982 ont testé l'analyse des composantes principales pour dégager les variables environnementales affectant le plus une végétation, à l'exemple d'une serpentine semi-aride de Californie recouverte de végétations de forêts, de buissons et d'herbacées, conditionnées en particulier par le feu. Ils ont cherché à relier les variations existant dans la végétation à des variations de conditions de sol et ont surtout trouvé des corrélations avec un gradient d'humidité et avec les facteurs microgéographiques et granulométriques qui conditionnent la végétation, et à leur surprise sans en trouver d'importantes avec les variables chimiques des sols. Ils discutent la difficulté de dégager une relation entre espèces et gradients environnementaux (o.c:10sq),

difficulté qui dans leur cas est surtout liée à la forêt et aux incidences des feux. A cet égard la végétation sur serpentine alpine de Davos, dépourvue d'arbres et quasi naturelle, offre manifestement des conditions d'études plus simples.

5.5.2 Valeurs pédochimiques moyennes des unités de végétation

La caractérisation des unités de végétation par les valeurs pédochimiques moyennes est illustrée fig. 57 p. 140. Le choix des sols destinés à être analysés ayant été fait indépendamment de la végétation, leur répartition dans les unités de végétation, élaborées floristiquement, n'est pas systématique.

Comme ci-dessus (p. 150), le comportement des caractéristiques chimiques des sols documente surtout le grand gradient de développement de toute la végétation. Ainsi, parallèlement au développement (légende pédochimique annexe 1) :

- C N P K Ca Mg S T H⁺ (Ni) NO₃ F⁻ augmentent (ou tendent à),
- pH Mg/Ca (V) diminuent,
- C/N semble se stabiliser; Na NH₄ ne semblent pas significatifs.

La teneur en P tend à être plutôt plus élevée dans les sols des végétations plus humides. Ces analyses de sol ne suffisent néanmoins pas pour une interprétation pédochimique des tableaux partiels ni pour une différenciation pédochimique le long des gradients d'humidité reconnus pour la végétation.

5.5.3 Relevés ordonnés selon les valeurs pédochimiques

Les relevés auxquels correspondaient des analyses de sols ont été ordonnés d'après les suites des valeurs pédologiques principales fig. 64. D'une part il se dégage une distribution floristique le long du développement : elle est étonnamment différenciée et cohérente selon les suites ordonnées des valeurs de T K N, que suivent pH Ca Mg P et enfin C et V. La distribution selon C/N

	stations des unités I-VI peu développées			stations des unités V-VII développées		
	moyenne		seuil	moyenne		
C	1.1	<	5.	<	7.8	%
N	.75	<	.25	<	.58	%
P	2.0	<	3.	<	4.6	ppm
Ca	2.0	<	2.5	<	6.2	mVal/100g
Mg	5.8	<	9.1	<	13.	mVal/100g
K	.078	<	.22	<	.50	mVal/100g
T	16.	<	35.	<	52.	mVal/100g
pHA	7.0	>	6.5	>	6.1	
C/N	.18	>	15.5	>	14.	(%)
Mg/Ca	3.6	>	(2.6)	>	2.3	(mVal)
V	54.	>	51.	>	37.	%

Fig. 63

Seuils des valeurs pédochimiques entre stations peu développées (relevés des unités de végétation I-IV) et développées (unités V-VII). Valeurs moyennes des deux grands groupes selon p. 69 (légende pédochimique annexe 1).

Threshold in the pedomchemical values between little developed habitats (relevés of vegetation units I-IV) and developed (units V-VII). Average values of these two major groups according to p. 69 (pedochemical legend annex 1).

[illegible]

Fig. 64

Relevés floristiques ordonnés selon les valeurs des variables de leurs sols : capacité d'échange cationique T, K et Ca (avec indication de leur valeur ponctuelle tous les 10 relevés). Suite des espèces selon le tableau général de la végétation p. 128.

[illegible]

Fig. 64

Floristic relevés ordered according to their soil properties : cationic exchange capacity T, K and Ca (with their punctual value indicated every 10 relevés). Order of the species according to the general vegetation table p. 128.

présente la particularité que les unités V-VII sont restreintes entre les valeurs C/N 10.0 à 15.6. Quant à l'ordre des relevés selon Ca/Mg, il est assez diffus le long du développement.

D'autre part il se dégage un seuil clair entre relevés des unités de végétation I-IV peu développée et V-VII développée. Floristiquement ces deux grands groupes se distinguent principalement par la présence ou l'absence des espèces constantes des landines, landes et gazons (groupes d'espèces 21 22 du tableau de la végétation p. 128); le premier à végétation clairsemée, discontinue, le second à végétation continue et plutôt dense. Pédologiquement le premier groupe correspond à des lithosols jusqu'à des ranker alpins, le deuxième à des ranker alpins brunifiés.

5.6 Valeurs indicatrices stationnelles de la végétation

Les valeurs indicatrices des espèces (selon LANDOLT 1977) intéressent la serpentine dans la mesure où elles peuvent situer les habitudes des espèces sur substrats communs. Il s'agit ici cependant d'éviter la tautologie consistant à vouloir décrire les stations de la serpentine d'après les caractéristiques livrées par les valeurs stationnelles estimées pour ses espèces. Aussi, sans vouloir mettre l'accent sur l'analyse des espèces isolées, j'ai néanmoins voulu voir s'il y a des groupes entiers à comportement semblable, saisir s'il y a des divergences et si celles-ci suivent quelque régularité.

5.6.1 Fiabilité des valeurs indicatrices pour les espèces de serpentine

Les valeurs indicatrices intéressant plus directement les particularités de la serpentine sont :

- R la réaction du sol - sur ce substrat basique sans calcaire, à pH descendant assez abruptement avec l'altération et la formation d'un sol;
- N la teneur en nutriments - la serpentine représentant un substrat pauvre en nutriments essentiels;
- H la teneur en humus et
- D la dispersité ou granulosité du sol, en grande partie corrélée au précédent - comme mesure du développement du sol.

Afin de simplifier la lecture du texte suivant, les espèces citées le sont dans l'ordre du tableau p. 128; (n°) renvoie au numéro du groupe d'espèces du même tableau; les valeurs stationnelles suggérées par les espèces sur serpentine sont distinguées par (').

*

R réaction du sol. Les lieux clairsemés, éboulis et semi-gazons, non humides, à sol peu développé encore nettement basique, portent clairement une flore calcaire (1 - 12), donc à valeur R en accord avec la station.

Par contre les landes, gazons et lieux humides voient s'associer le plus étroitement aux basicoles des espèces à valeur acidicole marquée : les stations des landes et gazons correspondent du point de vue du pH à $R' \approx 3$, elles abritent les espèces des groupes 19 - 29; les lieux humides à $R' \approx 4$ et cela concerne aussi ceux à végétation clairsemée des zones supérieures avec les espèces des groupes 13, 14, 30.

Les espèces des landes ensoleillées sur serpentine (23, 24 typiques) se composent avant tout de calcicoles, les gazons très frais (27 - 29 typiques) de nombreuses acidicoles, vraisemblablement à cause d'une lixiviation plus accentuée des "bases" sans que ces deux types de stations ne se distinguent clairement par leur pH. Les valeurs R des espèces suggèrent ici presque plus la sécheresse que la réaction (valeurs R hautes : relativement sec; basses : relativement humide)!

Ainsi par exemple :

<i>Cardamine</i>	<i>resedifolia</i>	(6)	R=2	correspondent sur serpentine, vu le pH des stations où elles croissent, plutôt à	R'=4
<i>Carex</i>	<i>curvula</i>	(1)			
<i>Salix</i>	<i>herbacea</i>	(14)			R'=3-4
<i>Solidago</i>	<i>alpestris</i>	(19)			
<i>Luzula</i>	<i>lutea</i>	(20)			
<i>Juncus</i>	<i>trifidus</i>	(20)			
<i>Trichophorum</i>	<i>caespitosum</i>	(30)			
<i>Vaccinium</i>	<i>gaultherioides</i>	(22)	R=1	voisi- <i>Dryas</i> <i>octopetala</i> (22) nent <i>Erica</i> <i>carnea</i> (24) avec <i>Daphne</i> <i>stricta</i> (24) <i>Polygala chamaebuxus</i> (24)	R=4
<i>Vaccinium</i>	<i>myrtillus</i>	(27)			

où les stations correspondent à $R' \approx 3$: les deux airelles s'enracinent en surface dans l'humus acide, alors que les quatre autres s'enracinent plus profondément, dans la terre plus minérale, donc plus basique.

*

N nutriments. La grande majorité des espèces fréquentant la serpentine alpine comptent comme indicatrices des sols maigres, c'est aussi l'indice cité le plus fidèle. De plus, quasi toutes les compagnes s'avèrent avoir $N=2$. Exceptions :

<i>Leontodon</i>	<i>hyoseroides</i>	(4)	N=4	correspondent sur serpentine plutôt à	N'=1
<i>Carduus</i>	<i>defloratus</i>	(5)			
<i>Poa</i>	<i>alpina</i>	(19)	N=4	"	N'=1-2
<i>Taraxacum</i>	<i>alpinum</i>	(13)			
<i>Festuca</i>	<i>pumila</i>	(17)	N=3	"	N'=2
<i>Solidago</i>	<i>alpestris</i>	(19)			
<i>Soldanella</i>	<i>alpina</i>	(20)			
<i>Lotus</i>	<i>alpinus</i>	(22)			
<i>Bartsia</i>	<i>alpina</i>	(23)			

Ce sont soit des espèces à enracinement profond, soit des espèces s'installant dans des microniches colluviales, donc vraisemblablement localement plus riches.

*

H humus. Les valeurs indicatrices d'humus me semblent généralement hautes en comparaison de la teneur effective dans les sols de serpentine, en particulier dans les lieux humides (espèces typiques 12 - 14). Ainsi la valeur H élevée y semble par place corrélée plutôt avec des situations colluviales humides ou des niches à terre fine. Les divergences les plus extrêmes touchent :

<i>Hutchinsia</i>	<i>alpina</i>	(12)	H=4	présentes dans lieux	<i>Linaria alpina</i> (11)	H=1
<i>Saxifraga</i>	<i>stellaris</i>	(12)				
<i>Poa</i>	<i>alpina</i>	(10)	H=3	semblables à		

*

D dispersité. Tous les sols de serpentine se caractérisent par une granulosité grossière, la texture de la terre fine se situant entre sable et limon sableux (cf p. 106sq). Divergent en particulier plusieurs espèces à enracinement superficiel, c'est-à-dire dans l'humus :

°(valeur fausse ! LANDOLT, comm. orale)

<i>Deschampsia</i>	<i>flexuosa</i>	(1)	D=4	présentes dans les niches stables des graviers, où	D'≈2(-3)
<i>Agrostis</i>	<i>alpina</i>	(2)			
<i>Poa</i>	<i>alpina</i>	(10)			
<i>Saxifraga</i>	<i>stellaris</i>	(12)			
<i>Salix</i>	<i>herbacea</i>	(14)			

*

F humidité. On pourrait éventuellement s'attendre à une accumulation d'espèces à valeur indicatrice indiquant la sécheresse sur les substrats de serpentine ouverts et pauvres (1 - 12, 15 - 19). Or il y a plutôt divergence dans le sens inverse. Quant aux valeurs des espèces typiques des gazons (21, 26, 29), elles valent assez unanimement F=3, celles des landes (22 - 25) F=2, illustrant bien la fine différence constatée entre ces deux formations de végétation plus dense sur serpentine.

<i>Saxifraga</i>	<i>stellaris</i>	(12)	F=5	viennent clairement sur des lieux à humidité	F'=3
<i>Linaria</i>	<i>alpina</i>	(11)	F=4		
<i>Hutchinsia</i>	<i>alpina</i>	(12)	F=3		
<i>Salix</i>	<i>breviserrata</i>	(2)	F=3		
<i>Leontodon</i>	<i>hyoseroides</i>	(5)	F=4	viennent dans des niches nettement plus sèches	F'=2
<i>Soldanella</i>	<i>alpina</i>	(20)	F=4		
<i>Bartsia</i>	<i>alpina</i>	(2)	F=4		

*

T température. A nommer encore *Asplenium viride* (3), à valeur T=3, qui vient ici sur serpentine vers la limite supérieure de son extension altitudinale.

*

L luminosité. La luminosité n'est pas très significative pour notre végétation : les valeurs basses touchent surtout des buissons nains à distributions principales dans les forêts subalpines.

*

Amplitude écologique. Les espèces considérées comme indifférentes (valeur 0) par LANDOLT 1977 sont trop peu nombreuses pour que l'on puisse répondre à la question d'une éventuelle accumulation d'espèces à (très) vaste amplitude écologique sur serpentine. En effet, pour des raisons évidentes, cet auteur n'a fait qu'un usage restrictif de l'absence de valeur définie pour une ou plusieurs des caractéristiques tel le cas extrême de *Pinus montana* où F R H D valent 0.

Il n'y a guère que *Carduus defloratus* (4), *Leontodon hyoseroides* (5), *Cetraria islandica* (21), indifférentes à la dispersité du sol; *Taraxacum alpinum* (13), *Campanula scheuchzeri* (16), indifférentes à la teneur en humus du sol. Les stations sur serpentine qu'elles fréquentent correspondent aux ailes les plus inclémentes de leur distribution, là où le substrat est le plus grossier, le plus pauvre et le moins développé.

Conclusion

Une partie des divergences de comportement des espèces sur serpentine, par rapport au comportement résumé par les valeurs indicatrices, peut provenir du fait que les valeurs indicatrices décrivent les conditions des stations habituelles, sans considérer un substrat aussi rare et excentrique que la serpentine. Elles n'expriment pas tant les aptitudes physiologiques des espèces que leur répartition concrète, où la concurrence joue souvent un rôle incisif. Sur les lieux pour une raison quelconque à faible concurrence, les espèces sont susceptibles de s'accommoder de conditions s'écartant de celles des lieux à forte concurrence.

Une grande partie des divergences peut s'expliquer par l'horizon où s'enracinent les espèces. Or une singularité remarquable de la serpentine est le changement extrême du pH entre l'horizon supérieur d'autant plus acide qu'il y a d'humus, et l'horizon minéral très basique qui lui succède quasi sans transition.

Par ailleurs, le comportement divergeant de certaines espèces sur serpentine pourrait dénoncer une adaptation écologique à quelque niveau génétique, non traduit morphologiquement. Aussi mériteraient-elles d'être étudiées sous cet angle.

*

En gros, les différentes valeurs indicatrices stationnelles des espèces rencontrées sur serpentine, si elles reflètent bien les conditions des lieux à végétation dense, landes et gazons, elles expriment moins convenablement les conditions des stations ouvertes, à végétation clairsemée. Exception faite de la valeur indicatrice décrivant l'acidité-basicité des sols : en effet basicoles et acidicoles, à valeurs opposées, cohabitent dans presque toutes les unités de végétation, sauf celles très clairsemées et sèches où dominent les basicoles en accord avec le substrat.

Poa alpina et *Saxifraga stellaris*, en particulier, fréquentent sur serpentine des stations divergeant passablement de celles décrites par leurs valeurs indicatrices. Quoique *Poa alpina*, connue pour sa vaste amplitude, fréquente sur silicates et carbonates alpins voisines des stations très semblables à celles sur serpentine.

5.6.2 Valeurs indicatrices moyennes des unités de végétation

Les valeurs indicatrices moyennes de la végétation sur serpentine sont illustrées fig. 58 p. 142. La dispersion des valeurs est relativement élevée. Y contribuent sans doute d'une part certaines divergences entre valeurs indicatrices et leur comportement sur serpentine constatées ci-dessus, touchant en particulier les espèces constituant la végétation de l'unité I (pour ces raisons Ic a été divisé en deux groupes pour F et H). D'autre part l'écart-type des valeurs indicatrices moyennes est ici corrélé avec le nombre d'espèces, croissant de gauche à droite, auquel il est inversement proportionnel; puis avec la grandeur même des groupes considérés.

*

F R H D révèlent les plus grandes amplitudes sur l'ensemble de la végétation, l'humidité en particulier, comme sur silicates (VETTERLI 1982:55). H et D croissent et R décroît avec l'augmentation du développement de la végétation et du sol, ce que confirment les analyses de sol. Les gradients fragmentés, illustrés séparément dans les tableaux partiels, fig. 59, ressortent clairement pour F H D.

F. Si l'on excepte l'unité I en vertu des divergences citées ci-dessus, le facteur F exprime bien les nuances de l'humidité corrélées avec la durée de l'enneigement observées sur le terrain.

R. Le pH de l'unité IV n'est pas plus élevé que pour les unités II et III, contrairement aux suggestions des valeurs indicatrices. Cela peut être imputé au fait que les espèces des lieux ouverts et instables sont en majorité basiphiles (calciphiles), alors que les espèces des lieux humides se recrutent davantage parmi les acidophiles, tel dans les groupes II et VIIb, vraisemblablement en lien avec la lixiviation des bases plus accentuée en milieu humide.

N. L'indication de richesse en nutriments, par contre, reste largement constante et basse, mais guère plus que sur les substrats voisins. Vraisemblablement, la grande majorité des stations des étages alpins sont plus indigentes que celles des régions inférieures, toutes se partageant la même échelle de cinq valeurs. Les valeurs maximales ressortent des unités humides Id et II, sans que celles-ci, d'après les analyses de sol, ne soient plus riches : on se souvient que les plantes assimilent plus de nutriments dans des conditions plus humides.

*

Corrélations. Certaines valeurs indicatrices s'avèrent partiellement corrélées entre elles : telle continentalité K inversement à l'humidité F, ce qui est connu pour d'autres substrats (VETTERLI 1982:56 pour silicates); humidité parallèlement à dispersité D. Bien plus, la réaction du sol R semble même mieux suivre le degré d'humidité des unités les unes par rapport aux autres que le pH

du sol effectivement mesuré; les indications d'humus H (sauf pour l'unité I) sont plutôt en corrélation avec la granulométrie du sol.

Conclusions. Pour les espèces comme pour les relevés, les valeurs indicatrices moyennes de la végétation révèlent un spectre bien différencié, pas moins vaste que sur silicates (VETTERLI 1982:55). Elles illustrent, me semble-t-il, davantage les différences de station à l'intérieur du territoire de serpentine, surtout par rapport à l'humidité, la réaction du sol, l'altitude, etc. que les particularités propres à la serpentine qui la distingueraient des roches voisines. Quoique d'une manière délicate à interpréter directement, ces particularités s'expriment peut-être davantage à travers les divergences constatées entre valeurs indicatrices évaluées pour le comportement moyen de chaque espèce et celui que j'ai pu constater sur serpentine, tant au niveau des espèces mêmes que des relevés.

5.6.3 Similitudes entre valeurs indicatrices des relevés

Les similitudes entre les 138 relevés de la végétation sur serpentine ont été calculées à partir de leurs 8 valeurs indicatrices moyennes, à l'aide de l'analyse factorielle des correspondances. Les projections, en particulier sur les axes 1 et 2, livrent une répartition des relevés semblable à celle des similitudes floristiques fig. 60 p. 146, toutefois avec une dispersion entre les unités de végétation bien plus élevée. Les graphiques ne sont pas reproduits ici. Le pouvoir explicatif des axes est grand :

8 valeurs indicatrices	serpentine val.indicatrices 138 relevés	serpentine pédochim.+val.ind. 33 relevés fig. 34-7 p. 73	silicates val.indicatrices 157 relevés ex VETTERLI 1982:57
axe 1	53. %	73. %	40. %
axe 2	26. %	10. %	34. %
axe 3	8. % $\Sigma = 87$ %	6. % $\Sigma = 89$ %	8. % $\Sigma = 82$ %

Les projections des différentes valeurs indicatrices, dans le domaine des relevés où chacune est élevée, suggère une certaine caractérisation des stations, qu'il faut, répétons-le, aborder avec réserve spécialement pour la serpentine.

Interprétation écologique des premiers axes :

axe 1 R basique ———→ acide
H brut ———→ humeux
D grossier ———→ fin

axe 2 F sec ———→ humide
K continental ———→ océanique

axe 3 T température : froid ———→ chaud (en partie également sur l'axe 1)

axe 4 N (non corrélé aux teneurs mesurées dans le sol)

Notons que dans l'analyse pédologique/valeurs indicatrices combinée fig. 36-7 p. 76, surtout déterminée par les valeurs pédochimiques fig. 34-7 p. 73, les maigres contributions absolues des valeurs indicatrices reviennent d'abord à R et L sur l'axe 1, les autres se suivant sur les axes ultérieures sans différenciation.

Conclusion : les interprétations stationnelles du 1er axe recouvrent bien celles des analyses floristiques et pédologique (cf p. 152).

5.7 Particularités floristiques

5.7.1 Lichens

Lichens terricoles

Les lichens terricoles de la serpentine-augite, fig. 65, principalement buissonneux, avec les individus de *Cetraria* et *Cladonia* particulièrement bien représentés, se retrouvent surtout dans les groupements à buissons nains et à humus (fréquences voir tableau de la végétation fig. 53 p. 128 et annexe 5). Les nombreux *Cladonia rangiferina* s.l. donnés à déterminer sont tous des *C. mitis*. La répartition des lichens sur serpentine suivant leur substrat habituel (selon OZENDA e.a. 1970) offre une image semblable à celle chez les végétaux supérieurs de ces mêmes stations (p. 207sq) : cosmopolites, acidicoles, rares calcicoles.

LICHENS TERRICOLES SUR SERPENTINE-AUGITE ALPINE DE DAVOS			
<i>Aspicilia</i>	<i>verrucosa</i>	(Ach.)Koerb.	
<i>Cetraria</i>	<i>cucullata</i>	(Bell.)Ach.	(op)
<i>Cetraria</i>	<i>hepatizon</i>	(Ach.)Vain	
<i>Cetraria</i>	<i>islandica</i>	(L.)Ach.	(op)
<i>Cetraria</i>	<i>nivalis</i>	(L.)Ach.	(op)
<i>Cetraria</i>	<i>tilesii</i>	Ach.	(op)
<i>Cladonia</i>	<i>coniocraea</i>	(Flk)Spreng	(op)
<i>Cladonia</i>	<i>digitata</i>	(L.)Hoffm.Schaer.	
<i>Cladonia</i>	<i>ecmocyna</i>	(S.Gray)Leight	
<i>Cladonia</i>	<i>fimbriata</i>	(L.)Fr.	
<i>Cladonia</i>	<i>furcata</i>	(Huds.)Schrad. ssp <i>furcata</i>	
<i>Cladonia</i>	<i>mitis</i>	Sandst.	(op)
<i>Cladonia</i>	<i>chlorophaea</i>	(Flk.ex Sommerf.)Spreng (s.str)	(op)
	<i>pyxidata</i>	(L.)Hoffm.	
<i>Lepraria</i>	<i>neglecta</i>	(Nyl.)Erichs.	
<i>Thamnia</i>	<i>vermicularis</i>	(SW.)Ach.ex Schaer.	(op)
en plus, sur opicalcite et serpentine à veines ou influences de calcite (op)			
<i>Alectoria</i>	<i>ochroleuca</i>	(Hoffm.)Massal	(op)
<i>Caloplaca</i>	<i>stilicidiorum</i>		(op)
<i>Cetraria</i>	<i>ericetorum</i>	Opiz	(op)
<i>Cornicularia</i>	<i>muricata</i>	Ach.	(op)
<i>Solorina</i>	<i>bispora</i>	Nyl.	(op)

Fig. 65

Lichens terricoles sur serpentine alpine à Davos.

Terrestrial lichens on alpine serpentine near Davos.

Lichens saxicoles

Afin de donner un aperçu des lichens saxicoles ou épilithiques, non retenus dans les relevés du tableau de la végétation, j'ai récolté des échantillons sur environ 1 ha d'une aire représentative de l'étage alpin, à la limite entre gazons partiellement continus et zones peu colonisées, sur une serpentine plutôt faiblement altérée, à l'est du Totalphorn vers 2290 m (aux alentours des coord. 782.300/190.000).

Si l'on a en tête les roches silicatées voisines à couverture souvent stupéfiante en lichens, la colonisation sur serpentine paraît pour le moins parcimonieuse. Elle s'y révèle sélective : les serpentines fraîches, feuilletées, à surface vitreuse et lisse, et les pierriers instables en sont à peu près dépourvus; alors que les serpentines à structure grossière et massives, à cassure rugueuse, celles aussi que l'on rencontre plus souvent altérées, et alors à surface pleine d'aspérités, hébergent le plus souvent quelque lichen, quoique dans l'ensemble leur recouvrement soit bien inférieur à 1 %; il n'y a guère que les pointes des rochers exposées, élues comme perchoirs par les oiseaux, à être abondamment envahies de lichens (ornithocoprophiles).

LICHENS SAXICOLES SUR SERPENTINE-AUGITE ALPINE ALTEREE DE DAVOS			
serpentinicoles stricts			présence
Aspicilia	sp		très fréquent
Lecanora	alpina	Sommerf.	très fréquent
	cinereorufescens	(Ach.)Hepp.	moyennement fréquent
	polytropa	(Ehrht.)Th.Fr.	fréquent
	rupicola	(L.)Zahlbr.	fréquent
Lecidea	armeniaca	(DC)Fr.	moyennement fréquent
	fuscoatrata	(L.)Ach.	moyennement fréquent
	macrocarpa	(DC)Steud.	fréquent
	pantherina	(Hoffm.)Ach.	moyennement fréquent
	tessellata	Floerke.	rare
Parmelia	saxatilis	(L.)Ach	rare
Umbilicaria	cinarescens	(Arnold)Frey	rare
	cylindrica	(L.)Del.	rare
nettement ornithocoprophiles			
Candelariella	aurella	(Hoffm.)Zahlbr.	rare
	vitellina	(Ehrht.)Müll.Arg.	moyennement fréquent
Lecidea	atrobrunnea	(Ram.)Schaer.	moyennement fréquent
Parmelia	substygia	Räs.	rare
Rhizocarpon	macrosporum	Räs.	moyennement fréquent
Rhizoplaca	chrysouleuca	(Smith)Zopf.	rare
	melanophthalma	(Ram.)Leuck et Poelt	moyennement fréquent
Rinodina	milvina	(Wahlenb.apud Ach.)Th.Fr.	rare
Xanthoria	elegans	(Link)Th.Fr.	rare

Fig. 66

Lichens saxicoles sur serpentine-augite alpine altérée, de l'est du Totalhorn à Davos, vers 2290 m d'altitude.

Epilithical lichens on alpine weathered augite serpentine from the east of Totalhorn near Davos, about 2290 m elevation.

Ornithocoprophiles (fig. 66).

Les lichens agglomérés sur quelque arête, éperon rocheux ou pierre altérée saillant des environs, observatoires d'élection des oiseaux qui y abandonnent leurs fientes, profitent visiblement de cet apport de nutriments (comme d'ailleurs parfois quelques autres plantes). Leurs croûtes peuvent ainsi couvrir quelques dizaines de cm², les espèces envahissant sélectivement les faces de l'arête selon l'exposition. Il s'agit évidemment surtout d'espèces moins étroitement confinées à un substrat géologique particulier.

Selon WIRTH 1972:23 les associations ornithocoprophiles sont sociologiquement et physiologiquement clairement distinctes. Elles varient avec le climat et l'intensité de la fertilisation. Le matériel récolté ici suggère une certaine parenté avec le Ramalinetum capitatae, typique des régions alpines silicatées, com-

prenant conjointement basi-eutrophytes et silicicoles appréciant l'engrais (sur calcaire les espèces sont moins spécifiques).

Serpentinicoles stricts (fig. 66)

Les rares lichens confrontés à la roche serpentine sans médiation sont très dispersés. Les espèces les plus fréquentes et les plus visibles sont d'une part *Lecanora alpina*, blanche à bavette ferrugineuse, d'autre part *Aspicilia* sp., grise (qui n'a pu être déterminée jusqu'à l'espèce, faute d'avoir pu trouver d'exemplaire non stérile). Leurs thalles peuvent atteindre jusqu'à 10 cm de diamètre. La préférence relative des lichens pour la serpentine à surface rugueuse peut s'expliquer par un ancrage facilité et une meilleure rétention en eau, condition importante puisque les lichens ne peuvent stocker d'eau (HENSSEN 1974:223; WIRTH 1972:5). Les surfaces les plus riches en aspérités correspondent à celles des serpentines les plus fortement altérées : les différentes composantes minéralogiques seariant différenciellement, les plus résistantes subsistent en aspérités (cf p. 117). Par ailleurs la croûte d'altération serait plus poreuse (STICHER 1978b:7), ce qui favorise l'humidité. A Davos les thalles dépassent presque toujours la taille des minéraux singuliers (cf colonisation sélective de certains minéraux, tels sur pyroxènes et actinolites, en Bohême selon SUZA 1928:31; sur les péridotites passablement serpentinisées, s'altérant vraisemblablement plus facilement cf p. 117, dans les Balkans selon KRAUSE e.a. 1958:3). L'inclinaison du substrat semble avoir une certaine incidence sur la colonisation. Quant au rôle de l'échauffement de la sombre serpentine, il est difficile à évaluer, du moins la croûte d'altération est-elle souvent moins foncée (cf xérothermophytes fréquents sur serpentine, en d'autres lieux, p.ex. selon SUZA 1928:30; KRETSCHMER 1930:186). En résumé, les lichens ne jouent qu'un rôle négligeable sur l'altération de la serpentine (voir aussi WILSON e.a. 1981).

L'ensemble des lichens saxicoles récoltés sur serpentine augite à Davos se raccroche aux types venant sur silicates, à savoir acidophiles, sans basiphiles ni acidophiles extrêmes (les endolithiques calcicoles font défaut des serpentines), et s'inscrit bien parmi les autres serpentines européennes. De toute façon les flores des silicates divergent assez peu de l'un à l'autre : plus précisément, selon WIRTH 1972:15, lorsque la teneur en SiO_2 descend en dessous de 55 %, comme dans les roches dites improprement basiques au nombre desquelles il faut compter la serpentine, quelques espèces répandues sur roches plus acides tendent à disparaître ou à ne plus former que de petits thalles.

Sociologiquement les groupes de lichens sur serpentine s'apparentent aux Rhizocarpetalia (KLEMENT 1955:35; cf aussi KRAUSE e.a. 1958 et 1962).

La flore des saxicoles sur serpentine reste relativement peu étudiée. Les principaux travaux restent ceux de SUZA 1927, 1928, 1931 pour la Bohême et la Moravie; KRETSCHMER 1930:186sq pour la Basse Autriche; KRAUSE e.a. 1958, 1962 pour la Bosnie, la Serbie et les Balkans; POELT 1966 pour le Haut-Palatinat; RITTER e.a. 1968 pour la Bosnie. WIRTH 1972:250sq livre un résumé (ainsi que GAMS 1975:126); RUNE 1953:65-69 une liste sommaire pour le nord de la Suède; GILBERT 1983 une étude des lichens de Rhum GB. Pour Davos, ZSCHACKE 1926 a publié une liste sommaire des lichens de la vallée, mais sans précisions quant à la serpentine.

Il existe quelques rares sippes restreintes à la serpentine, en Europe centrale, en particulier du sous-genre *Aspicilia* de *Lecanora*, connu pour sa richesse en spécialistes de substrats particuliers, et plus généralement répandu sur silicates (GAMS 1975:126; WIRTH 1972:252; KRAUSE e.a. 1958:15). Cependant la serpentine n'accueille pas de métalloytes, il semble que ceux-ci, une douzaine en Europe centrale, soient surtout liés à un substrat relativement acide (WIRTH 1972:17sq).

Le plus immédiatement en contact avec la roche elle-même, les lichens saxicoles sont susceptibles de révéler des comportements éclairant la réponse des organismes vivants face à la chimie et la physique particulières de la serpentine par un biais particulier. Végétaux assez cosmopolites, le plus souvent à aires de répartition immenses, réciproquement à endémisme peu accusé, les lichens sont considérés dans leur ensemble comme un groupe très plastique, en fait à inertie assez grande (OZENDA e.a. 1970:97sq; HENSSEN 1974:220,242sq,258,417). En général

les lichens existent encore au-delà des limites de croissance des plantes vasculaires, savent résister, mais aussi exploiter des températures extrêmes et, pérennes, jouissent d'une longévité étonnante sans pour autant être liés à produire chaque année de la nouvelle biomasse (BILLINGS 1968:414sq,498sq; HENSSEN 1974:223). Il n'y a guère que le centre de nos villes qu'ils n'arrivent plus à coloniser. Près des limites de la vie, comme ici sur serpentine, ces qualités constituent des avantages appréciables.

Manifestement pourtant, les lichens ont de la peine à s'installer sur la serpentine comparé aux roches voisines et cela rappelle les réticences qu'on connaît du développement de la végétation terrestre sur serpentine (cf p. 12 et 228sq), en résumé :

- 1 recouvrement restreint, moins d'individus que sur les roches voisines
 - 2 mauvais développement, thalles et autres organes plus petits (év. organes reproducteurs moins fréquents)
 - 3 moins d'espèces que sur les roches voisines
 - 4 espèces propres
 - 5 flores purement silicicoles, principalement à acidophytes, sans basiphytes ni acidophytes extrêmes et quasi sans neutrophytes
 - 6 fréquence de xérophytes, présence d'espèces méridionales déplacées loin vers le nord
 - 7 absence d'espèces spécialistes des substrats à métaux lourds
- (cf p.ex. WIRTH 1972:15sq; KRAUSE e.a. 1958:15sq; SUZA 1928:30; LAEMERMAYR 1934:5,8).

5.7.2 Bryophytes

La figure 67 offre une vue d'ensemble préliminaire des genres de mousses et hépatiques trouvées sur serpentine à l'étage alpin de Davos. Les hépatiques semblent à peu près négligeables. Les mousses accompagnent assez régulièrement les différents types de végétation sur serpentine, avec les recouvrements les plus abondants dans les combes à neige (II) et gazons frais (VIIb), voir fig. 53 p. 128, dernière ligne "mousses". Malgré qu'elle n'aient été déterminées systématiquement que jusqu'au genre, il se dessine une abondance de sippes acidophiles et ubiquistes.

GAMS 1975:127 mentionne une dizaine de travaux sur serpentine décrivant la flore muscinale. En résumé il y a plutôt peu de mousses sur serpentine et les espèces restreintes à la serpentine, contrairement aux vasculaires, font exception (cf p.ex. KRETSCHMER 1930:188; LAEMERMAYR 1934:6,8).

5.7.3 Asplenium, Festuca, divers

Asplenium

Le seul serpentinophyte exclusif (cf p. 221) de Davos est l'*Asplenium serpentinum* Tausch (= *A. cuneifolium* Viv.), restreint à l'étage subalpin. SCHIBLER 1937:3 cite en plus *Asplenium adulterinum* (d'après SCHINZ e.a.), également surtout subalpin ainsi qu'*A. adulterinum* x *A. viride*. Mais *A. adulterinum* n'y a plus été rencontré depuis longtemps, ou n'a pu être identifié de façon convaincante (cf CAFLISCH 1974:16). Du moins n'ai-je rencontré aucun *Asplenium* ayant quelque ressemblance avec l'*A. adulterinum* qu'on peut voir à Bosco-Gurin (cf répartition chez WELTEN:1982 pl.41). Peut-être peut-on s'expliquer cette présence intermittente par le fait qu'*A. adulterinum* pourrait être un bâtard diploïde entre *A. Trichomanes* x *A. viride* (LOVIS e.a. 1968a,b; cf revue chez GAMS 1975:127sq), les deux parents étant présents à Davos et même sur serpentine (cf SCHIBLER 1935, 1936:3). Cette présence conjointe est d'ailleurs plus généralement valable (p.ex. RUNE 1953:90, Fennoscandinavie).

unités de végétation nb de relevés			1a	1b	1c	1d	2a	2b	3a	3b	4a	4b	5a	6a	6b	7a	7b
			16	15	13	7	8	10	8	10	8	3	14	7	4	6	9
34	Bryum	c.sp.	1	5+	3	2	5+	4	3	4+			3	1+			3
26	Pottiaceae	c.sp.	2+		2+	3+	3	4+	1+	5+		1+	2+			1+	2+
10	Tortella		2+	1+	2			1+		3+						1+	
9	Dicranaceae		1					2+		1						2+	3+
8	Racomitrium		1		1			1		1							4
7	Bryaceae			2	1	1+	1	2+									
6	Pleurotium			1	1												
6	Pohlia	c.sp.					1+	2+	1+								3
6	Polytrichum					1	2			1+							1+
6	Cephaloziella												2				2
5	Fissidens		1		1					1		1				1	4
5	Barbilophozia								1+				1				3+
4	Distichum	c.sp.	1		1+								1+			1	
4	Drepanocladus	c.sp.		1						1+							2+
4	Dicranum									1+			1+			1+	1
4	Tortula									1+			1+				2
3	Brachytheciaceae				1		1			1+							
3	Mniobrium						1	1		1+							
3	Leskeaeeae																3
2	Ditrichaceae						1+						1+				
2	Pohlia cruda						1+			1							
2	Myurella							1+									1
2	Anthelia								1								1
2	Grimmia									1		1					
2	Schistidium											1	1				
1	Cirriphyllum			1+													
1	Polytrichaceae				1												
1	Dicranoweisia				1+												
1	Orthothecium				1+												
1	Pogonatum						1										
1	Philonotis						1+										
1	Bartramia ithyphylla								1								
1	Plagiochila postelloides									1							
1	Plagiothecium									1							
1	Hygrohypnum									1+							
1	Brachythecium												1+				
1	Lophozia																1
1	Marsupella																1
1	Polytrichum piliferum																1
1	Scapania																1
1	Tritomaria																1
1	Blindia (acuta)																1+
1	Dichodontium																1+
1	Jungermannia																1+

Fig. 67

Genres des bryophytes récoltées sur serpentine dans les relevés de végétation du tableau général fig. 53 p. 128.

1a - 7b unités de végétation sur serpentine, voir p. 130

1 - 5 nb de relevés où cette mousse/hépatique a été récoltée

+ dont un exemplaire (ou plus) à détermination peu sûre

c.sp. exemplaires avec sporophytes.

Genera of bryophytes gathered on serpentine in the vegetation relevés of the general table fig. 53 p. 128.

1a - 7b vegetation units on serpentine, see p. 130

1 - 5 number of relevés with this bryophyte

+ with one or more samples difficult to determine

c.sp. samples with sporophytes.

En fait, ces deux *Asplenium*, *serpentinum* et *adulterinum*, sont les serpentiniophytes exclusifs les plus répandus et les plus connus dans toute l'Europe, confinés à la serpentine aussi bien qu'à la magnésite. (*Asplenium* sur serpentine voir : SUZA 1928:8sq; LAEMERMAYR 1930:90-93, 1934:15; RUNE 1953:83,96,101,125sq; EBERLE 1967; ROBERTS e.a. 1974; WHERRY 1978; SLEEP e.a. 1978; SLEEP 1980; BROOKS 1987: voir index; et enfin cf p. 214sq).

On ne qu'être frappé par la remarquable constance des fougères parmi les espèces restreintes à la serpentine dans une région donnée - ou dont l'aire s'élargit par la présence disjoints sur ultramafites et magnésites (cf liste chez KRUCKENBERG 1964:124sq). Les stations de ces fougères sont parfois très éloignées les unes des autres, leurs spores minuscules leur assurant une dispersion sur des centaines de km.

Festuca

Les espèces de *Festuca* trouvées sur serpentine alpine à Davos, selon la nomenclature de HESS e.a. 1976-1980, sont, quant aux fréquentes, *F. pumila*, *F. violacea*, et quant aux accidentelles *F. Halleri*, *F. rubra*, *F. alpina* (voir tableau de la végétation p. 128 et annexe 5). Un choix d'échantillons de fétuques déterminées selon la nomenclature employée par MARKGRAF-DANNENBERG est rassemblé fig. 68. Il ne ressort aucune différenciation de ces variétés par rapport aux stations dans le tableau de la végétation sur serpentine.

<i>F. pumila</i> Vill. 1786 (= <i>F. quadriflora</i> Honkeny 1782)
relevés 62 66 99 105 108 138
<i>F. pumila</i> var. <i>pumila</i>
relevés 60 67 73 74 75 77 78 80 83 84 96 101 104 116 128 137 138
<i>F. pumila</i> var. <i>glaucescens</i> Stebl. & Schröter
relevés 76 87 129
<i>F. pumila</i> var. <i>rigidior</i> Mutel
relevés 81 102 111
<i>F. violacea</i> Schleich. s.str.
relevés 124 125 131 133 135 136 137
<i>F. violacea</i> var. <i>violacea</i>
relevés 111 128 132 138
<i>F. puccinellii</i> Parl. (= <i>F. violacea</i> ssp. <i>nigricans</i> (Hack.) Hegi)
relevé 127
<i>F. intercedens</i> (Hack.) Lüdi (= <i>F. ovina</i> var. <i>intercedens</i> Hack.)

Fig. 68

Festuca de la serpentine alpine de Davos selon détermination et nomenclature de MARKGRAF-DANNENBERG. Relevés du tableau p. 128.

Festuca from alpine serpentine near Davos according to the determination and nomenclature of MARKGRAF-DANNENBERG. Relevés of the table p. 128.

F. pumila est connue comme pionnière importante, à large amplitude écologique (MARKGRAF-D. 1979:372). Elle semble bien supporter la serpentine où elle est présente dès que le sol est un peu développé. Elle y est typique des sols encore basiques, à végétation ouverte, jusqu'aux gazons, qui restent toujours lâches sur serpentine. L'écrasante majorité est de la variété *pumila*; avec quelques var. *glaucescens*, qui est en principe bien mieux adaptée aux lieux extrêmement secs que la var. *pumila*, ce qui ne se vérifie pas forcément sur serpentine; et quelques var. *rigidior*, rares dans le NE de la Suisse, et de stations vraisemblablement neutres à faiblement acides (MARKGRAF-D. comm. orale 1982).

F. violacea est connue comme espèce mésophile formant des pâturages de qualité et adaptée à diverses stations par une multitude d'écotypes, *F. violacea* s.str.

étant de prévalence acidophile. Sur serpentine elle se limite aux gazons surtout frais de l'étage alpin inférieur, la plupart étant de la var. violacea, et un exemplaire *F. puccinellii*, bien que cette dernière soit mieux adaptée aux lieux moins extrêmement acides que *F. violacea* (MARKGRAF-D. comm. orale).

F. intercedens - qu'on s'attendrait à trouver sur serpentine vu sa grande amplitude écologique sur les roches les plus diverses, en particulier aux zones de contact entre silicates et carbonates, s'accordant au fait qu'elle est tétraploïde (MARKGRAF-D. 1979:350sq) - ne vient que sur serpentine à influences de calcaire et sur ophicalcite.

Champignons et phanérogames

A Davos les champignons visibles sur serpentine alpine semblent excessivement rares. Ont été rencontrés *Lycoperdon* sp. sur gazon et un exemplaire d'*Entoloma sericeum* sur sol brut non altéré. Si SUZA 1928:253 dénombre quelque 500 champignons sur serpentine à Mohelno en Tchécoslovaquie, selon ERNST 1974b:16 les champignons sont rares sur sols à métaux lourds.

Il a déjà été fait cas des difficultés de détermination des phanérogames (p. 61) à cause des caractères fréquemment réduits, atypiques ou intermédiaires, en particulier pour *Silene excapa/acaulis*, *Ranunculus Grenierianus/montanus*. Ainsi sur une serpentine à veines de calcite j'ai rencontré une population d'hybrides entre *Primula auricula* x *P. hirsuta* et *Primula auricula* x *P. integrifolia*, avec toute une gamme d'intermédiaires entre les parents. Signalons également la variabilité des couleurs chez *Viola calcarata* sur serpentine, la majorité étant bleue, quelques individus blancs et même jaunes; des *Campanula barbata* et *Gentiana campestris* blanches.

Carex firma vient en recouvrement assez dense sur un grand replat humide de serpentine à influence de calcaire, vers 2250 m, alors qu'elle n'est sinon qu'accidentelle sur serpentine. Ce comportement s'accorde avec celui que *C. firma* a sur calcaire aux étages subalpins, en vif contraste avec son comportement plus en altitude.

Molinia coerulea trahit une préférence pour la serpentine dans plusieurs parties d'Europe, et alors sur localités sèches, alors que sur les autres substrats elle est une espèce exclusive des lieux humides. Dans certaines zones elle devient même serpentrophyte disjoint (cf RUNE 1953:87, Scandinavie).

Poa alpina, une des meilleures plantes fourragères des montagnes, est présente aussi bien dans des stations eutrophes que comme pionnière jusqu'à l'étage nival. Cette vieille espèce glaciaire, des régions hautes, à très grande aire dans l'hémisphère nord, est très polymorphe (BACHMANN 1980) : ici pionnière sur serpentine, elle y est souvent vivipare.

Lotus alpinus sur serpentine et dolomite est tétraploïde $2n=24$, comme sur silicates aux étages inférieurs, alors qu'il est diploïde à l'étage alpin supérieur sur silicates; la cyanogénèse qui affecte en général un 1/10 des plantes des environs, est extrêmement rare sur serpentine (cf SCHWANK 1977:48,72).

Données ultérieures cf chapitre des valeurs indicatrices des espèces p. 156. Signalons les travaux génécologiques suivants effectués à Davos :

RAHN 1968, RUGGLI-WALSER 1976 : quelques vicariants des silicates/carbonates

SCHWANK 1977 : *Lotus alpinus* sur silicates, carbonates, serpentine

WEILENMANN 1981:76,84,97-100 : *Biscutella levigata* : germination sur serpentine

DICKENMANN 1982 : *Ranunculus montanus* s.l. sur silicates, dolomite

GASSER 1986 : *Biscutella levigata* sur dolomite, serpentine.

6 RESULTATS : ESPECES ET SUBSTRATS

6.1 Teneurs chimiques des plantes sur serpentine et autres substrats

L'analyse des cendres de plantes est devenue classique pour aborder le problème de la serpentine : l'hypothèse principale suggère que la particularité de la végétation sur serpentine vient de la particularité de la chimie du substrat qu'elle offre, aussi le chemin le plus évident pour saisir l'impact du substrat sur les plantes est-il d'estimer d'abord combien les plantes ont assimilé de ces éléments du sol, sans se heurter aux problèmes délicats de leur disponibilité dans ce même sol (on tue les plantes pour voir comment elles vivent). Pour citer KINZEL 1982:263 et LARCHER 1973:152, la composition chimique d'une plante est le produit de l'interaction entre sa constitution physiologique, la composition chimique du sol et l'économie d'eau, et reflète largement la particularité géochimique de la station.

Un autre chemin, empirique, est de faire croître réciproquement sur substrats différents, naturels ou modifiés, des graines ou des végétaux adultes transplantés (comme KRUCKEBERG 1951, 1954, 1957, voir aussi EGGER 1974, SCHOOP et EGGER 1980). Un troisième chemin, expérimental, consiste à mesurer la croissance radiculaire de monocotylédones (selon WILKINS), ou la réaction au trempage de coupes de dicotylédones (selon BAUMEISTER), ou encore à mesurer la vitalité des cellules (voir ERNST 1982:490) dans des solutions à teneurs variables en nutriments (en particulier en métaux lourds).

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

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

6.1.1 Teneurs phytochimiques moyennes selon les substrats

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

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

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

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

*

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

sols	coordonnées	m	exp.	%		pH		%		ppm			
		alt.		rec.	F'	pHA	pHC	C	N	C/N	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	P
se1 98 IVb	782.40/189.90	2280	E	15	21.	7.3	6.9	.2	.02	10.	12.	2.7	.5
se2 109 V	782.31/189.96	2290	NEE	20	36.	6.8	6.2	2.7	.24	11.	2.	62.	1.6
se3 129 VIIa	782.38/190.39	2260	E	65	53.	6.1	5.5	7.3	.55	13.	2.	100.	3.1
op1	780.49/190.19	2570	SSE	15	12.	7.4	7.1	.7	.046	15.			5.2
op2 125 VIIa	782.08/190.97	2250	E	80	37.	5.8	5.5	8.4	.54	16.	10.	4.	3.1
si1	781.15/189.44	2530	NNE	60		6.5	6.	.5	.017	29.			1.2
si2	781.24/188.03	2330	SE	85	22.	6.2	5.9	4.2	.30	14.	<.1	3.1	9.1
si3	782.03/188.46	2340	S	90	36.	4.8	4.3	15.	.94	16.	53.	3.	19.
ca1	780.00/187.40	2350	S	20	17.	7.9	7.3	.15	.01	11.			2.8
ca2	781.22/187.42	2350	SSE	40	34.	7.5	7.2	7.3	.61	12.	<.1	4.4	15.

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

Fig. 69

Caractéristiques des sols de provenance des plantes analysées quant à leurs cendres. Comparé à la serpentine (se) :

- l'ophicalcite (op) a un rapport Ca/Mg plus élevé, autant de Ni échangeable et éventuellement plus de P (voir légende p. 176);
- les silicates (si) ont un pH inférieur, plus de Ca que de Mg et des teneurs plus hautes de P et K;
- les carbonates (ca) un pH plus élevé et plus de Ca et Mg.

Le fait que les plantes communes à se et si croissent plutôt dans les gazons, celles communes à se et ca dans les éboulis, se reflète dans le choix des placettes (détails p. 61sq, légende pédologique annexe 1).

Characteristics of the soils of origin of the plants used for ash analysis : se = serpentine, op = ophicalcite, si = silicates, ca = carbonates. (Details p. 61sq, pedological legend annex 1; for ophicalcite see legend p. 176).

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

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

CENDRES DES PLANTES DE DAVOS : moyennes ± écarts-types selon les substrats					
substrat	(nb échant.)	serpentine (32)	ophicalcite (26)	silicates (18)	carbonates (20)
% m.s.	cendres	13.1 ± 7.1	15.7 ± 9.0	12.1 ± 8.8	14.0 ± 6.2
ppm matière sèche	N	18800. ± 6040.	21000. ± 7060.	19800. ± 7890.	18900. ± 5390.
	P	1280. ± 735.	1120. ± 527.	1410. ± 605.	1160. ± 452.
	Mg (II)	11500. ± 5780.	11800. ± 6600.	3000. ± 1410.	13800. ± 8630.
	Ca (II)	4220. ± 2520.	5400. ± 5540.	7210. ± 4680.	24900. ± 13500.
	K (I)	9960. ± 5040.	10300. ± 5350.	11700. ± 7640.	10300. ± 6280.
	Fe (II)	6190. ± 4260.	10800. ± 8900.	4120. ± 2820.	1600. ± 1200.
	Al (III)	1300. ± 869.	2090. ± 1620.	2150. ± 1690.	808. ± 666.
	Mn (II)	239. ± 162.	267. ± 209.	329. ± 219.	200. ± 216.
	Ni (II)	208. ± 109.	262. ± 177.	44.3 ± 42.3	45.0 ± 29.2
	Na (I)	72.4 ± 35.5	48.0 ± 18.7	119. ± 72.	78.0 ± 43.4
	Zn (II)	66.9 ± 44.2	51.3 ± 30.6	101. ± 79.	65.8 ± 27.3
	Cr (III)	63.2 ± 40.0	128. ± 104.	7.60 ± 5.39	3.43 ± 3.39
	Ti (II)	22.9 ± 11.8	51.3 ± 5.3	110. ± 108.	15.3 ± 2.6
	Co (II)	15.7 ± 7.7	23.3 ± 18.3	5.56 ± 2.79	3.29 ± 1.40
	Cu (II)	8.04 ± 2.72	7.79 ± 2.71	10.7 ± 4.1	6.95 ± 2.97
	V (III)	3.35 ± 1.74	9.19 ± 4.33	5.13 ± 3.82	7.69 ± .97
	Cd (II)	1.15 ± .57	.779 ± .364	1.33 ± .92	1.00 ± .90
	Mo (VI)	.365 ± .268	.367 ± .158	.324 ± .238	2.26 ± 1.93
mval/mval	Ca/Mg	.319 ± .332	.373 ± .429	1.43 ± .63	1.49 ± 1.42
	Ca/K	1.16 ± 1.09	1.29 ± 1.60	1.63 ± 1.32	7.66 ± 10.7
	Ca+Mg/K+Na	4.24 ± 4.17	5.86 ± 4.27	2.59 ± 2.49	13.9 ± 16.2
% m.s.	C	50.4 ± 4.3	48.9 ± 5.4	51.0 ± 5.1	49.9 ± 3.6
	C/N	28.7 ± 12.0	25.9 ± 8.5	29.5 ± 11.8	28.6 ± 8.5
% cendres	<SiO ₂ >	41.9 ± 17.2	41.6 ± 20.4	45.9 ± 18.3	10.9 ± 5.5
	Σ oxydes	45.4 ± 12.9	45.0 ± 12.3	41.7 ± 12.3	54.9 ± 12.3
	perte OXI COS	12.7 ± 5.8	13.3 ± 12.9	12.3 ± 7.2	30.8 ± 8.2
mval/100g matière sèche	Σ Mg Ca K Na	141. ± 60.3	152. ± 67.8	91.1 ± 42.4	264. ± 122.
	Σ cations CAT	180. ± 76.	218. ± 94.	132. ± 58.	280. ± 125.
	Σ anions AN	146. ± 48.	167. ± 58.	155. ± 61.	145. ± 41.
	C-A	34.1 ± 69.2	60.9 ± 110.8	-14.9 ± 69.3	135. ± 132.
	C/A	1.27 ± .63	1.54 ± 1.03	.908 ± .458	2.08 ± 1.15

Fig. 70

Teneurs phytochimiques moyennes sur serpentine et substrats de comparaison alpins de Davos, voir légende phytochimique annexe 1.

Average phytochemical contents on alpine serpentine and on compared substrata near Davos, see phytochemical legend annex 1.

Les plantes de la station d'ophicalcite ont des teneurs encore plus extrêmes que celles de serpentine, les différences restant très constantes (annexe 6) : elles contiennent ainsi plus d'Al Co Cr Fe Ti V (rapporté aux cendres cf fig. 79) pour une minéralomasse plus élevée. Le rapport Ca/Mg des plantes n'y est guère plus élevé, alors que la roche compte plus de Ca que la serpentine (p. 34). Au niveau de la végétation cette station abrite, en plus de la végétation typique de la serpentine, quelques espèces surtout calcicoles n'apparaissant sur serpentine clairement qu'en cas d'influence étrangère (surtout carbonatée) : parmi les premières il y a *Sesleria coerulea* et *Galium anisophyllum*, puis *Gentiana Clusii*, *Pinguicula alpina* et *Primula integrifolia* (cf p. 132).

Il apparaît surprenant que les différences qu'on peut taxer de minimes dans la composition de la roche et de la végétation s'accompagnent, avec autant de conséquence, de différences dans la phytochimie. Cela semble bien souligner l'importance de la chimie du substrat immédiat (qui peut varier d'un mètre à l'autre sur la Totalp) et mettre en valeur l'analyse de différentes espèces provenant d'une placette restreinte (par opposition à l'analyse d'individus isolés pris au hasard dans une vaste région, comme c'est systématiquement le cas dans les travaux sur la serpentine). Cela suggère également des réserves quant à la comparaison des analyses d'échantillons végétaux avec celles de roche ne provenant pas exactement du même emplacement.

*

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

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

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

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

Fig. 71

Différences phytochimiques selon les substrats (d'après les moyennes autant de la matière sèche que des cendres; éléments par ordre alphabétique; voir similitudes p. 172sq).

Phytochemical differences depending on the substrata (according to the average of the dry matter as well as of the ash contents; elements in alphabetic order; see similitudes p. 172sq).

plantes sur serpentine que sur les sites voisins. En général les espèces herbacées des sols pauvres en nutriments, surtout acides, sont pauvres en cendres (1-3 % matière sèche LARCHER 1973:150,151), alors que la teneur globale en éléments minéraux tend à augmenter avec la teneur croissante en calcaire du sol (PAUL 1975:73) jusqu'à être élevée chez les habitants des sols salés (10-25 % m.s.). On peut se demander ici le lien qu'il y a entre l'efficacité à produire de la biomasse et la teneur en cendres.

Il semble donc que les végétaux sur serpentinite et plus généralement alpins étudiés ici, mis à part quelques buissons nains, contiennent beaucoup de cendres, en particulier parmi les caryophyllacées (cf p. 190sq).

6.1.2 Similitudes entre teneurs phytochimiques

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

L'introduction différenciée des diverses variables dans une quinzaine d'analyses a permis de mieux saisir leur comportement réciproque. Données considérées (légende annexe 1) :

- SE OP SI CA
- Al Ca Cd Cr Cu Fe K Mg Mn Mo Na Ni Zn Co
N P <Si> (CEN)
- Ca/Mg OXI CEO COS CES CAT <C>
- rapporté à la matière sèche, aux cendres (où CEN = 100 %)
- selon les unités de mesure : ppm (sauf N en %), mmoles
- rapporté à la valeur maximale (posée = 100 %) de chaque variable; divisé par l'amplitude de variation maximale de chaque variable.

✻

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

Fig. 72

Contribution des variables phytochimiques dans les analyses des correspondances : contributions absolues $\geq 10\%$ (légende annexe 1, et p. 73).

Contributions of the phytochemical variables in the correspondence analysis :
absolute contributions ≥ 10 % (legend annex 1, p. 73).

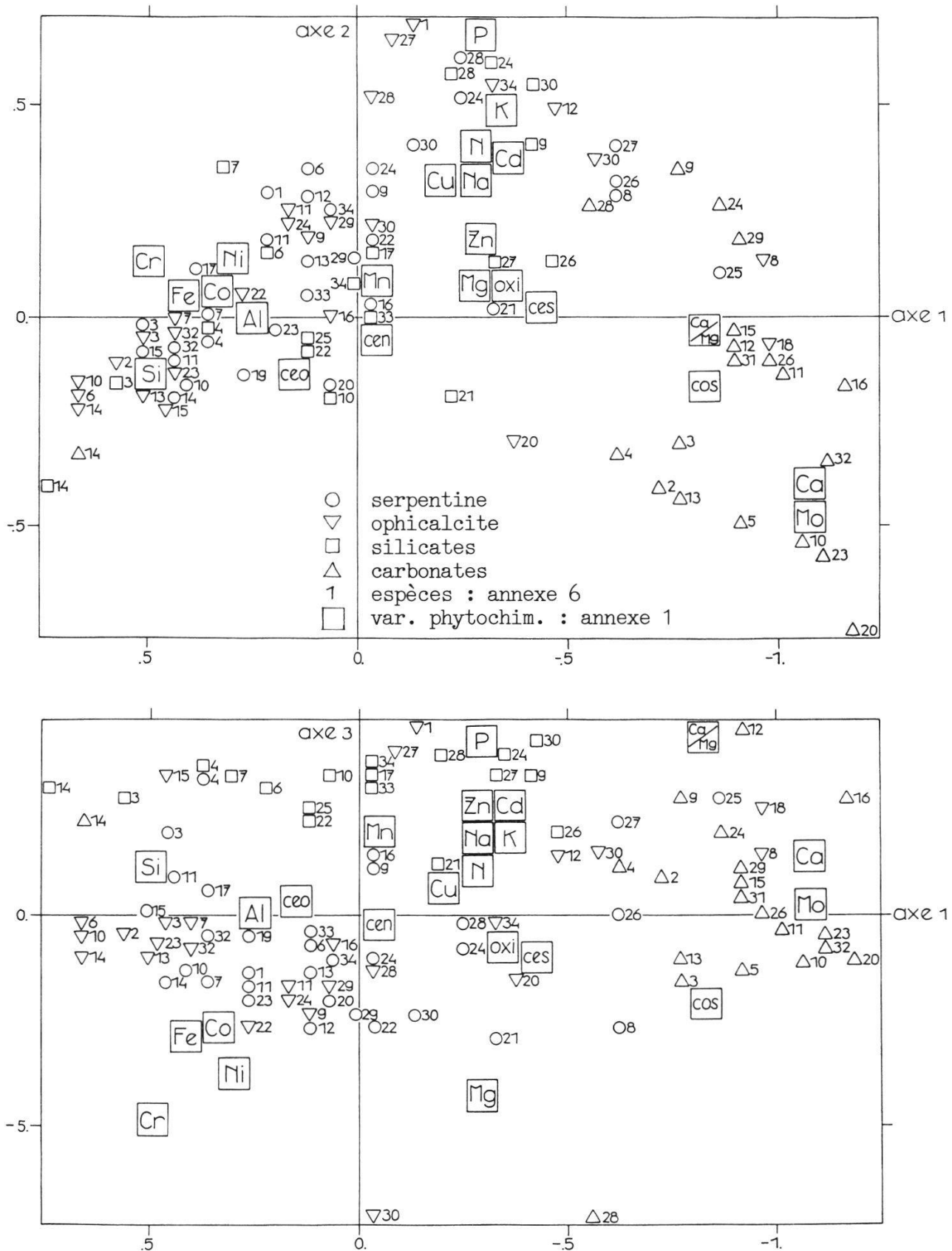


Fig. 73

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

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

Pouvoir explicatif des axes

Le pouvoir explicatif de l'axe 1, exprimé par sa valeur propre, excède généralement de beaucoup celui de l'axe 2 et des axes suivants (axe 1 : 50 à 80 %; axe 2 : 11 à 18 %; fig. 72 premières colonnes, pour les analyses 1 à 4, valeurs non manipulées) : cet axe ordonne assez bien les populations selon les substrats.

Les données exprimées en mmoles affichent des pouvoirs explicatifs nettement supérieurs à celles en ppm (axe 1 : matière sèche 82 contre 59 %; cendres 79 contre 51 %; le graphique choisi pour l'illustration, fig. 73, est celui d'une analyse des variables en ppm plutôt qu'en mmoles parce qu'il est plus lisible, les axes 2 et 3 y étant moins comprimés par rapport à l'axe 1). Pour les valeurs en mmoles, toutes les variables participent fortement à l'axe 1, comme en témoignent leurs contributions relatives, non reproduites ici (définies légende p. 73), traduisant par là des corrélations assez grandes entre ces variables phytochimiques. Tandis que pour les valeurs en ppm, les variables se répartissent principalement sur les axes 1 2 3.

A voir l'inertie assez grande avec laquelle cette analyse des correspondances réagit aux manipulations, cette différence entre mmoles et ppm me paraît remarquable. Se pourrait-il qu'il y ait un lien direct avec la balance ionique à l'intérieur des plantes dont parle DIJKSHOORN (in RORISON 1969:204, cf. p. 194)? L'assimilation des nutriments du sol par les plantes pourrait être conçue selon un certain principe ordonnateur dont les régularités se feraient sentir ici.

Les données exprimées en teneurs de la matière sèche affichent des pouvoirs explicatifs légèrement supérieurs à celles des teneurs des cendres (axe 1 : en ppm 59 contre 51 %; en mmoles 82 contre 79 %). Les éléments déterminant les axes ne changent pas.

Les données non manipulées, voir p. 67 et fig. 72 et 74, affichent également des pouvoirs explicatifs plutôt supérieurs aux données manipulées.

Interprétation écologique des axes

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

carbonates puis silicates puis serpentine + opicalcite

Les variables phytochimiques sont projetées près des populations qui ont des teneurs élevées, à savoir, selon les substrats :

Ca Mo COS : carbonates

P K N Cd Cu Mn Na Zn : silicates

Fe Co Cr Ni : serpentine + opicalcite

La distinction entre serpentine et opicalcite reste modeste, comparée à celle vis à vis des carbonates et des silicates. Elle ne ressort guère que dans l'analyse 5, fig. 74 (où les valeurs maximales sont rapportées à 100 %) : les populations sur opicalcite y apparaissent plus en périphérie, accusant des teneurs plus élevées en Fe Co Cr Ni Al (et Ti V selon fig. 70) que sur serpentine.

Une position intermédiaire est prise par les valeurs hautes (du même ordre sur au moins deux substrats; sur les projections 1/2 et 1/3) de :

Mg CAT : entre nuages des populations des carbonates et serpentine + opicalcite

Si Al : entre nuages des populations des silicates et serpentine + opicalcite

Ca/Mg : entre nuages des populations des carbonates et silicates

CEO CEN OXI CES : entre les trois nuages d'espèces.

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

- axe 1 : dégageant surtout la différence entre éruptifs et carbonates
 Si Fe : à l'un des extrêmes projetés parmi les populations de serpentine + ophicalcite
 (Al Co Cr Ni les accompagnent);
 Ca : à l'autre extrême (surtout parmi les populations des carbonates)
- axe 2 : dégageant surtout la différence entre silicates et carbonates
 K P : à l'un des extrêmes, projetés parmi les populations de silicates
 (Cd Cu N Na les accompagnent);
 Ca Mg : à l'autre extrême, parmi les populations des carbonates
 COS Mo les accompagnent)
- axe 3 : dégageant surtout la différence entre ultramafites et silicates
 Mg Fe : à l'un des extrêmes, projetés parmi les populations de serpentine + ophicalcite
 (Co Cr Ni les accompagnent);
 Si : à l'autre extrême d'une part et
 K P : d'autre part plus éloignés encore des populations de serpentine + ophicalcite et moins de celles des carbonates
 (Ca/Mg Cd Cu N Na Mn Zn les accompagnent).

*

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

Fig. 74

Amplitude de variation des variables phytochimiques retenues pour les analyses des correspondances fig. 73, soit teneurs maximales/minimales de la matière sèche (cf p. 67 et légende annexe 1).

Variation amplitude of the phytochemical variables retained for the correspondence analysis fig. 73, i.e. maximal/minimal content of the dry matter (see p. 67 and legend annexe 1).

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

*

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

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

6.1.3 Teneurs phytochimiques et géochimiques comparées

Relativement à leur roche-substrat, les populations accumulent en gros à l'intérieur des tissus, fig. 75 :

- sur serpentine : K > P > Ni > Ca > Si > zéro > Fe, Cr > Al > Mg
- sur opicalcite : K > P > Ni > Si, Fe > zéro > Ca > Cr > Al > Mg
- sur silicates : ~Ni > P > ~Cr > Ca > K > Mg > zéro > Fe > Si > Al
- sur carbonates : K > P > ~Ni > ~Cr > Si > Fe > Al > zéro > Mg > Ca

On peut se demander quel lien il y a entre accumulation > zéro > diminution par rapport à la roche et mécanismes de sélectivité/exclusion chez les plantes.

Relativement aux teneurs échangeables du sol, la suite est sur tous les substrats K > Mg, (Ni) > Ca, ce qui peut dans une certaine mesure être en lien avec la suite de la force sorptive des cations au complexe d'échange (Al³⁺ > H⁺ > Ca²⁺ > Mg²⁺ > NH₄⁺ > K⁺ > Na⁺ selon DUCHAUFOR e.a. 1979:345) et avec le système d'absorption dans les racines (cf p. 200sq).

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

Fig. 75 :

Accumulation (ou réduction) des principaux éléments dans les plantes par rapport à la teneur dans la roche de leur substrat, calculée à partir des moyennes phytochimiques rapportées aux cendres; ~Ni et ~Cr des silicates et carbonates selon les teneurs habituelles de ces types de roches p. 35. Sources pour les roches :

SE : serpentine-augite, moyenne de 2 échantillons, PETERS 1963:624,625

OP : "opicalcite", à savoir serpentine à veines de calcite blanche. PETERS 1963:635 (cf p. 34) n'ayant analysé que la serpentine en ôtant les veines de calcite, on a compté 10 % de CaCO₃ en plus, cette calcite ne contenant pas de dolomite (o.c.:551)

SI : silicates NIGGLI e.a. 1930

CA : carbonates FREI 1944 ex LANDOLT e.a. 1976:5

Valeurs manquantes selon GREEN 1972 ex BROOKS 1987:16, cf p. 35, teneurs habituelles de ces roches.

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

On pourrait donc s'attendre à trouver chez ces plantes étudiées des systèmes (mécanismes ou inhibitions compétitives aboutissant à des effets) :

- de sélectivité pour K et P sur tous les substrats
- de sélectivité pour Ca sur serpentine et silice
- d'exclusion d'Al sur silicates (et ophiolites)
- d'exclusion de Mg sur ophiolites et carbonates
- d'exclusion de Ca sur carbonates.

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

6.1.4 Nickel et chrome

A Davos les valeurs de Ni et Cr des plantes entières des ophiolites varient (annexe 6 et fig. 70) entre :

- en ppm de la matière sèche
 - Ni : 28-400 ($\bar{m}$ 210) sur serpentine 45-681 ($\bar{m}$ 260) sur ophicalcite
 - Cr : 2.3-150 ($\bar{m}$ 63) 2.5-380 ($\bar{m}$ 130)
- en ppm des cendres
 - Ni : 700-3300 ($\bar{m}$ 1700) sur serpentine 370-3200 ($\bar{m}$ 1700) sur ophicalcite
 - Cr : 78-970 ($\bar{m}$ 460) 71-1400 ($\bar{m}$ 740)

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

Ni et Cr des serpentines sont discutés chez PROCTOR e.a. 1975:276-314; BAUMEISTER e.a. 1978:160sq,308sq; ERNST 1982:495-498 et BROOKS 1987:38-43. Pour les serpentines d'autres régions, si l'on fait exception des hyperaccumulatrices de Ni et des plantes des gisements chromifères, BROOKS résume les teneurs de la matière sèche des plantes entières à 20-100 ppm Ni, les teneurs de Cr étant le plus souvent négligeables et dépassant rarement 100 ppm; PROCTOR e.a. (1975:285sq,301sq) citent des teneurs de cendres de feuilles de 400-6000 soit en gros 1500 ppm Ni, contre 100-2500 soit en gros 1000 ppm Cr.

Pour les serpentines de l'Europe centrale SASSE (1979:580sq,591sq) trouve dans la matière sèche des feuilles 12-150 soit en moyenne 30 ppm Ni, contre 5-50 soit en moyenne 15 ppm Cr; les teneurs des feuilles sont inférieures à celles des racines, et celles-ci inférieures à celles des fleurs et fruits, Cr et Ni répartis différemment selon les organes. Selon ERNST e.a. 1974:6 c'est surtout dans les organes souterrains que les métaux lourds tendent à s'accumuler le plus, à l'exception p.ex. des feuilles persistantes.

Alors que pour les serpentines au-dessus de 2000 m du Val d'Aoste, VERGNANO e.a. (1982:300,304, 8 espèces en commun avec Davos) trouvent dans la matière sèche le plus souvent des feuilles 18-9000 soit en moyenne 1200 ppm Ni, contre 5.2-1100 soit en moyenne 13 ppm Cr. Vu les teneurs élevées de Ni dans les feuilles (sans données pour les racines) de certaines espèces des avant-postes glaciaires,

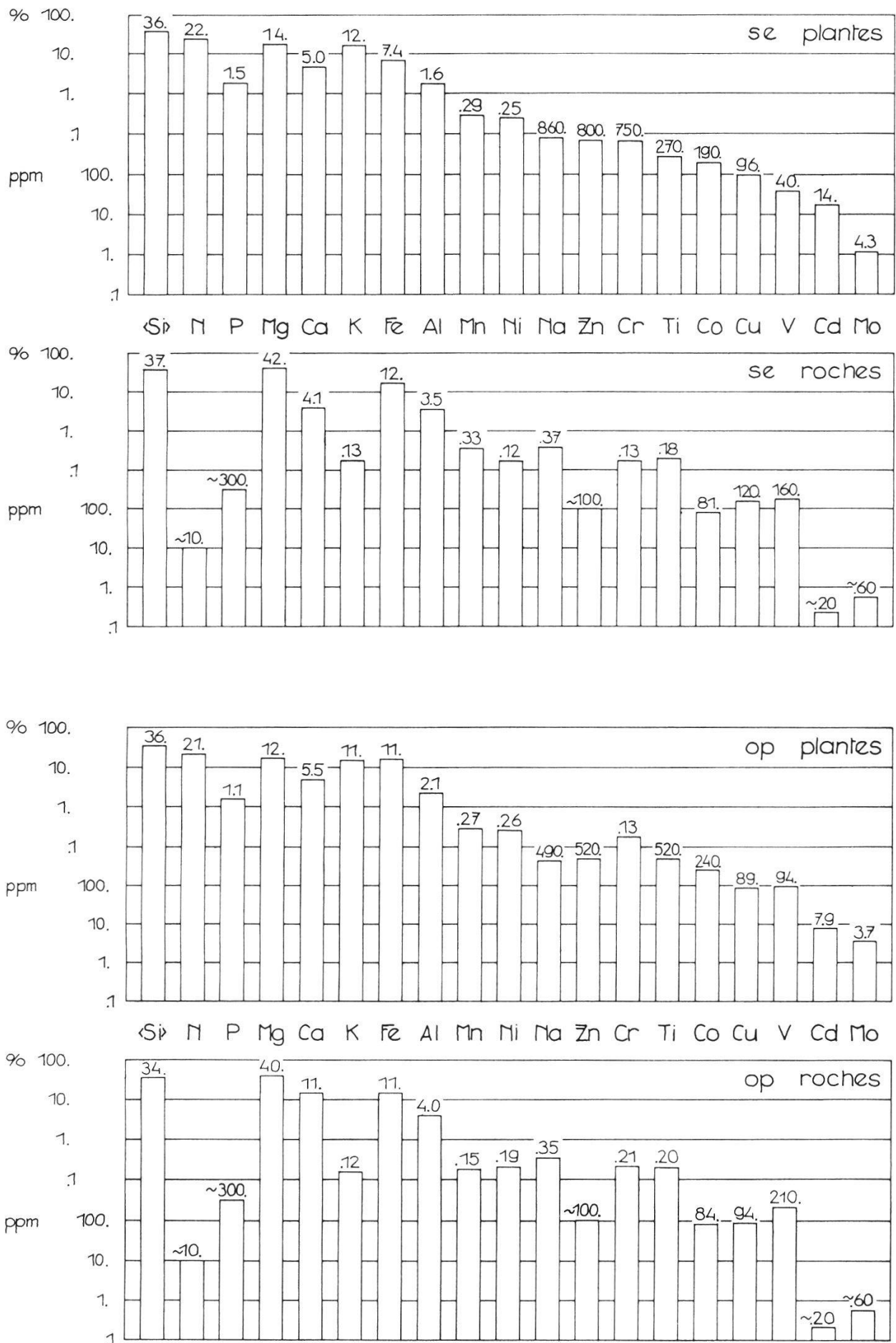


Fig. 76 : Répartition pondérale relative de 19 éléments dans les cendres des plantes et dans les roches sous-jacentes (somme = 100 %). Sources pour les roches p. 176.

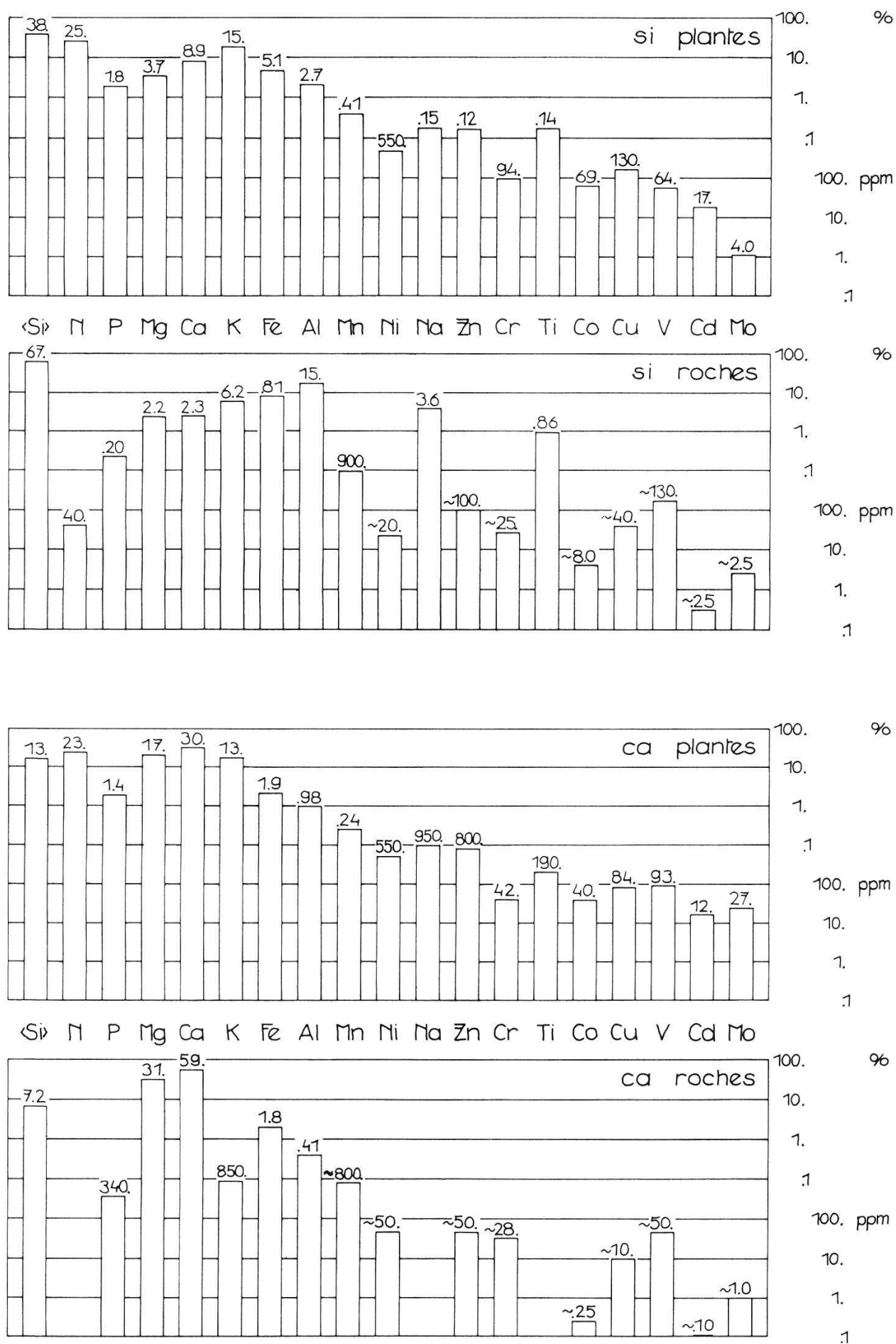


Fig. 76 :

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

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

(Le Cr s'accumulerait de préférence dans les racines, ADRIANO e.a. 1986:167).

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

*

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

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

Les données de Davos ne semblent guère parler pour une inhibition du Fe par Ni. En effet, bien que les plantes contenant beaucoup de Fe aient des Fe/Ni molaires plus élevés que celles en contenant peu comme les ligneuses (que ce soit rapporté à la matière sèche ou aux cendres), il y a en moyenne 30 à 40 fois plus de Fe que de Ni dans les plantes sur ophiolites, le Fe/Ni ne descendant guère au-dessous de 10.

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

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

En principe les métaux lourds semblent exercer un effet sélectif fort sur la végétation dès que leur concentration dans le substrat dépasse 0.1 % (ERNST 1974b:3) et la toxicité relative des métaux les uns par rapport aux autres semble être largement inverse à leur tendance à former des chélates (voir classification des métaux de WOOLHOUSE 1983:246sq selon leur affinité à l'égard de la formation de combinaisons chimiques dans les systèmes biologiques).

On connaît des flores spéciales sur terrains riches en Ni et Co. Par contre, malgré l'observation de tolérances différentielles à Cr chez certaines espèces cultivées, il n'y a aucune description fiable d'une flore spécifique adaptée à un sol riche en Cr (BROOKS 1987:42sq).

*

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

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

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

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

6.1.5 Comportement de Ca Mg K

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

*

Un $\text{Ca/Mg} > 1$ dans le sol est généralement admis comme nécessaire pour une croissance saine des végétaux. Du moins la plupart des plantes herbacées des substrats habituels contiennent-elles des teneurs $\text{Ca} > \text{Mg}$: KRAUSE 1958:792 cite une moyenne de Ca/Mg (molaire = équivalentaire) de 2.0, fig. 77.

Sur serpentine par contre, à Davos comme ailleurs, les plantes révèlent des teneurs $\text{Mg} > \text{Ca}$, bien sûr assez variables (voir PROCTOR e.a. 1975:314,315). Et ce rapport entre Ca et Mg est le plus souvent déjà bien amélioré par rapport à celui de la roche, fig. 77. A Davos cette modification de Ca/Mg au profit de Ca se dessine d'ailleurs chez les populations de tous les substrats, fig. 78 (sauf sur carbonates suivant le Ca/Mg qu'on retient, soit calculé à partir des moyennes des Ca/Mg singuliers, soit à partir des moyennes de Ca et des moyennes de Mg, etc. : les valeurs de ces tableaux sont bien sûr à prendre comme ordres de grandeur). Ce sont les populations de la serpentine qui augmentent le plus le Ca/Mg par rapport à la roche, soit 5 fois sur serpentine contre 2.3 sur silicates p.ex., fig. 75. C'est d'autant plus remarquable que c'est à partir d'un Ca/Mg extrêmement défavorable de 0.06 (ou $\text{Mg/Ca}=17.$) dans la roche augite, fig. 78.

Sur les 4 substrats, les Ca/Mg de la fraction échangeable du sol sont beaucoup plus élevés que ceux des plantes qui leur correspondent, fig. 78. Cette discordance est connue. Selon PROCTOR 1971b:836, en effet, le Ca/Mg des teneurs échangeables à l'acétate d'ammonium à pH 7 ne peut servir à prédire celui de la solution du sol, les deux n'étant pas en rapport linéaire, surtout dans les domaines à teneurs élevées en Mg et basses en Ca typiques des serpentines. Le Ca/Mg des teneurs échangeables est ainsi susceptible de dépasser sérieusement celui de la solution du sol qu'on s'imagine le plus directement éprouvé par les plantes (cf p. 49), à savoir d'un facteur de 5.5 pour un Ca/Mg échangeable de 0.055 et d'un facteur de 2.0 pour 0.220 dans ses deux exemples de serpentine.

A titre indicatif, citons les Ca/Mg de la solution du sol extraite à la capacité au champ de PROCTOR e.a. 1981:245 effectivement inférieurs; le Ca/Mg de 0.04 des eaux de percolation de la serpentine subalpine de Davos de CAFLISCH 1974, voir p. 80, soit à peine moins que la roche augite à $\text{Ca/Mg}=0.06$.

Inspiré par le fait que les serpentiniques se recrutent de préférence chez certaines familles et que les Ca/Mg des plantes semblent être assez spécifiques des familles, KRAUSE 1958:792 suggère que les familles bien représentées sur serpentine ont des Ca/Mg (équivalentaires) plutôt bas, < 1.6 dans les exemples qu'il cite, sur une moyenne de Ca/Mg de 2.0 pour plus de 1600 analyses d'herbacées, dont les valeurs inférieures valent encore plus de 0.9. Comparées à ces données les valeurs sur serpentine et ophicalcite de Davos, tout comme celles sur les plus diverses serpentines rassemblées par PROCTOR, fig. 77, sont nettement plus basses. Même les valeurs comparatives des mêmes espèces sur silicates et carbonates de Davos sont basses : cela peut être lié au choix même des espèces, dicté par celles venant sur serpentine, ou éventuellement lié à l'abondance de dolomite $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ à Davos, carbonate riche en Mg.

*

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

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

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

1) roches de Davos selon p. 34, fig. 76, K p. 70

2) sols de Davos selon fig. 69 p. 169

3) Ca/Mg de Davos : moy. des quotients singuliers

4) KRAUSE 1958:764,792

5) PROCTOR e.a. 1975:315,324

6) K : SASSE 1979b, feuilles

Fig. 77

Teneurs en Ca Mg K des plantes, roches, sols de Davos, avec quelques comparaisons (légende annexe 1).

Ca Mg K contents of the plants, rocks, soils of Davos, with some comparisons.

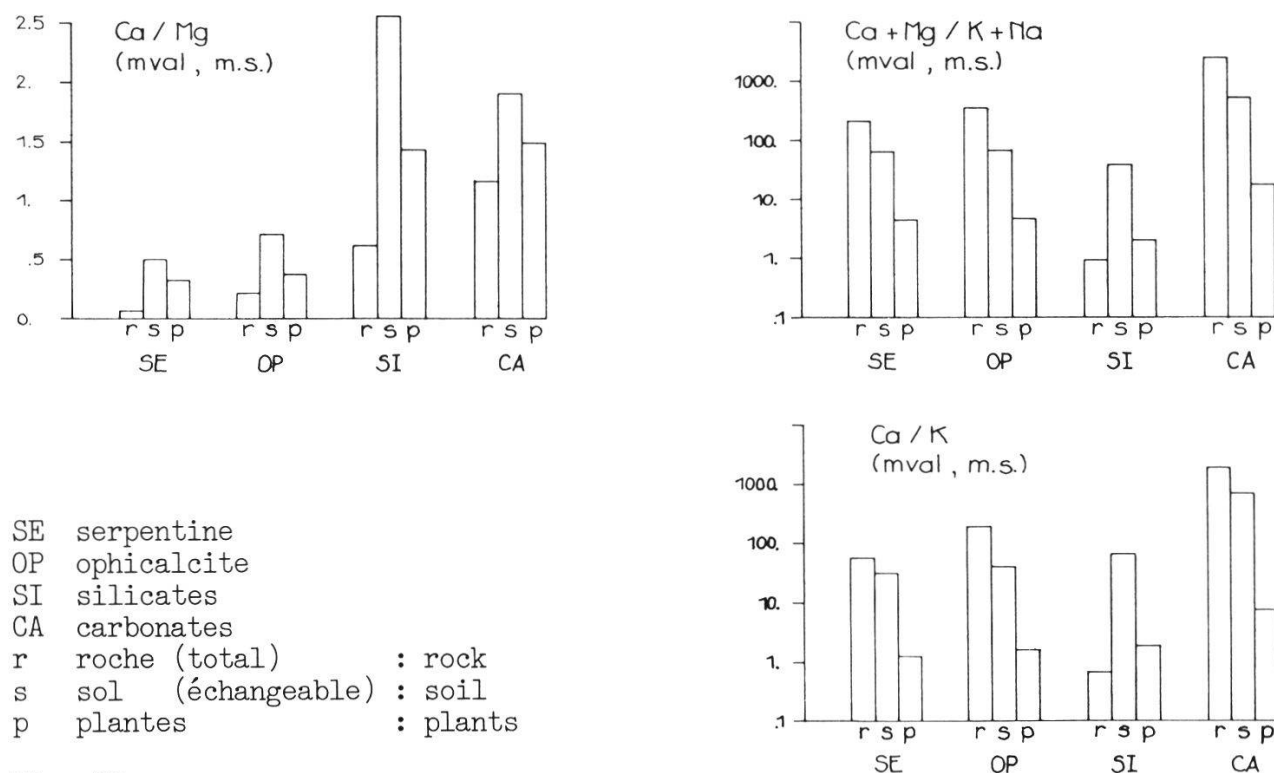


Fig. 78

Rapports entre les cations macronutrients selon les 4 substrats à Davos (sols selon fig. 69 p. 169; moyenne des deux colonnes selon fig. 77).

Relations among the macronutrient cations according to the 4 substrata from Davos (soils according to fig. 69 p. 169; means of the two columns see fig. 77).

valeurs totales des cendres) cite également certains liens entre Ca/K et unités taxonomiques. Les données de la littérature sur Ca Mg K ne concernent souvent que les feuilles et ne sont guère transférables sans autres sur les plantes entières : en principe Ca ainsi que Mg, Na, $\text{Cl}(\text{SO}_4)_2^-$, transportés dans le xylème, tendent à s'accumuler dans les feuilles avec l'âge; K, transporté dans le phloème, à rester mobile (KINZEL 1982:116,232sq,243; voir p. 191).

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

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

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

*

L'effet des rapports très particuliers de Ca:Mg:K dans le substrat serpentine se répercute clairement dans la composition chimique des plantes. Ainsi les valeurs sur serpentine ne confirment guère les délimitations habituelles entre calcicoles et calcifuges à partir des quotients de ces macronutrients (même si elles en montrent certaines tendances pour Ca/K, $\text{Ca}+\text{Mg}/\text{K}+\text{Na}$ (et $\text{Ca}+\text{Mg}+\text{K}+\text{Na}$), à savoir plus élevées chez les calcicoles, fig. 79, bien que l'effet de la composition de la serpentine reste décisif). Cela peut être dû au comportement particulier des espèces sur serpentine, leur valant un statut à elles, adaptées à ces caractéristiques paradoxes qui rapprochent la serpentine des silicates en ce qui concerne les valeurs basses en Ca, Ca/Mg, Ca/K; et des carbonates en ce qui concerne les valeurs basses en K et hautes en Mg et divalents. Il se peut par ailleurs que des caractéristiques propres aux plantes alpines y jouent un rôle.

En résumé, sur serpentine, les Ca/Mg des plantes sont nettement plus défavorables que sur les autres substrats; K/Ca s'approche de celui sur silicates; alors que $\text{Ca}+\text{Mg}/\text{K}+\text{Na}$ place les plantes de serpentine du côté des basicoles grâce à Mg élevé, en tant qu'intermédiaires entre celles sur silicates et carbonates.

Discussion

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

- déficience en Ca K
- toxicité de Mg
- Ca/Mg défavorable

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

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

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

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

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

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

On accorde à Ca la capacité de contrecarrer les effets délétères de tout un tas d'ions toxiques s'ils sont en hautes concentrations, tels H⁺ OH⁺ Na Mg Al Mn Zn Pb etc.; mais aussi à Ca+Mg de limiter les effets toxiques de Ni (BROOKS 1987:46sq et KINZEL 1982:232,387); à K Ca Mg de réduire celle de Zn (et Pb) (SIMON e.a. 1977:108); et Ca, parfois même Mg, s'avèrent corrélés au Cr (LYON e.a. 1971:427), etc. Une telle compensation requerrait néanmoins des quantités de Ca relativement grandes (KINZEL 1982:387). (Voir aussi p. 181, résistance et tolérance p. 200sq). Dans mes propres expériences (EGGER non publié) avec *Poa alpina*, *Nardus stricta*, *Geum montanum*, l'adjonction de Ca à la serpentine tend à faire diminuer la teneur en Ni de la matière sèche des plantes; alors que l'adjonction de Ni et Cr à la terre de carbonates tend à faire augmenter la teneur en Ca et Mg des plantes; la même adjonction à la terre de silicates à faire diminuer la teneur en Ca des plantes.

Autrement dit les teneurs basses en Ca du substrat résulteraient en une tolérance abaissée à d'autres éléments du sol (BROOKS 1987:46), sans qu'on puisse parler d'une carence de Ca en soi. Le taux d'absorption de Ca par les plantes pourrait ainsi être un facteur décisif du degré de tolérance aux métaux lourds, suggèrent SNAYDON e.a. 1961:232.

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

Bien sûr la variabilité à tous ces égards est grande.

Bref, le changement de composition des roches aux plantes se résume pour tous les substrats de Davos en :

- une accumulation de Ca ou de Mg en direction d'un Ca/Mg plus équilibré
- une accumulation de K (et aussi de P) aboutissant à des valeurs semblables dans les plantes des différents substrats, quitte à ce que ce soit au prix d'une accumulation énorme telle sur ophiolites et plus encore sur carbonates.

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

6.1.6 Silicicoles et calcicoles sur serpentine

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

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

Il se dégage des tendances très intéressantes (bien sûr à prendre avec réserve, vu les écarts-types des résultats assez souvent du même ordre que les moyennes et vu le peu d'échantillons).

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

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

Troisièmement, les compositions chimiques en K P et en micronutrients des populations sur ophiolites (ainsi qu'en "acides organiques" C-A cf p. 195) tendent à rappeler les compositions qu'elles ont sur leurs substrats habituels, silicates et carbonates fig. 79. Ainsi sur la même serpentine les silicicoles tendent à assimiler plus d'Al Cd K Mn P Zn ainsi que Co Cr Cu Fe que les calcicoles, comme le font les populations sur silicates où tous ces éléments sont plus abondants que dans les substrats et populations de carbonates (sauf Mn cf p. 193). Ce fait est pour le moins inattendu, car il suggère que les plantes n'absorbent pas simplement ce qui est naturellement à disposition p.ex. en plus grande quantité sur leur substrat habituel, mais qu'elles semblent le faire activement, comme indépendamment de la chimie du sol, ici lorsqu'elles se retrouvent sur serpentine. Une "accoutumance" qu'il semble difficile d'expliquer physiologiquement.

On en arrive donc à se demander si le milieu autour des racines des silicicoles est éventuellement plus acide, que ce soit pour des raisons d'enracinement (cf p. 102) p.ex. plus superficiel ou dans la terre fine (par opposition autour des pierres, là où le pH tend à être plus basique, cf MENEZES 1969:136), si ce n'est encore pour d'autres raisons. Bien que cela n'explique pas encore les teneurs majorées en K et P chez les mêmes silicicoles. Il se peut de plus p.ex. que le milieu microbien de la rhizosphère soit spécifique et intervienne.

En effet, on se rappelle que les macronutrients Ca Mg K P sont en principe mieux disponibles à pH basiques, la plupart des micronutrients à pH acide (cf p. 50) et que la silice a une solubilité faible mais constante (DUCHAUFOUR e.a. 1979:19). En outre les différences en acides organiques C-A entre silicicoles et calcicoles suggèrent indirectement des différences d'acidité dans le substrat (cf p. 195).

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

Fig. 79

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

subst.		moyenne substrat	silicicoles	calcicoles	indifférentes
de carbonates					
Ca	SE	110. ± 110.	150. ± 140.	99. ± 84.	86. ± 28.
	OP	120. ± 130.	140. ± 140.	150. ± 150.	52. ± 30.
	SI	180. ± 90.			
	CA	450. ± 130.			
Mg	SE	390. ± 150.	420. ± 180.	400. ± 120.	350. ± 150.
	OP	330. ± 110.	330. ± 160.	340. ± 90.	320. ± 120.
	SI	130. ± 70.			
	CA	450. ± 460.			
Mo	SE	.0036 ± .0028	.0029 ± .0019	.0040 ± .0031	.0049 ± .0037
	OP	.0029 ± .0009	.0031 ± .0010	.0028 ± .0008	.0028 ± .0010
	SI	.0032 ± .0018			
	CA	.024 ± .003			
valeurs calculées (mval/100g matière sèche) :					
Ca/Mg	SE	.32 ± .33	.41 ± .51	.27 ± .23	.27 ± .11
	OP	.37 ± .43	.41 ± .39	.48 ± .55	.17 ± .08
	SI	1.4 ± .6			
	CA	1.5 ± 1.4			
Ca/K	SE	1.2 ± 1.1	1.1 ± .9	1.3 ± 1.5	1.1 ± .9
	OP	1.3 ± 1.6	1.1 ± .8	1.7 ± 2.3	.86 ± .64
	SI	1.6 ± 1.3			
	CA	7.7 ± 10.7			
Ca+Mg/K+Na	SE	4.2 ± 4.2	4.1 ± 1.8	6.3 ± 3.6	5.3 ± 3.7
	OP	5.9 ± 4.3	4.4 ± 2.6	6.5 ± 4.6	6.5 ± 5.3
	SI	2.6 ± 2.5			
	CA	14. ± 16.			
Ca+Mg+K+Na	SE	140. ± 60.	120. ± 50.	180. ± 60.	130. ± 50.
	OP	150. ± 70.	110. ± 70.	190. ± 60.	140. ± 40.
	SI	91. ± 42.			
	CA	260. ± 120.			
Σ cations	SE	180. ± 80.	150. ± 70.	220. ± 70.	170. ± 70.
	OP	220. ± 90.	150. ± 90.	260. ± 80.	240. ± 90.
	SI	130. ± 60.			
	CA	280. ± 130.			
Σ anions	SE	150. ± 50.	120. ± 30.	170. ± 50.	150. ± 50.
	OP	170. ± 60.	140. ± 40.	190. ± 60.	150. ± 50.
	SI	160. ± 60.			
	CA	150. ± 40.			
C-A	SE	34. ± 69.	28. ± 57.	49. ± 51.	28. ± 98.
	OP	61. ± 11.	9.2 ± 100.	81. ± 107.	91. ± 120.
	SI	-15. ± 69.			
	CA	140. ± 130.			
CaMg:K:mi:Si % (ex mmol/ 100 g cendres)	SE	32 : 15 : 8 : 45	37 : 18 : 9 : 36	32 : 12 : 7 : 49	28 : 15 : 9 : 48
	OP	30 : 14 : 11 : 45	32 : 20 : 11 : 37	31 : 13 : 9 : 47	24 : 11 : 15 : 50
	SI	21 : 20 : 9 : 50			
	CA	64 : 16 : 3 : 17			
cendres % matière sèche	SE	13. ± 8.	9.5 ± 5.9	17. ± 9.	12. ± 6.
	OP	16. ± 9.	11. ± 7.	18. ± 7.	19. ± 12.
	SI	12. ± 9.			
	CA	14. ± 6.			
SiO ₂ % cendres	SE	42. ± 17.	33. ± 16.	47. ± 15.	46. ± 18.
	OP	42. ± 20.	31. ± 22.	44. ± 19.	49. ± 16.
	SI	46. ± 18.			

Fig. 79

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

6.1.7 Comportements particuliers d'espèces

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

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

*

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

S'apparentent à cette catégorie, à Davos, les caryophyllacées, crucifères, papilionacées, composées et la gentiane annuelle étudiées. (Caryophyllacées discutées p. 193 et 197).

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

*

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

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

S'apparentent à cette catégorie, à Davos, toutes les graminoides et les buissons nains étudiés, ainsi que Minuartia sedoides (cf p. 193).

L'absorption passive est mise en lien avec le chemin apoplastique dans l'espace libre du système continu des parois cellulaires du cortex des racines, possible dans la jeune pointe des racines dans la zone où l'endoderme primaire n'est pas encore subérinisé, c.-à-d. devenu imperméable à l'eau (KINZEL 1982:229sq). On peut se demander si le faciès des racines des plantes de serpentine, souvent proportionnellement plus abondantes, touffues et fines que sur les autres substrats (cf p. 102), est en lien avec une forme d'absorption particulière. Il serait aussi intéressant d'étudier p.ex. si le degré de subérinisation, de différenciation ou de croissance des racines y diffère, etc. Notons que Ca, difficilement passable, n'est absorbé passivement que dans la zone d'endoderme primaire, plus fortement dépendante de la transpiration, alors que K et P sont absorbés jusque dans la racine développée (KINZEL o.c.).

Dans mes propres expériences de culture avec des espèces de différents substrats, les plantes cultivées sur serpentine ont tendance à avoir un rapport de matière sèche aérienne/souterraine plus faible que sur les autres substrats; de plus Poa alpina provenant de serpentine, comparée à celles provenant des autres roches-mères, garde un rapport aérien/souterrain inférieur dans les cultures sur tous les substrats (EGGER 1980 non publié, voir aussi p. 181).

Au sujet de K, il serait intéressant de savoir s'il y a un lien entre des teneurs assez élevées de cet élément dans les plantes de serpentine, du moins à Davos et chez SASSE 1979b, et la relative xéromorphie de ces plantes, si l'on pense à l'action osmotique de K et à son rôle actif dans les mouvements des stomates (STRASBURGER 1983:342; effet osmotique des ions des acides organiques p. 197).

Et plus généralement on peut se demander si la xéromorphie et la sclérophylle souvent décrites sur serpentine (KRAUSE 1958:771; feuilles proportionnellement plus étroites et plus petites, etc., cf p.ex. SCHÖP et EGGER 1980:67 et p. 229) pourraient être une stratégie répandue sur ce substrat correspondant à une régulation de la part des plantes, et où les racines proportionnellement plus abondantes aideraient à accroître l'absorption relative en nutriments par rapport à la surface photosynthétisante (p. 232 et remarques au sujet des cendres p. 192).

*

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

- caryophyllacées
- crucifères
- graminoides
- buissons nains

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

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

Les valeurs des macronutriments mesurées dans les plantes de Davos s'inscrivent bien parmi les teneurs citées dans la littérature et peuvent être groupées comme suit :

teneurs en cendres, se situant en moyenne vers 15 % de la matière sèche :

- 15-40 % environ : caryophyllacées, *Campanula*, *Saxifraga*
- 15 % environ : crucifères, papilionacées
- 10 % environ : graminoides, *Viola*, composées
- 5 % environ : buissons nains, *Lycopodium*, *Gentiana*

(moyennes des dicotylédones herbacées entre 6-15 % selon LARCHER 1973:150)

valeurs de C/N, se situant en moyenne vers 25-30 :

- 15-20 : crucifères, papilionacées, *Viola*, *Gentiana*
- 15-35 : caryophyllacées (en deux groupes)
- 20-35 : toutes les non-nommées
- 30-65 : graminoides, *Saxifraga*, buissons nains

valeurs de N, se situant en moyenne vers 2 % :

- 2.5 environ : en plus des papilionacées où l'on s'y attend, les crucifères, certaines caryophyllacées, *Viola* et *Gentiana* contiennent beaucoup de N
- 1.5 environ : *Silene acaulis*, *Minuartia*, *Geum*, *Linaria*, *Campanula*, *Antennaria*
- 1.-1.5 : buissons nains, graminoides, *Saxifraga*.

Ca Mg K sont traités p. 182sq; Ni Cr p. 177sq.

Il serait intéressant de savoir s'il y a un lien, et de quel genre il est, entre efficacité dans la formation de biomasse et teneur en cendres, rapport C/N, rapport minéralomasse/N ou toute autre variable ou combinaison de variables phytochimiques.

Signalons que dans des expériences avec *Poa alpina*, *Nardus stricta*, *Geum montanum* de plusieurs substrats (EGGER 1980 non publié) la teneur en cendres se comporte comme suit :

- elle augmente avec l'adjonction, à la terre de serpentine, de P, de K et surtout de Ca+P+K
- elle tend à diminuer avec l'adjonction, à la terre de serpentine, de Ca
- elle tend à être la plus basse sur calcaire, chez les deux graminées
- elle tend à augmenter avec l'adjonction, à la terre de silicates et de carbonates, de Ni+Cr, chez les deux graminées; à diminuer chez *Geum*
- elle tend à être la plus élevée chez les plantes provenant des silicates (sauf cultivées sur silicates); semblable chez les *Poa* provenant de serpentine et des carbonates.

Résultats partiels difficiles à interpréter.

*

Choix de particularités (consulter annexe 6 pour les données brutes).

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

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

Les buissons nains contiennent dans la matière sèche d'une part peu de N P K et peu d'Al Cd Co Fe Mg Mo, à savoir moins de cations que d'anions inorganiques, beaucoup de Mn chez les éricacées et peu de Ni sauf chez *Dryas* et *Thymus*; dans les cendres d'autre part peu de Fe et Si et beaucoup de Ca Cu Mn Zn et Ca/Mg, Ca/K plutôt élevés, peu de Ca chez *Dryas* et peu d'Al chez *Salix*, beaucoup de Mn et K chez les éricacées. Le comportement de Ca et Mg s'accorde avec celui de 3 buissons nains subalpins décrits par KINZEL 1982:401.

Vaccinium est connu comme accumulateur de Mn, DENAEYEUR 1966, de même que les éricacées plus généralement, KINZEL 1982:325. On se souvient que Mn est plus facilement disponible aux plantes à pH acides (p. 50 et remarque p. 187).

Les caryophyllacées contiennent dans la matière sèche d'une part beaucoup de Co Cr Fe Mg Ni P (c.-à-d. beaucoup de sidérophiles), à savoir beaucoup plus de cations que d'anions inorganiques (traités p. 197sq), et des extrêmes en Al K Mn N chez quelques espèces; dans les cendres d'autre part peu de Cd Cu Zn, un Ca/Mg bas, sauf *Silene* peu de Ca et *Minuartia* peu de K. Certaines caryophyllacées sont réputées riches en Mg (KINZEL 1982:400) et pauvres en Ca, p.ex. *Cerastium*; *Silene* réputée plus riche en Ca (SHEWRY e.a. 1975; DUVIGNEAUD 1966).

Minuartia sédoïdes révèle sur les 4 substrats une composition chimique particulièrement constante, indépendante du substrat et originale, avec peu de Ca P et très peu de K, à Ca/Mg bas et Al Cr Ni Si Ca/K élevés (la teneur en Ca sur carbonates étant surprenamment basse).

Minuartia verna, relict glaciaire, est notoire pour ses teneurs élevées en métaux lourds (plus que *Viola*; ERNST 1982:480).

Quant à *Silene acaulis* s.l. certaines différences entre les populations peuvent être en lien avec la distinction entre *S. acaulis* et *S. exscapa* non retenue ici (p. 60 et annexe 7).

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

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

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

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

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

6.2 Cations, anions et acides organiques

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

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

6.2.1 Rapport entre cations et anions

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

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

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

anions	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻	SiO ₃ ²⁻	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	HBO ₃ ²⁻	MoO ₄ ²⁻	
mval/100g m.s.	150.	20.	7.	5.	3.	.4	.0004	Σ an = 185.

Fig. 80

Teneurs moyennes des végétaux en cations et anions selon LARCHER 1973:150 (voir fig. 70 p. 170 pour Davos).

Average contents of the vegetals in cations and anions, according to LARCHER 1973:150 (see fig. 70 p. 170 for Davos).

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

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

clairement positif (même sans Al + Fe, C-A = 110 mval/100 g m.s. sur carbonates, et vaudrait encore 40 mval en comptant Si). Il serait intéressant de savoir à quoi ces différences correspondent du point de vue énergétique.

Il y a donc en moyenne surprenamment beaucoup d'anions inorganiques et peu d'"acides organiques" dans les plantes croissant sur notre serpentine. Cependant les différences entre espèces, telles celles entre caryophyllacées et buissons nains esquissées p. 192sq se précisent ici : les caryophyllacées ont un C-A nettement au profit des cations, en gros avec des valeurs doubles par rapport à la moyenne (cf p. 197sq); alors que les éricacées ont presque toujours un C-A négatif, où l'on peut se demander si beaucoup de cations sont perdus par la chute des feuilles, ou si d'autres facteurs jouent un rôle encore plus important. De même, les différences entre silicicoles et calcicoles sur ophiolites s'expriment par des C-A divergeant en direction des valeurs trouvées sur silicates et carbonates respectivement, fig. 79 p. 189.

En ce qui concerne l'alimentation azotée, selon DIJKSHOORN (1969:211 et BAUMEISTER e.a. 1978:70) un C-A inférieur à sa valeur "normale" de 100 mval/100 g m.s. correspondrait à une alimentation par NH_4^+ ; alors qu'un C-A plutôt supérieur correspondrait à une alimentation en milieu alcalin, où l'azote est généralement sous forme NO_3^- (cf p. 199).

A Davos les valeurs C-A sur silicates s'accordent avec la forme NH_4^+ minéralisée en prévalence dans ces sols; les C-A sur carbonates avec la forme NO_3^- ; par contre les valeurs C-A sur ophiolites sont surprenamment basses sur ces substrats basiques et suggèrent une nutrition de préférence à partir de NH_4^+ , alors que les mesures de la minéralisation, quoiqu'ambiguës, indiquent plutôt plus du NO_3^- dans les sols de serpentine (fig. 41 et 43, p. 85 et 89).

6.2.2 Oxalate et calcium solubles dans les feuilles

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

La composition des sucs cellulaires a en particulier été étudiée dans l'optique du rôle des ions Ca dans le métabolisme des plantes silicicoles et calcicoles, malheureusement sans considérer Mg. Ainsi KINZEL (1963:522-533; 1977 oralement), s'inspirant de ILJIN 1932-1940, distingue plusieurs phytotypes, pour ce qui nous intéresse :

- type oxalate : à métabolisme des acides caractérisé par l'accumulation de grandes quantités d'oxalate soluble (capable de précipiter des quantités importantes de Ca et Mg) et donc quasi pas de Ca soluble dans le suc cellulaire; contenant beaucoup de K et Na dans les cendres (éléments que l'oxalate contrebalance); et beaucoup d'anions inorganiques (dont l'oxalate dépend, cf NO_3^- p. 199); le plus souvent pauvre en citrate et malate; typique de quasi toutes les caryophyllacées et de quelques rares autres familles, violacées, etc. (LEW 1974:9,11).

- type calciotrophe : caractérisé par beaucoup de Ca et peu ou pas d'oxalate solubles dans le suc cellulaire; à $\text{Ca} > \text{K}$ (mol et val) dans les cendres; pauvre en anions inorganiques, les cations contrebalancés surtout par du malate et du citrate; type très répandu, avant tout sur carbonates, mais aussi sur silicates; comprend toutes les crassulacées, beaucoup de crucifères et papilionacées, etc. (LEW 1974:9).

- type potassium : caractérisé par beaucoup de K soluble et plus ou moins de Ca

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

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

Fig. 81

Test qualitatif de l'oxalate soluble (ox) et du calcium (ca) soluble dans les feuilles récoltées en août.

Qualitative test of soluble oxalate (ox) and soluble calcium (ca) in leaves gathered in August.

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

L'acide oxalique, en tant que produit secondaire du métabolisme, est présent dans quasi toutes les plantes, sous les formes les plus diverses. Il est très répandu car il ne contient pratiquement plus d'énergie (COOH)₂ (STRASBURGER e.a. 1983:339,342). Les physiotypes oxalate en contiennent simplement beaucoup, surtout sous forme soluble. L'acide oxalique révèle une étroite interdépendance entre sa biosynthèse en tant qu'acide organique et le métabolisme des éléments minéraux, en particulier sous l'aspect de la balance électrochimique à l'intérieur des tissus (LEW 1974:8,10) et peut servir ici de paradigme. En effet, l'anion de cet acide, l'oxalate, forme des sels quasi insolubles avec les alcalino-terreux Ca et Mg (le sel avec Mg étant nettement plus soluble que celui avec Ca) et des sels acides peu solubles, ou neutres solubles, avec les alcalins K et Na. Par ailleurs les ions oxalates solubles, si combinés avec les ions de K et Mg, peuvent participer essentiellement à la valeur osmotique (KINZEL 1982: 237,242). Bref, l'oxalate neutralise ces cations métalliques. L'oxalate peut en outre former des complexes très stables avec Fe, ce dont sont également capables les ions d'autres acides organiques (KINZEL 1982:391), p.ex. complexes malate de Zn (ERNST 1982:493), etc. (voir tolérance p. 200sq).

On n'a guère étudié si l'oxalate soluble joue un rôle dans la résistance p.ex. des caryophyllacées et violacées envers les métaux lourds. En effet, les caryophyllacées en particulier sont caractéristiques des groupements végétaux sur serpentine et sols à métaux lourds de l'Europe du Nord et de l'Amérique du Nord (RUNE 1953:89; ANTONOVICS e.a. 1971:35; KINZEL 1982:391,401). A Totalp sur serpentine, avec 9 espèces, elles constituent près du 1/10 des espèces principales (cf p. 128 et 218) et plus de la moitié des individus des végétations pionnières clairsemées.

*

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

Il se peut que plusieurs des espèces à Ca soluble dans leurs feuilles, surtout parmi les nombreuses à faible réaction au test, p.ex. les graminoides à K > Ca, etc., appartiennent au physiotype potassium, qui peut présenter en dehors du K soluble prédominant plus ou moins de Ca soluble dans les feuilles, si ce n'est à d'autres physiotypes.

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

aussi p. 193 et 196). Alors que la moyenne de toutes les espèces étudiées de 61 mval sur ophicalcite est également plus élevée que celle de 34 sur serpentine (fig. 70 p. 170). Notons encore que les espèces des 2 substrats réagissant vivement aux tests soit d'oxalate soit de Ca solubles ont en commun une somme des cations au-dessus de la moyenne, et toutes $Mg > Ca$.

Ainsi sur ophicalcite 3 des 4 caryophyllacées testées indiquent de l'oxalate soluble (nota bene les 3 calcicoles), mais aucune des 5 testées sur serpentine. Plus encore, sur serpentine 2 de ces 3 mêmes caryophyllacées témoignent à l'inverse de Ca soluble, ce qui est justement atypique de cette famille. Ces différences surprenantes d'une part entre serpentine et ophicalcite, d'autre part à l'égard des caryophyllacées comme les décrivent KINZEL e.a., soulèvent les questions d'écotypes éventuels; du rapport entre oxalate et Mg; et de l'importance d'autres acides organiques.

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

Fig. 82

Quelques espèces riches soit en oxalate soluble, soit en Ca soluble dans leurs feuilles; avec leurs excès en cations C-A, leur somme des cations Σ CAT, ainsi que Ca Mg K des cendres des plantes entières (toutes calcicoles); légende p. 195 et annexe 1.

Some species rich either in soluble oxalate or in soluble Ca in their leaves; with their corresponding excess in cations C-A, Σ CAT, Ca Mg K contents of the ashes of the whole plants (all calcicolous); legend p. 195 and annex 1.

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

synthèse de l'oxalate est en outre fortement influencée par les anions minéraux : favorisée par NO_3^- (sa réduction exige un anion organique de remplacement), l'oxalate se comportant comme un produit corollaire du métabolisme de NO_3^- ; défavorisée par les anions forts Cl^- (SO_4) $_2^-$ (PO_4) $_3^-$ (LEW 1974:10; p. 194sq).

Ainsi KINZEL pense que la stimulation unilatérale de l'oxalate par Ca chez les caryophyllacées leur créerait un désavantage sur carbonates. Cela pourrait expliquer la tendance de cette famille à éviter ce substrat. Alors que la tolérance à la serpentine des caryophyllacées pourrait être en lien avec leur aptitude à précipiter le Mg excessif, tout en étant adaptées à un niveau de Ca soluble interne très bas (KINZEL 1982:392,407; LEW 1974:8). Au sujet des caryophyllacées notons que dans la zone alpine de Davos il y a plus du double de caryophyllacées silicicoles que de calcicoles (annexe 7), mais sur serpentine plus de caryophyllacées calcicoles que silicicoles, à savoir des pionnières. Et au sujet des basses teneurs en Ca notons qu'une solution aqueuse contenant de l'oxalate libre ne peut contenir que des quantités infimes de Ca et Mg solubles et, à cause des différences de solubilité des sels de Ca et de Mg, dans les domaines de concentration propre aux serpentines, un Ca/Mg extrêmement en faveur de Mg (KINZEL 1982:391). Toujours est-il que le Mg toxique y est alors présent en faible quantité absolue. Il se pourrait en outre que l'adaptation des physiotypes oxalate à peu de Ca interne favorise la résistance aux sols à métaux lourds dans le sens qu'une carence indirecte en Ca due à sa fonction détoxifiante (cf p. 186 et 201) se fait moins rapidement sentir.

Bref, les stratégies de ces physiotypes restent encore difficiles à comprendre, le sort de Mg obscure (y a-t-il des "magnésiotrophes" ?). Remarquons encore que le fait que d'une part les types oxalates, en particulier les caryophyllacées souvent calciphobes, précipitent la plus grande partie du Ca de leur suc cellulaire, et que d'autre part les vraies calcicoles ont beaucoup de Ca soluble dans le suc, suggère à vrai dire que ces 2 physiotypes exagèrent encore les conditions à l'égard de Ca de leur substrat préférentiel dans leurs propres tissus, comme s'ils avaient chacun développé une prédisposition aux conditions les plus extrêmes typiques de leur substrat.

*

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

*

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

6.3 Résistance et tolérance : discussion

DUVIGNEAUD e.a. (1973:226) distinguent judicieusement :

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

Les stratégies de résistance et tolérance des plantes des serpentines constituent un domaine de recherche encore largement inexploré : premiers résumés chez BROOKS 1987:98-105; KINZEL 1982:394-407; ERNST 1982:484-499, 1974a, 1974b:22-43. L'attention a plutôt été portée sur les plantes des sols à métaux lourds, tels à Zn, etc. Selon tous ces travaux, les plantes supérieures présentent diverses formes d'adaptation à ces géochimies particulières (adaptations inhérentes ou développées spécifiquement, soit caractéristiques biologiques, soit comportements physiologiques dont les mécanismes spécifiques à chaque métal restent pour la plupart encore à élucider). Ces stratégies peuvent être :

- 1 tolérance à des excès de certains nutriments dans les tissus mêmes
- 2 limitation des besoins en nutriments majeurs
- 3 formes de vie à cycles végétatifs lents
- 4 transpiration faible, c.-à-d. diminution de l'assimilation passive
- 5 absorption ou exclusion sélectives des nutriments
- 6 excréctions de certains nutriments
- 7 perte de feuilles, etc.

ces catégories se recouvrant en partie. Il se pourrait qu'il y ait des liens entre types d'adaptation et degré d'évolution des espèces (extrapolant JAFFRE 1980:227). Les conséquences (ou le prix) de ces adaptations, p.ex. la réduction de la productivité et de la compétitivité, sont abordées p. 228sq.

*

1 Tolérance à des excès de certains nutriments dans les tissus mêmes (catalogue allant d'affirmations expérimentalement fondées jusqu'à de pures hypothèses de travail (ERNST 1982:406) :

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

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

un liant dans la vacuole remplaçant le précédent et dont le Ni-complexe s'accumule dans la vacuole, présupposant un tonoplaste imperméable à ce dernier - dans certains cas le liant de transport et celui de la vacuole pourraient être le même. Ce modèle repose sur un principe semblable à celui selon MATHYS 1975 et ERNST 1975 (décrit par ERNST 1982:494sq et KINZEL 1982:406) pour les espèces tolérantes au Zn : acide citrique comme liant de transport jusqu'au plasmalemma, après le passage duquel Zn forme préférentiellement un complexe avec l'acide malique qui servirait de navette entre plasmalemma et vacuole, où Zn se lie avec d'autres substances organiques en complexes à stabilité supérieure, p.ex. en Zn-citrate, Zn-anthocyane, Zn-oleum sinapis et Zn-oxalate.

Il est clair que de tels processus accaparent de l'énergie. ERNST 1974a:195 estime que le coût du maintien de la tolérance correspond à une réduction de la biomasse de 20-50 %, non due à une respiration cellulaire accrue.

Ont ainsi été discutés en rapport avec une détoxification à l'intérieur des tissus, les complexes, chélates et composés suivants (i : ERNST 1982:493-499; ii : 1974:189) :

Ni-malate, Ni-mévalonate (PANCARO e.a. 1978 et PELOSI e.a. 1976 ex i)

Ni-citrate (JAFFRE e.a. 1976 ex BROOKS 1987:39; LEE e.a. 1977b et SEVERNE 1974 ex i)

Ni-glucosides d'oleum sinapis (chez crucifères; SASSE 1976 ex i)

Cr-oxalate (LYON e.a. 1969 ex i)

Fe et Al-anthocyanes : créent normalement la couleur des fleurs (STRASBURGER e.a. 1983:73,843). Fréquence de feuilles pourpres p.ex. chez *Silene Willdenowii* sur serpentine à Davos éventuellement en lien.

Zn-oxalate, Zn-malate, Zn-citrate, Zn-oleum sinapis, Zn-anthocyane (i). La résistance plasmolytique des plantes à anthocyane paraît plus élevée (LOETSCHERT 1969:45sq). Les changements de couleur des fleurs sur substrats à métaux lourds pourraient être dus à des complexes surtout de Zn et Cu avec l'anthocyane (ERNST 1974b:13).

Cu-polyphénols, Cu-peptides, Cu-thionéines (i et ii)

Se-méthionine, se-cystéine (ii)

F⁻-acétate (ii)

Mg-oxalate !?

- Inhibition par concentration enrichie d'antagonistes (surtout suggérée par les cultures hydroponiques, qu'il faut considérer séparément) : en particulier effet réducteur de la toxicité de la part de Ca (discuté p. 186).

- Remplacement d'un élément par un autre : Ni remplacerait Ca dans les pectinates de la paroi cellulaire (COLE 1973 ex ERNST 1982:496), Ni et Co pourraient remplacer Mg dans les molécules de chlorophylle (!) (MALIUGA 1947 ex DUVIGNEAUD e.a. 1973:237), plus difficile à imaginer sur serpentine vu l'abondance de Mg dans les tissus des plantes de ce substrat.

(Autres mécanismes de tolérance aux métaux lourds, p.ex. Cu, cf ERNST 1982:499).

*

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

On peut voir un certain lien entre limitation des besoins et productivité réduite sur serpentine, voir p. 232sq.

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

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

5 Absorption ou exclusion sélective des nutriments. Ces phénomènes sont encore mal compris (KINZEL 1982:406). Toujours est-il qu'il existe parfois des différences marquées entre espèces d'un même lieu, les unes absorbant modérément un métal lourd (cypéracées, gymnospermes, etc.), les autres l'accumulant ni plus ni moins (cf p.ex. Ni chez JAFFRE 1980:199; BROOKS 1987:38sq; Mn cité p. 193; etc.). Selon ERNST (1982:490, 1974a:191), l'exclusion ne peut être que partiellement sélective. La diminution du stress ionique peut avoir lieu par :

- spécificité bactérienne au niveau de la rhizosphère (DUVIGNEAUD e.a. 1973:223)
- antagonismes entre ions, compétitions pour un même carrier (o.c.; ERNST 1974a:191, 1974b:24)
- composés de métaux lourds ionogènes plus facilement assimilés que composés organiques (ERNST 1974a)
- activité réduite des ATP-ases spécifiques; CEC des parois cellulaires réduite; éventuellement changements de la perméabilité du plasmalema (ERNST 1982:490, 499, en partie hypothèses)
- CEC des racines réduite, basse chez les plantes des sols à métaux lourds (ERNST 1982:490; DUVIGNEAUD e.a. 1973:223), cette CECR réduite diminuant l'assimilation de ions polyvalents (chez *Silene*, ERNST 1974b:23).

6 Excrétion de certains nutriments. L'excrétion d'éléments en excès est surtout connue pour Na Cl Ca sous forme de sels NaCl, CaCO₃, etc., que ce soit par l'intermédiaire de glandes ou directement par la surface des feuilles. Le coût énergétique est élevé, estimé à 20-24 mol ATP/mol de NaCl éliminé. On connaît en outre des cas d'excrétion de Mg et Si (KINZEL 1982:137, 139, 163; ERNST 1982:484), ainsi que d'excrétion active de métaux lourds p.ex. chez *Armeria maritima* par l'intermédiaire de glandes salines (les métaux lourds étant alors accompagnés de macronutriments et d'anions, ERNST 1974b:40sq). La retranslocation et excrétion par les racines ne jouerait qu'un rôle modeste (KINZEL 1982:142).

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

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 serpentine 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 serpentine 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 serpentine 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 granulométrie extrêmement variée est tributaire du climat, l'altération y correspond à une disjonction-dissolution concomitante.

Du fait du type d'altération de la serpentine, 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 serpentine empêche une extrême acidification même sous humus bruts parfois très acides. Dans le même ordre d'idées la désaturation est généralement faible sur serpentine 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 serpentine 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 serpentine 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 nutriments, 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 serpentine. 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 serpentine n'y fait visiblement pas exception.

Quant à la forme de l'azote, par leur minéralisation les sols de la serpentine 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 granulométrie 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 serpentinisée, 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 sesquioxydes 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 $S=L=A$ (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 primairement 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 serpentiniens 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 macronutriments échangeables Ca Mg K, leurs proportions relatives et Ca/Mg, s'insèrent bien parmi celles sur serpentine 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 serpentine 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 macronutriments 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 nutriments 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 micronutriments 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 principalement 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 silénoïdes et mousses principalement à absorption passive et le pôle des graminoides 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-nutriments, 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 sippe 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 presque 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	SE+SI+CA+SH	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	78	35
espèces fréquentes et rares										esp	%
SE	SI	SE+SI	SE+SI+CA	SE+SI+CA+SH	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	12	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.

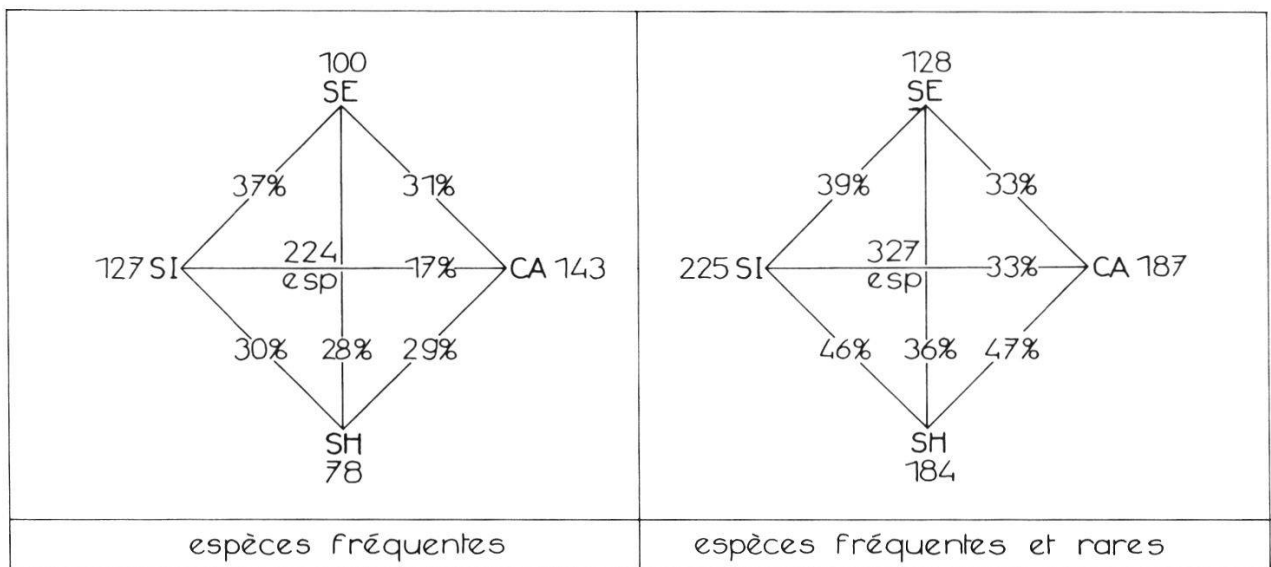


Fig. 85

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 : serpentine 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 serpentinite et silicates, 33 % entre serpentinite et carbonates, s'inscrivent bien parmi ceux des autres serpentines. Pour n'en citer que deux : p.ex. 58 % entre serpentinite et roches acides de l'île d'Unst, Shetland (60°N, environ 100 m; SPENCE 1958:167-169) et 12 % entre serpentinite 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 serpentinite

Intercalons ici quelques définitions et réflexions afin de mieux saisir la situation floristique particulière de la serpentinite.

Les définitions concernant les liens des taxons à la serpentinite, 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 serpentinicolas, fig. 86, 87, 88, s'apparentent à celles des métallicolas 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 serpentinicolas chez JØRGENSEN 1973:57sq).

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

serpentinicolas	: 128
(serpentinophobes	: 199 (=327-128))
serpentinicolas exclusifs	: 0 (1 subalpin : <i>Asplenium serpentini</i> à aire disjointe)
serpentinicolas préférentiels	: 4-8 (commentaire p. 215)
serpentinicolas indifférents	: 120-124
et ubiquistes	: 53 (sur serpentinite, silicates, carbonates)
et silicicolas	: 46
et carbonaticolas	: 25
serpentinicolas 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 évènements 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.

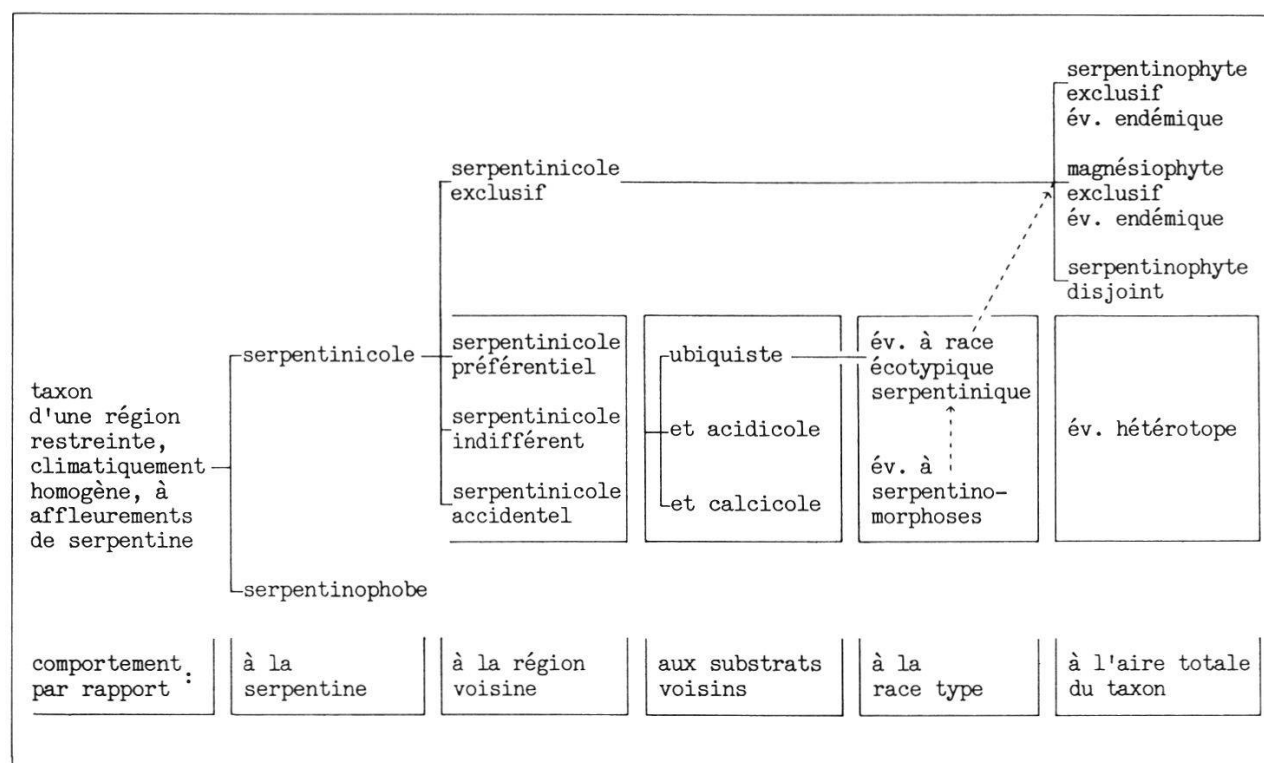


Fig. 86

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 diagnostiqué 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	serpentin-vag	taxon croissant aussi bien sur serpentine que sur substrats voisins, qu'il soit acidicole, calcicole ou ubiquiste, etc., en dehors de la serpentine.
serpentinicole indifférent et ubiquiste		taxon indifférent au substrat, souvent à large amplitude écologique et susceptible de révéler des races écologiques en culture expérimentale,
serpentinicole préférentiel	électif serpentin-hold	taxon plus abondant ou fréquent sur serpentine (év. et autres substrats magnésiens extrêmes) que sur sols voisins.
serpentinicole hétérotope		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 hétérotope.
serpentinicole exclusif	strict, fidèle, absolu, typique, obligatoire, caractéristique, -fest, -stet, -treu	taxon croissant, pour la région considérée, uniquement sur serpentine et sur d'autres substrats magnésiens ou ultrabasiques extrêmes.
serpentinophyte disjoint	serpentinicole local relictuel, appauvri,	serpentinophyte restreint à la serpentine seulement aux confins de son aire totale, sinon serpentinicole ± indifférent au centre de celle-ci (hétérotope). Concept très dépendant de la localité et de l'aire de référence choisies (ne décrit pas les affleurements disjoints de la serpentine).
serpentinophyte exclusif	endémique serpentinique insulaire	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	ophiolithophyte, endémique magnésien	analogue 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 serpentiphyte se-cole exclusif se-phyte exclusif magnésiphyte se-phyte disjoint se-cole préférentiel se-cole indifférent se-cole accidentel se-cole hétérotope se-phobie	se : serpentinique se- : serpentini-/o- * : identique x : équivalent () : + équivalent
NOVAK 1928:44	type se	x	
	espèce se	x	
	variété se	x	
	forme se	x	
:43	se-morphose	*(x x)	
1937:142	se-phyte	x x	
	se-phyte obligatoire	*	
	se-phyte facultatif	*	
MARKGRAF 1932:88	se-morphose	*	
	se-stet	x	
	se hold		
PICHI 1948:243	se-morphose	*(x x)	
:245	se-phyte	*	
	se-phyte typique	*	
:253	se-phyte préférentiel	*	
:256	se-cole relictuel	x x	
RUNE 1953:108	se-morphose	*(x x)	
:78	se-phyte	x	
:50	se-caractéristique	(x) x	
:81	se-phyte typique	x	
:80	se-cole relictuel	(x*) x	
:81	se-phyte préférentiel	*	
	se-cole ubiquiste	x	
:50	se-indifférent		
	se accidentel		
KRAUSE 1958:760	se fremd		
KRUCKEBERG 1954:270	se morphisme	* x	
	écotype se	*	
	endémiq. se insulaire		
	endémiq. se appauvri	(x x)x	
1967:134	bodenstet	x	
	bodenvag		
1969a:96	abondance max.sur se		
	distrib.altit.déviée		
	se-phobie		
WENDELBERGER 1974:10	se-morphose	(x)	
	se-phyte	x x	
	se phyte endémique	*	
	se-phyte facultatif	x x	
		x	

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 serpentine 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 serpentine 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 serpentine une station propice à la sélection catastrophique. On a souvent souligné la faible compétition sur serpentine, 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 serpentine 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 serpentine) 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 serpentine 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 serpentine 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 serpentine en Ecosse et Shetland; COMBE e.a. 1956a: 250 des groupements de lande méridionale à *Erica vagans*, situés sur serpentine 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 xérophiles 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 subalpinum* 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 serpentiniques 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 endémies. Alors que celles d'Europe centrale (a) et septentrionale (b) à colonisation postglaciaire, sont à mesure plus pauvres en espèces et endémies (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 serpentiniophytes, et endémies s'il y en a, glissent vers des rangs taxonomiques inférieurs. En effet, la majorité des familles et genres importants des phanérogames 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), géniétacées 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 monocotylédones graminoïdes monocotylédones à fleurs composites genres monospécifiques						ptéridophytes monocotylédones graminoïdes monocotylédones à fleurs composites genres monospécifiques				
	absolu	%	coef.		pourcents						coefficients				
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 3 gen 3 fam 3	24 11 3	0 0 0	13 10 1	51 51 27		e/et 3 g/gt 4 e/g 1.0	24 16 2.2	0 0 -	13 14 1.3	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 3 gen 3 fam 3	35 13 3	0 0 0	16 12 1	53 53 28		e/et 2 g/gt 4 e/g 1.0	27 17 2.7	0 0 -	13 16 1.3	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 6 gen 5 fam 4	43 15 3	7 7 3	26 20 1	72 72 39		e/et 3 g/gt 4 e/g 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 4 gen 4 fam 3	27 11 3	8 8 3	32 19 1	74 74 37		e/et 2 g/gt 4 e/g 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 7 gen 6 fam 4	61 18 3	10 10 3	54 24 1	78 78 39		e/et 2 g/gt 4 e/g 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 46 gen 13 fam 5	182 51 3	64 35 3	211 50 1	211 211		e/et 3 g/gt 3 e/g 3.5	14 12 3.6	5 8 1.8	16 11 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 4 gen 4 fam 3	35 14 3	1 1 1	36 20 1	54 54		e/et 2 g/gt 4 e/g 1.0	17 14 2.5	1 1 1.0	17 20 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 0 gen 0 fam 0	54 16 3	6 5 1	59 23 1	75 75		e/et 0 g/gt 0 e/g -	15 12 3.4	2 4 1.2	16 17 2.6	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 11 gen 9 fam 3	41 17 3	2 2 2	7 6 1	52 52 25		e/et 8 g/gt 11 e/g 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 13 gen 8 fam 2	68 28 3	10 6 1	67 29 1	163 163		e/et 3 g/gt 3 e/g 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 13 gen 8 fam 3	62 29 3	15 14 2	60 33 1	175 175		e/et 3 g/gt 3 e/g 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 23 gen 9 fam 2	86 36 3	22 16 2	62 34 1	142 142		e/et 6 g/gt 4 e/g 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) e/g espèces/genre
g gen genres (genera) e/f espèces/famille
f fam familles (families) e/et espèces/total espèces
t total (total) g/gt genres/total genres

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

		graminées	cypéracées	joncacées	caryophyllacées	renonculacées	crucifères	saxifragacées	rosacées	légumineuses	éricacées	primulacées	gentianacées	scrophulariacées	composites	total
DAVOS alpin 2200 m	e	10	10	4	10	3	4	2	3	2	5	3	3	4	13	100
serpentine	g	7	2	2	6	2	4	1	3	2	4	2	1	4	10	69
seulement espèces	e/et	10.	10.	4.	10.	3.	4.	2.	3.	2.	5.	3.	3.	4.	13.	-
fréquentes	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	e	19	10	6	11	3	5	5	3	2	5	4	4	5	16	128
serpentine	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	e	19	15	9	16	9	6	10	11	4	9	7	4	10	26	225
silicates	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	e	15	11	1	11	5	14	9	9	8	4	6	7	8	32	187
carbonates	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	e	31	21	9	23	10	16	13	18	13	10	11	10	12	54	327
toutes les	g	12	4	2	8	4	6	2	5	7	6	3	1	6	24	143
espèces	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	e	103	59	20	56	34	114	28	73	71	13	23	24	57	211	1347
SCHIBLER 1935	g	39	10	2	19	10	34	4	20	20	8	5	4	11	50	439
-1936	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	e	17	13	5	19	5	14	13	11	5	5	10	10	10	36	209
SCHIBLER 1898:	g	9	3	2	7	3	5	1	5	4	3	3	1	5	20	98
288	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	e	27	19	8	33	13	26	22	17	21	6	19	14	16	59	370
nival >2600 m	g	10	4	2	13	3	11	1	6	8	4	4	2	5	23	139
HEER 1883:191	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	e	26	10	5	18	3	3	9	5	0	13	2	2	4	7	142
Suède du N	g	12	3	2	8	2	2	2	3	0	10	2	2	3	6	84
RUNE 1953:51sq	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	e	52	14	2	23	16	19	2	3	26		8	1	23	67	505
Moravie CS	g	24	2	2	16	11	14	2	13	14		6	1	8	29	266
SUZA 1928	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	e	38	7	7	14	13	9		22	29	2	6	2	12	60	424
Basse Autriche	g	25	2	2	9	7	8		10	13	2	5	2	7	33	253
KRETSCHMER	e/et	9.	2.	2.	3.	3.	2.		5.	7.	1.	1.	1.	3.	14.	-
1930	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	a
5050	917	5.5	Italie	b	327	143	2.3	Davos 2200 m	n
4354	884	4.9	France	d	298	120	2.5	Rhétie 2000 m	a
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	n
1850	592	3.1	Valais 420 m	b	209	98	2.1	Davos 2600 m	i
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	n
1347	439	3.1	Vallée de Davos	j	184	103	1.8	sh Davos 2200 m	n
1296	491	2.6	Angleterre	b	128	76	1.7	se Davos 2200 m	n
650	217	3.0	Valais 1900 m	b	125	62	2.0	Suisse 3000 m	k
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 serpentine avec une île vaut sans doute encore à d'autres points de vue. Intéressante est la place intermédiaire entre serpentine et silicates prise par les carbonates à Davos (cf p. 19). Les implications génécologiques 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 serpentine prend une place intermédiaire entre silicates et carbonates. Le choix des espèces venant sur serpentine 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 serpentine, 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 serpentine, proportionnellement, à plus d'espèces à grande aire et à moins de spécialités phytgéographiques. 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	2
Holarctique 2	9 23	11 26	4 23	4 20	10 26	11 29	7 25	7 22
Arctique-alpine 3	14	15	19	16	16	18	18	15
Eurasie 4	4	5	3	2	5	8	7	2
Europe 5	7	9	5	10	5	8	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+Carpatates 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 = serpentine 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 (PICH 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 écaillés; (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 minimales. On enregistre à peine un peu plus de chamaephytes et moins de géophytes sur serpentine au niveau de la flore, mais

			PH	CH	HE	GE	TE	
nb tot esp			ligneux arborescents phanéro.	bourgeons au-dessus du sol chamaeph.	bourgeons à même le sol hémicryp.	bourgeons souterrains géophytes	annuel-les théroph.	source
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, serpentine	116		20	19	44	15	3	WHITTAKER 1960:317
olivine-gabbro	101		32	14	32	19	2	
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 coriaces, 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 convergentes, 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 Serpentes 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 sippe dressée *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 sippe 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 (MERXMUELLER 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*

aïzoïdes, *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 rocaillieux 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 abaissées 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 landes-landes à éricacées; sur sols plutôt frais : des groupements à différentes fétuques ou laïches;
- 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 physionomiquement 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 éparpillés, 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 dominant 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.bruns humiques (acidifiés)	s.bruns humiques à gley	sols bruns humiques
Finlande I	lichens + mousses	Cerastium alpinum + Asplenium viride			Molinia coerulea + Scirpus caespitosum	Pinus sylvestris + Betula verrucosa
Suède II	Asplenium 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.				(Pinus sylvestris)
V b	Asplenium viride + adiantum-nigrum	Arenaria norvegica + Cardaminopsis petrea	(Carex flacca + pulicaris + Festuca pâturée)	(Calluna + Erica cinerea pâturée)	(Schoenus nigricans + Molinia coeru-pâturée) lea	
Davos alpin VI	(Asplenium viride)	1 Cerastium latifolium + Hut_chinsia 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)	Pinus montana + Erica carnea (subalpin)
subalpin	(Asplenium serpentini subalpin)					
Oberhalbstein 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.

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 nutriments 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 nutriments, 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'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
purpurecence / 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'abroustissement 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 graminoides, 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 serpentiniques de toutes sortes; génétiquement fixées ou non; ou apparaissant chez des plantes non serpentiniques 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 serpentiniques 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 nommées 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 environnements (p.ex. oligotrophes CHAPIN 1980:252; métallicoles BRADSHAW 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 nutriments : elles sont adaptées à conserver les nutriments 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 nutriments minéraux quand ceux-ci sont en faible concentration.

Ces espèces maximisent l'acquisition de nutriments principalement 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 sclérophylle 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 nutriments, 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 nutriments et accroissement des possibilités de régulation de la part de la plante (p. 190sq); elles réduisent également la perte en nutriments par lessivage.

Le taux de croissance bas inhérent, et la réponse à des afflux occasionnels de nutriments 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 nutriments dans le sol extrêmement basse. L'efficacité métabolique est maintenue plus longtemps. Bref, absorption des nutriments, 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 sénescence et lessivage renforcent les faibles besoins annuels en nutriments. (CHAPIN 1980:39sq,253; GRIME 1979:19,28-33,48sq; LARCHER 1973:97sq).

Des taux de croissance bas inhérents sont connus chez des graminoides, 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 sclérophylle. Sur station sèche la première fonction de la sclérophylle 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 nutriments. 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 micronutriment fonctionnel, tel Mg B Cu Zn ou un oligonutriment 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 nutriments, 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 $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ 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 MgCO_3 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 Pyrénées 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 adaptatives 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.

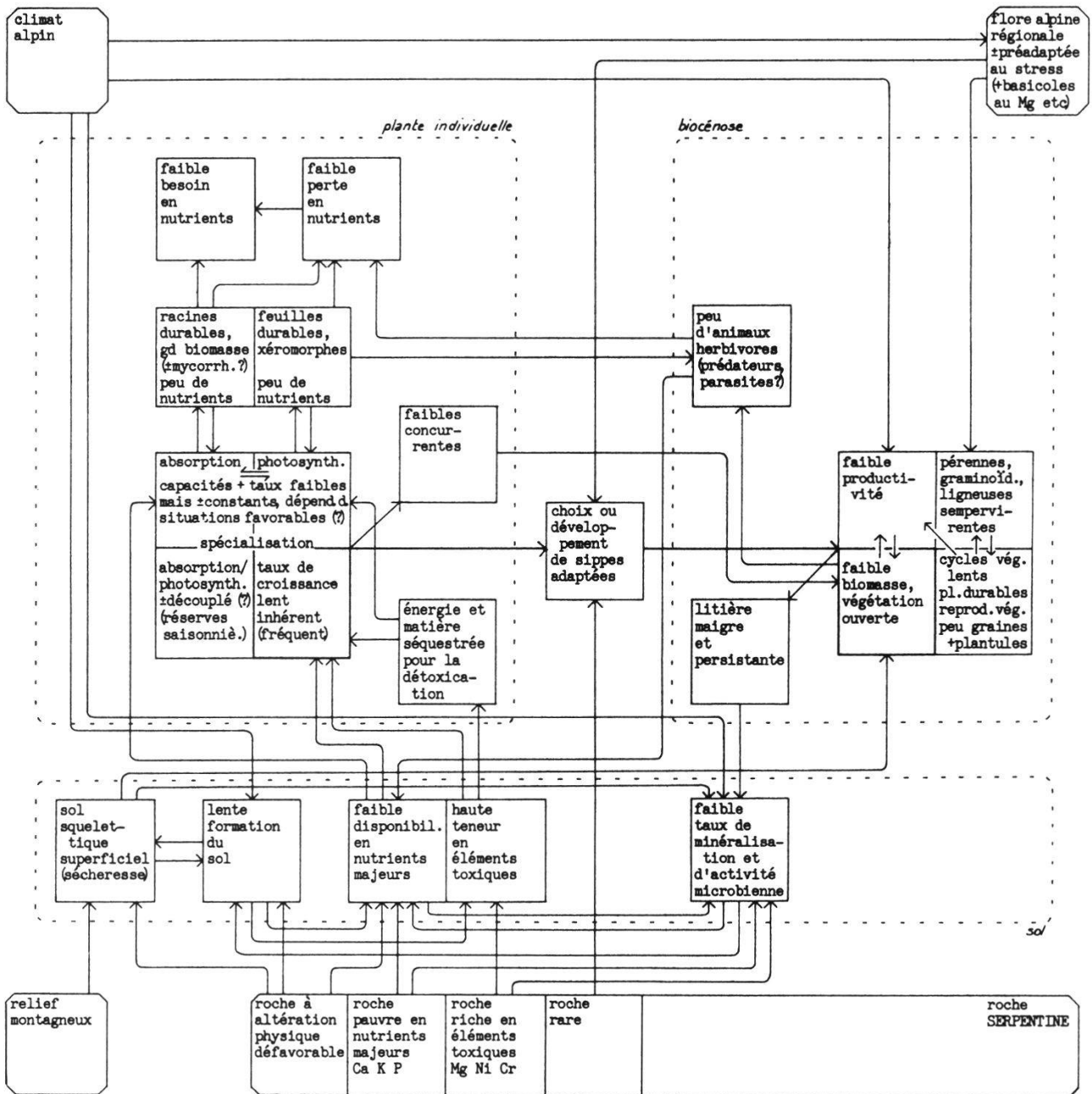


Fig. 96

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.

RESUME : Végétation et stations alpines sur serpentine près de Davos

Ce travail décrit végétation et stations d'un des affleurements de serpentine des Alpes à peine étudiés et tente de le situer par rapport aux autres serpentines connues. Les 6 km² de serpentine-augite de Davos, 47°N 10°E, se trouvent à l'est de la guirlande d'ophiolites de l'arc alpin, les 3.5 km² alpins étudiés entre 2200 à 2600 m, à forte pression touristique. Vers 2400 m la température annuelle vaut -2°C, pendant les 4 mois de végétation 4°C, les précipitations annuelles 1200 mm avec un maximum en été. Recouverte par les glaciations pléistocènes, la région a été recolonisée à partir d'il y a 15000 ans.

Végétation. Comparée aux alentours la végétation est très maigre, la limite naturelle de la forêt rabaissée, la plupart de la surface à couverture bien inférieure à 1 %, à plantes éparses, sur lithosols. Les rares parcelles de gazon ras plus dense logent dans les lieux colluviaux stables et frais, celles de landine et lande basse sur des pentes bien exposées, stables, sur ranker alpin ± brunifiés. (Y succèdent au subalpin des bosquets et forêts de pin de montagne sur sol brun ± acide.) Physionomiquement la végétation sur carbonates constitue un intermédiaire entre celles sur serpentine et silicates (p.126).

La serpentine abrite 128 espèces (dont 100 fréquentes) des 327 vasculaires alpines de la région, les silicates 225 (127), les carbonates 187 (143) (annexe 7) : sans espèces alpines à elle (mais 1 subalpine), la serpentine abrite une combinaison originale d'espèces de la région, soit 53 ubiquistes, 46 silicicoles, 25 carbonaticoles, (4 serpentiniholes préférentielles). Aucune espèce de la région proprement alpine, venant bien et sur silicates et sur carbonates, ne manque sur serpentine.

138 relevés de la végétation, avec 2 à 47 espèces, ont été ordonnés selon leur différenciation floristique (p.128) le long du grand gradient de développement du sol et de la végétation, et classés, soit : 1 éboulis alpin supérieur; 2 combes à neige; 3 semi-gazons; 4 éboulis alpin inférieur; 5 landines herbeuses; 6 landes; 7 gazons. Il y a un seuil floristique (et pédochimique p.153) clair entre : unités 1-4 à végétation clairsemée et discontinue, colonisées par quelques espèces remarquablement constantes; et unités 5-7 à végétation développée, se distinguant par la présence, en plus, des espèces constantes des gazons, landines, landes (distribution des unités selon le relief p.131).

Les lieux clairsemés peu humides, à sol minéral basique, abritent une flore plutôt carbonaticole; les landes, gazons, lieux humides, à horizon supérieur humeux ou déjà acidifié, une association étroite de basicoles et d'acidicoles en partie marquées (typique des serpentines). Il y a vraisemblablement enracinement spécifique dans différents horizons et fractions, à différents pH et formes d'N.

Les unités de végétation discernées ne peuvent être attribuées à aucune unité phytosociologique déjà décrite, car les espèces singulières dont elles se composent (sans espèce propre à la serpentine) trouvent leur distribution principale dans des associations stationnellement et sociologiquement très divergentes. Vu leur caractère local on renonce à la création de nouvelles associations.

Davos se situe vers le pôle des végétations sur serpentine les plus jeunes, des zones balayées par les glaciations, avec peu ou pas de taxons propres, surtout de rang inférieur, et à biomasse visiblement restreinte. Les végétations sur serpentine les plus apparentées sont d'abord celles alpines, p.ex. d'Oberhalbstein quasi identique, puis d'Aoste, et enfin d'Ecosse et de Scandinavie.

Sols. La séquence des sols sur serpentine sans influence étrangère ni engorgement va des lithosols répandus à quelques ranker alpins ± brunifiés (profils p.98). La pédogénèse traîne par rapport aux voisins. Les sols restent tous très squelettiques. La pauvreté en terre fine est suggérée due à une discordance entre l'altérabilité de la roche et celle de ses minéraux de la fraction fine dissous plus rapidement. Les produits d'altération basiques freinent l'acidification, la désaturation reste faible, Mg dominant largement les cations échangeables. L'humification va du moder au mull. Cette séquence s'inscrit tout à fait dans la brunification plus générale, en zone froide et tempérée, sur silicates ferromagnésiens, riches en argiles et pauvres en quartz, sous mull.

Comparée aux silicates et carbonates voisins la serpentine a une constellation de caractéristiques pédochimiques propre au niveau de la terre fine (résultats p.69) : autant de C N P; des Ni et Mg/Ca échangeables inhabituellement élevés; des Ca aussi maigres que sur silicates, des granulosités analogues; des K aussi maigres, Mg aussi élevés que sur carbonates, des C/N et CEC analogues; les autres valeurs soit intermédiaires soit aussi favorables que sur l'un d'eux.

La roche augite de Davos contient un peu plus d'Al et Ca, moins de Cr et Ni que la moyenne des serpentines. Les Ca Mg K Ca/Mg échangeables des sols s'insèrent bien parmi ceux des serpentines des régions tempérées. Les teneurs relatives des plantes tendent à confirmer les disponibilités estimées dans les sols.

Le grand gradient le long du développement de la végétation vaut largement pour les sols, des bruts aux brunifiés. Il est illustré par les graphiques des similitudes selon les analyses des correspondances floristiques (p.146), pédochimiques (p.75) et combinées (p.148). C N P K Ca Mg Ca/Mg Scat CEC H⁺ croissent avec le développement du sol et avec la stabilité, la colluvialité, l'altération du squelette, la teneur en argile, le recouvrement végétal et le nombre d'espèces; alors que le pH, V, le squelette, l'altitude diminuent. On assiste ainsi le long du développement du sol à une accumulation, à une meilleure disponibilité, à de meilleurs rapports entre éléments nécessaires aux végétaux, justement absents ou rares dans la roche, en partie grâce à la minéralisation efficace propre au mull (p.104). Tendances de développement quasi retrouvées de bas en haut des profils (p.103), trahissant la différenciation discrète des horizons.

Composition chimique des plantes entières. La comparaison entre serpentine, silicates, carbonates (p.170) révèle un statut propre à la serpentine. N P K C/N et le taux de cendres varient très peu selon les substrats (contrairement à d'autres serpentines) et sont très spécifiques des espèces, surtout K. Les autres éléments reflètent plutôt le substrat : sur serpentine Ni Cr Co Fe sont élevés (quoique moins élevés que sur d'autres serpentines alpines), Ca/Mg bien inférieur à 1; sur serpentine et silicates Ca et Mo sont bas, Si élevé; sur serpentine et carbonates Mg élevé, Al P K relativement bas. Les microéléments restants reflètent les roches. Par rapport à la roche c'est K puis P que les plantes sur serpentine accumulent le plus, alors que l'amélioration de Ca et Ca/Mg reste modeste (p.176).

Silicicoles, calcicoles, indifférentes sur serpentine tendent à différer : face à Ca Mg Si les silicicoles/calcicoles tendent à se comporter comme si elles savaient le mieux limiter les éléments en excès sur leur substrat habituel; face à K P et aux micronutriments à rappeler les compositions qu'elles ont sur leur substrat habituel, reflétant cette roche-mère; les indifférentes à tolérer dans leur tissus les teneurs les plus défavorables, en excès ou en carence, éventuellement par adaptation écotypique (p.188; cf enracinement ci-dessus).

Considérée par rapport à la roche, l'alimentation des silicicoles/calcicoles étudiées semble tourner principalement autour d'une certaine teneur en K et P nécessaire, quitte à absorber en accompagnement ± forcé des quantités élevées en Ca Mg Si suivant ce qui prédomine dans le substrat de départ.

Conclusions. La réponse originale de la végétation à la serpentine (non tropicale) est ici conçue comme stratégie de tolérance au stress (p.235). Or les réponses à divers stress, tels sécheresse, pauvreté en nutriments, métaux lourds et toxiques, climat alpin et arctique, convergent dans le sens d'un ralentissement de la vie (et de la pédogénèse). Ainsi sur serpentine la multiplicité des stress, pour ne nommer que la modestie en nutriments essentiels et l'excès en éléments à tendance toxique, potencie la réponse de la végétation et conduit aux grands contrastes entre celle-ci (et sols) sur serpentine et substrats voisins. Contrastes cependant atténués à Davos par rapport aux étages inférieurs du fait du stress commun du climat alpin et de l'histoire de la recolonisation post-glaciaire. Les divers facteurs de stress sont envisagés comme résistances spécifiques contribuant à freiner la vie; ce ralentissement comme prix énergétique des adaptations et tolérances, c.-à-d. des spécialisations (pour ne nommer que le taux de croissance lent inhérent). Plus encore, ce ralentissement correspond à un savoir particulier, à une richesse unique, cachée derrière ce que l'on nomme facilement stérilité de la serpentine.

RIASSUNTO : Vegetazione e stazioni alpine su serpentina presso Davos

Vengono descritte vegetazione e stazioni di uno degli affioramenti alpini, poco conosciuti, di serpentina e confrontate con quelle di altre serpentine. I 6 km² di augite serpentina di Davos sono situati a oriente della ghirlanda di ofioliti dell'arco alpino (47°N, 10°E). La fascia altitudinale esaminata di 3,5 km² tra 2200 e 2600 msm, è soggetta a forte pressione turistica. La temperatura media annua verso 2400 msm si aggira sui -2°C; durante il periodo di vegetazione di 4 mesi sui +4°C; le precipitazioni, con un massimo estivo, sui 1200 mm annui. Ricoperta dai ghiacciai del Pleistocene, l'area in esame fu ricolonizzata a partire da 15'000 anni orsono.

Vegetazione. Scarsa rispetto ai dintorni, la vegetazione raggiunge una copertura per lo più inferiore all'1% con piante sparpagliate su litosuoli. Il limite naturale della foresta risulta abbassato. I rari appezzamenti prativi si riscontrano nelle zone colluviali, stabili e fresche; gli arbusteti nani sui pendii soleggiati, stabili, su ranker alpini ± brunificati. (Vi susseguono, nella fascia subalpina, formazioni di Pino montano su suolo bruno ± acido.) Da un punto di vista fisionomico la vegetazione su carbonati assume un aspetto intermedio rispetto a serpentina e silicato (p. 126).

Delle 327 specie vascolari alpine della regione, la serpentina ne ospita 128 (di cui 100 frequenti), i silicati 225 (127), i carbonati 187 (143) (annesso 7): senza specie alpine proprie (ma con una subalpina) la serpentina presenta una combinazione originale di specie della regione, di cui 53 ubiquiste, 46 silicole, 25 carbonaticole (e 4 serpentinicole preferenziali). Nessuna specie alpina, dalla crescita vigorosa su carbonati e silicati, manca sulla serpentina.

La vegetazione (138 rilievi con 2-47 specie) è stata ordinata in base alla differenziazione floristica lungo il gradiente principale dello sviluppo della vegetazione e dei suoli e classificata come segue: pietraie alpino-superiori (1), vallette nivali (2), frammenti prativi (3), pietraie alpino-inferiori (4), arbusteti nani erbosi (5), arbusteti nani (6), prati (7). Una soglia floristica (e pedochimica, p. 153) separa le unità 1-4 con vegetazione rada e discontinua e presenza assai costante di alcune specie, dalle unità 5-7, con vegetazione più sviluppata e presenza aggiuntiva delle specie di prati e arbusteti (distribuzione delle unità in funzione del rilievo: p. 131).

Le stazioni scarsamente colonizzate, poco umide, a suolo minerale basico, sono caratterizzate da una flora carbonaticola; gli arbusteti, i prati e le zone umide con orizzonte superiore ricco di humus o già acidificato, da un'intima combinazione, tipica della serpentina, di specie basicole e acidicole in parte marcate. Verosimilmente esse affondano le loro radici in orizzonti o frazioni che differiscono rispetto a pH e forme di N.

I tipi di vegetazione evidenziati, privi di specie proprie della serpentina, non corrispondono a unità fitosociologiche descritte in quanto composti da specie tipiche di associazioni ecologicamente e sociologicamente divergenti. Visto il loro carattere locale si è rinunciato a descrivere nuove associazioni.

"Davos" si situa verso il polo delle vegetazioni su serpentina più giovani delle aree toccate dalle glaciazioni, con scarsità o assenza di taxa propri, soprattutto di livello inferiore, e con biomassa ridotta. Le vegetazioni su serpentina maggiormente apparentate sono anzitutto quella alpina, p.es. dell'Oberhalbstein, pressoché identica, in seguito quelli aostane, scozzesi e scandinave.

Suolo. La sequenza di suoli su serpentina priva di influssi estranei e non saturi d'acqua, comprende estesi litosuoli fino a rari ranker alpini ± brunificati (profili: p. 98). La pedogenesi appare frenata rispetto ai substrati vicini e i suoli permangono sassosi. La carenza di terra fine va forse attribuita alla dissoluzione relativamente rapida dei minerali delle frazioni inferiori rispetto all'alterabilità, più lenta, della roccia. I prodotti basici d'alterazione frenano l'acidificazione, la desaturazione resta contenuta, Mg domina largamente i cationi scambiabili, l'humificazione procede dal moder al mull. Questi processi si inseriscono nella brunificazione più generale su silicati ferromagnesici, ricchi d'argilla e poveri di quarzo, sotto mull, nei climi freddi o temperati.

Rispetto ai silicati e carbonati vicini, la serpentina presenta una combinazione propria di caratteristiche pedochimiche della terra fine (risultati: p. 69): altrettanto C, N, P; valori straordinariamente elevati di Ni e Mg/Ca scambiabili; valori di Ca bassi come sui silicati, granulosità analoga; valori di K ugualmente bassi, di Mg elevati come sui carbonati, di C/N e CEC analoghi; ulteriori valori pedochimici intermedi o analoghi a quelli di una delle altre rocce.

La roccia augite di Davos contiene un po' più Al, Ca e meno Cr, Ni rispetto alla media delle serpentine. I valori di Ca, Mg, K, Ca/Mg scambiabili dei suoli sono compresi tra quelli delle serpentine in zone temperate. I loro tenori relativi nei vegetali tendono a confermare le misure delle disponibilità nei suoli.

Il gradiente indicato dalla vegetazione corrisponde a quello dello sviluppo pedologico dai suoli grezzi a quelli brunificati. Esso è illustrato dai grafici delle similitudini delle analisi delle corrispondenze dei dati floristici (p. 146), pedochimici (p. 75) e combinati (p. 148). I valori di C, N, P, K, Ca, Mg, Ca/Mg, Scat, CEC e H⁺ aumentano con lo sviluppo pedologico, parallelamente a: stabilità, colluvialità, alterazione dello scheletro, tenore d'argilla, copertura vegetale e numero di specie; diminuiscono invece pH, V, lo scheletro e l'altitudine. Tale sviluppo corrisponde a un'accumulazione e un'accresciuta disponibilità degli elementi vitali per le piante, rari o assenti nella roccia, come pure a un rapporto più favorevole tra di loro. Esso è dovuto in parte a un'efficiente mineralizzazione, tipica del mull (p. 104). Trattasi di tendenze di sviluppo pedologico, riscontrabili grosso modo nei profili del suolo dal basso verso l'alto (p. 103) testimoniando una modesta differenziazione degli orizzonti.

Composizione chimica delle piante intere. Il paragone tra serpentine, silicati e carbonati (p. 170) rivela uno statuto proprio della serpentina. I tenori di N, P, K, C/N e delle ceneri cambiano poco a dipendenza del substrato (contrariamente ad altre serpentine) e sono specifici delle singole specie, in particolare K. Gli altri elementi riflettono piuttosto il substrato. Serpentina: valori di Ni, Cr, Co, Fe elevati (anche se in minor misura che su altre serpentine alpine), rapporti di Ca/Mg nettamente inferiori a 1. Serpentina e silicati: valori di Ca e Mo bassi, di Si elevati. Serpentina e carbonato: valori di Mg elevati, di Al, P, K relativamente bassi. I microelementi restanti riflettono i tenori nelle rocce. Rispetto alla roccia le piante su serpentina accumulano soprattutto K, in seguito P; il miglioramento di Ca e Ca/Mg resta invece modesto (p. 176).

Specie silicole, calcicole, indifferenti, riscontrate su serpentina differiscono come segue: rispetto a Ca, Mg, Si le silicole e calcicole sembrano limitare maggiormente gli elementi in eccesso sul substrato abituale; rispetto a K, P, e ai micronutrienti tendono ad approssimarne la composizione che raggiungono sul substrato abituale, rispecchiante la roccia madre. Le indifferenti tendono a tollerare nei loro tessuti i tenori più sfavorevoli in eccesso o difetto, in seguito forse ad adattamento ecotipico (p. 188).

Riferita alla composizione della roccia, la nutrizione delle silicole e calcicole sembra orientarsi verso un dato tenore di K e P necessario, a costo di assumersi quantità elevate di Ca, Mg, Si, in eccesso sui substrati abituali.

Conclusioni. La risposta originale della vegetazione alla serpentina (non tropicale) vien concepita come strategia di tolleranza allo stress (p. 235). Le risposte ai diversi stress, quali la scarsità di nutrienti, la presenza di metalli pesanti e tossici e il clima artico-alpino, convergono verso un rallentamento dei processi vitali (e della pedogenesi). Sulla serpentina la molteplicità di stress, segnatamente la carenza di nutrienti principali e la presenza di elementi tendenzialmente tossici, potenzia la risposta della vegetazione e quindi anche le differenze rispetto a vegetazione e suoli dei substrati vicini. Tali differenze sono però attenuate nella fascia alpina, rispetto a quelle inferiori, da fattori di stress comuni quali il clima alpino e la storia della colonizzazione postglaciale. I singoli fattori di stress vengono considerati come resistenze specifiche che contribuiscono a frenare la vita; questo rallentamento come costo energetico dell'adattamento e della tolleranza, ovvero delle specializzazioni (quale il lento tasso di crescita, per citarne uno). Tale rallentamento corrisponde così a un sapere particolare, a una ricchezza unica, celata dietro a quanto vien definito, con leggerezza, sterilità della serpentina.

ZUSAMMENFASSUNG : Alpine Vegetation und Standorte auf Serpentin bei Davos

Die Arbeit beschreibt Vegetation und Standorte eines der wenig untersuchten Serpentinegebiete im Alpenraum und vergleicht sie mit jenen bekannter Serpentinegebiete. Die 6 km² Augit-Serpentinzone bei Davos, 47°N/10°E, liegt östlich der Ophiolithenkette des Alpenzuges. Die bearbeitete Fläche von 3.5 km², zwischen 2200-2400 m.ü.M., ist touristisch stark beansprucht. Die mittlere Jahrestemperatur auf 2400 m beträgt -2°C, während der 4 Vegetationsmonate +4°C, die jährliche Niederschlagsmenge 1200 mm mit einem Maximum im Sommer. Im Pleistozän vergletschert, wurde die Gegend seit 15'000 Jahren wieder von Pflanzen besiedelt.

Vegetation. Im Vergleich zur Umgebung ist die Vegetation sehr mager, die natürliche Waldgrenze liegt tiefer, der grösste Teil der Fläche ist weniger als 1% von Pflanzen bedeckter Rohboden. Seltene dichtere Rasenflächen liegen in stabilen frischen Muldenlagen, Zwergstrauchheiden auf sonnigen stabilen Hängen auf mehr oder weniger verbrauchtem Ranker (S. 126). (Subalpin folgen Bergföhrengebüsche und -Wälder auf mehr oder weniger saurer Braunerde.) Physiognomisch liegt die Vegetation auf Karbonat zwischen jene auf Serpentin und Silikat.

Der Serpentin beheimatet 128 (davon 100 häufige) der 327 alpinen Gefässpflanzen der Region, die Silikate 225 (127), die Karbonate 187 (143) (Beilage 7). Ohne eigene alpine Art (aber mit 1 subalpinen Art) weist der Serpentin eine eigentümliche Kombination von Arten der Gegend auf, nämlich 53 Ubiquisten, 46 Silikole, 25 Karbonatikole (4 vorwiegend Serpentinikole). Keine rein alpine Art der Gegend, die auf Silikat wie auf Karbonat gut wächst, fehlt auf Serpentin.

138 Vegetationsaufnahmen mit 2 bis 47 Arten wurden nach ihrer floristischen Differenzierung entlang des grossen Gradienten der Vegetations- und Bodenentwicklung geordnet und in folgende 7 Gruppen klassiert (S. 128): 1 Schutt oberalpin, 2 Schneetälchen, 3 Halbrasen, 4 Schutt unteralpin, 5 grasige Zwergstrauchheiden, 6 Zwergstrauchheiden, 7 Rasen. Es gibt eine klare floristische und bodenchemische (S. 153) Schwelle zwischen den Gruppen 1-4 mit spärlicher und unterbrochener Vegetation und wenigen bemerkenswert steten Arten, und den Gruppen 5-7 mit entwickelter Vegetation, die sich zusätzlich durch stete Rasen-, Spalier- und Zwergstraucharten unterscheiden (Verteilung nach Relief S. 131).

Wenig besiedelte und trockenere Standorte, mit basischem mineralischem Boden, tragen eher eine Karbonatflora; Heiden, Rasen, feuchte Standorte, mit humosem oder schon versauertem Oberhorizont, zeigen ein enges Zusammenleben von basen- und z.T. extrem säureliebenden Pflanzen (typisch für Serpentin). Eine spezifische Verwurzelung in verschiedenen Horizonten und Fraktionen, mit verschiedenen pH und N-Formen, wird angenommen.

Die erarbeiteten Vegetationseinheiten können keiner beschriebenen pflanzensoziologischen Einheit zugeordnet werden: die einzelnen Arten, die sie bilden (ohne Serpentin-eigene Art), treten sonst vorwiegend in standörtlich und soziologisch ganz unterschiedlichen Assoziationen auf. Wegen des lokalen Charakters der Aufnahmen wird auf die Einführung von neuen Assoziationen verzichtet.

Davos gehört zum Pol der jüngsten Serpentinvegetationen der vergletscherten Zonen, mit wenigen oder keinen eigenen Sippen, vor allem niedriger Ordnung und mit klar verminderter Biomasse. Am ehesten verwandt sind die alpinen Serpentinvegetationen wie die fast identische im Oberhalbstein, die im Aostatal, ferner jene in Schottland und Skandinavien.

Böden. Die Bodensequenz auf von Vernässung und Fremdeinflüssen freiem Serpentin reicht von den verbreiteten Rohböden bis zu einigen alpinen verbrauchten Rankern (Profile S. 98). Verglichen mit der Umgebung bleibt die Bodenbildung zurück, der Skelettanteil ist immer hoch. Der geringe Feinerde-anteil könnte auf den Unterschied der Verwitterbarkeit des Gesteins einerseits und jener seiner Mineralien in der feinen und rascher aufgelösten Fraktion herrühren. Die basischen Verwitterungsprodukte bremsen die Versauerung, die Entsättigung bleibt klein, Mg dominiert klar die austauschbaren Kationen. Die Humifizierung reicht von Moder bis Mull. Diese Sequenz passt gut in die allgemeine Verbraunung, in kalter und gemässiger Zone, auf ferromagnetischen, tonreichen und quarzarmen Silikaten, unter Mull.

Verglichen mit angrenzendem Silikat und Karbonat weist Serpentin ein eigenes Bild von Bodeneigenschaften im Feinerdeanteil auf (Resultate S. 69): gleich viel C N P; ungewöhnlich hohe austauschbare Ni- und Mg/Ca-Werte; ebenso wenig Ca wie auf Silikat, ähnliche Körnung; so wenig K, so viel Mg wie auf Karbonat, ähnliche C/N und Kationenumtauschkapazität CEC; die andern Werte liegen entweder dazwischen oder sind so günstig wie auf einem der beiden.

Das Augitgestein von Davos weist etwas mehr Al und Ca, weniger Cr und Ni auf als das Mittel der Serpentine. Die Werte der austauschbaren Ca Mg K Ca/Mg im Boden passen gut in jene der gemässigten Zonen. Die relativen Gehalte in den Pflanzen bestätigen die im Boden ermittelten Verfügbarkeiten.

Der grosse Gradient entlang der Vegetationsentwicklung gilt weitgehend für die rohen bis verbraunten Böden. Er ist in den Ähnlichkeitsdarstellungen aus den Korrespondenzanalysen der floristischen (S. 146), bodenchemischen (S. 75) und kombinierten Daten (S. 148) veranschaulicht. C N P K Ca Mg Ca/Mg H⁺ CEC und Kationensumme Scat wachsen mit fortschreitender Entwicklung parallel zur Stabilität, Kolluvialität, Skelettverwitterung, Tonanteil, Pflanzendeckung, Anzahl Arten; während pH, V, Skelett, Meereshöhe abnehmen. Somit entsteht im Verlauf der Entwicklung eine Anreicherung, eine bessere Verfügbarkeit und ein vorteilhafteres Verhältnis zwischen den von den Pflanzen benötigten Elementen, die gerade nicht oder nur spärlich im Gestein auftreten, dies z.T. dank der dem Mull eigenen effizienten Mineralisierung (S. 104). Diese Entwicklungstendenzen finden sich in den Profilen von unten nach oben wieder (S. 103), was eine bescheidene Horizontdifferenzierung andeutet.

Chemische Zusammensetzung ganzer Pflanzen. Der Vergleich zwischen Serpentin, Silikat, Karbonat (S. 170) weist auf die Eigenständigkeit von Serpentin hin. N P K C/N und Aschengehalt hängen (im Gegensatz zu anderen Serpentin) sehr wenig vom Substrat ab und sind ausgesprochen artspezifisch, vor allem K; die andern Elemente widerspiegeln hingegen eher das Substrat: auf Serpentin sind Ni Cr Co Fe sehr hoch (jedoch weniger hoch als auf andern alpinen Serpentin), Ca/Mg weit unter 1; auf Serpentin und Silikat sind Ca und Mo niedrig, Si hoch; auf Serpentin und Karbonat ist Mg hoch, Al P K relativ niedrig. Die übrigen Mikroelemente widerspiegeln die Gesteine. Im Verhältnis zur Zusammensetzung des Gesteins akkumulieren die Pflanzen auf Serpentin am meisten K, dann P, wobei die Verbesserung von Ca und Ca/Mg bescheiden bleibt (S. 176).

Silizikole, Kalzikole, indifferente Pflanzen auf Serpentin scheinen zu unterscheiden: gegenüber Ca Mg Si tendieren die Silizikolen und Kalzikolen sich so zu verhalten, als wüssten sie das auf ihrem üblichen Substrat im Ueberschuss vorhandene Element zu begrenzen, gegenüber K P und Mikronährstoffen sich der gewohnten Zusammensetzung zu erinnern; die Indifferenten hingegen tolerieren in ihren Geweben die ungünstigsten Gehalte, im Ueberschuss oder im Mangel, möglicherweise durch ökotypische Anpassung (S. 188, s. Verwurzelung w.O.).

Auf das Gestein bezogen, scheint sich die Ernährung der untersuchten Silizikolen und Kalzikolen primär um einen gewissen notwendigen Gehalt an K und P zu drehen, auch wenn dabei mehr oder weniger zwangsweise viel Ca Mg Si, je nach Dominanz im Ursprungssubstrat, aufgenommen werden muss.

Schlussfolgerungen. Die besondere Reaktion der Vegetation auf (nicht tropischem) Serpentin wird als Strategie der Stresstoleranz aufgefasst (S. 235). Die Antworten auf verschiedenen Stress, wie Trockenheit, Nährstoffarmut, toxische Metalle, arktisch-alpines Klima, konvergieren in Richtung auf Verlangsamung der Lebensvorgänge und Bodenbildung. Die Vielfalt an Stress auf Serpentin, um nur Armut an Grundnährstoffen und Uebermass an toxischen Substanzen zu nennen, steigert die Reaktion, was zum grossen Kontrast gegenüber der Umgebung führt. Im Vergleich zu tieferen Lagen sind diese Kontraste in Davos jedoch durch den gemeinsamen Stress des alpinen Klimas und der postglazialen Wiederbesiedelungsgeschichte gemildert. Die verschiedenen Stressfaktoren werden als spezifische Widerstände betrachtet, die dazu beitragen, das Leben zu bremsen; diese Verlangsamung als energetischer Preis für die Anpassungen und Toleranzen, d.h. Spezialisierungen (z.B. die inhärente langsame Wachstumsrate). Diese Verlangsamung entspricht einem einmalig ausgeprägten Anpassungsvermögen, einem Reichtum, hinter dem verborgen, was leichthin Unfruchtbarkeit des Serpentin genannt wird.

SUMMARY : Vegetation and Habitats on Alpine Serpentine Near Davos

This work describes vegetation and habitats of one of the barely studied serpentine outcrops of the Alps and discusses their connexion with other serpentines. The 6 km² of augite serpentine of Davos, 47°N/ 10°E, lie to the east of the ophiolite wreath of the alpine arc. The studied alpine 3.5 km² between 2200 and 2600 m are marked by tourism. At 2400 m, the annual temperature is -2°C, during the 4 vegetation months +4°C, annual precipitations amount to 1200 mm with a maximum in summer. Covered by the pleistocene glaciations, the area has been recolonized from 15'000 years on.

Vegetation. Compared to the surroundings, vegetation is spare, the natural timber line lower, most of the area less than 1% covered, with sparse plants, on raw stony soils. The rare patches of turf lie in stable and fresh colluvial spots and the rare patches of dwarf shrubs on well exposed stable slopes, both on ± brownified alpine ranker. (At subalpine level there are mountain pine thicket and forest, on ± acid brown soil.) Physiognomically the vegetation on carbonates constitutes an intermediate state between those on serpentine and on silicates (p. 126).

The serpentine shelters 128 vascular species (of which 100 frequent) from the 327 alpine of the region, the silicates 225 (127), the carbonates 187 (143) (annex 7): without own alpine species (but 1 subalpine) serpentine assembles an original combination of species from the region, i.e. 53 ubiquitous, 46 silicicoles, 25 carbonaticoles, (4 preferential serpentinicoles). None of the proper alpine species of the region which grows well on silicates and on carbonates fails to grow on serpentine.

138 vegetation relevés, with 2 to 47 species, according to floristic differentiation, have been ordered along the great gradient of soil and vegetation development, and classified (p. 128): (1) debris upper alpine; (2) snow-beds; (3) semi-lawn; (4) sunny debris lower alpine; (5) dwarf herbous heath; (6) heath; (7) lawn. There is a clear floristic and pedomorphological (p. 153) threshold between units 1-4 with scattered and discontinuous vegetation and some remarkably constant species, and units 5-7 with developed vegetation, distinguished by the additional presence of the constant lawn, dwarf heath and heath species (units distribution according to topography p. 131).

Sparsely colonized spots, a little humid, on basic mineral soil, bear a rather carbonaticole flora; heath, lawn, wet spots with a humous or already acidified upper horizon bear a narrow association of basicoles and of partly marked acidicoles (typical for serpentines). There is probably a specific rooting in the different horizons and fractions, differing in pH and N form.

The discerned vegetation units can not be assigned to any described phytosociological unit because the singular species which constitute them (there being no species unique to serpentine) find their principal distribution otherwise in associations diverging greatly in habitat and sociology. Given the local character of the relevés, creation of new associations is not proposed.

Davos belongs to the pole of the youngest vegetations on serpentine, from glaciated zones, with few or no taxons of their own or taxons of low-rank, and a visibly restricted biomass. The most related serpentine vegetations are first the alpine ones, e.g. of Oberhalbstein (nearly identical), then the one of Aosta, lastly those of Scotland and Scandinavia.

Soils. The soil sequence on serpentine, free from foreign influence and water saturation, ranges from widespread lithosols to a few ± brownified alpine ranker (profiles p. 98, UK and US equivalents p. 96). Compared to adjacent sites, pedogenesis is slow. All soils remain skeletal. It is suggested that the poverty in fine earth is due to discordance between the alterability of the rock and of its minerals in the more rapidly dissolved fine fraction. The basic alteration products curb acidification, desaturation remains weak, with Mg largely dominating exchangeable cations. Humification ranges from moder to mull. The sequence fits well in the more general brownification over ferromagnesian silicates rich in clay and poor in quartz, under mull, in cold and temperate climate.

Compared to adjacent silicates and carbonates, serpentine shows an own constellation of pedomorphological characteristics (results p. 69) at the level of fine earth: as much C N P; unusually high exchangeable Ni and Mg/Ca; as low Ca as on silicates, similar granulosity; as low K and as high Mg as on carbonates, similar C/N and CEC; the other values either intermediate or as favorable as on one of the substrates.

Augite rock from Davos contains a little more Al and Ca, less Cr and Ni than average serpentine. Soil exchangeable Ca Mg K Ca/Mg fit well among those on serpentine in temperate climate. Relative values found in plants tend to confirm availabilities assessed in soils.

The great gradient along vegetation development is largely parallel to soil development, from raw to brownified soils, as it shows in the graphs of the similarities based on correspondence analysis of floristic (p. 146), pedomorphological (p. 75) and combined data (p. 148). C N P K Ca Mg Ca/Mg Scat CEC H⁺ increase with soil development as well as with stability, colluviality, skeleton alteration, clay content, vegetation cover and number of species, whereas pH, V, skeleton and altitude decrease. With the process of development one witnesses accumulation, growing availability, an improving ratio between just those elements vital to plants that are absent or rare in the rock, partly thanks to effective mineralisation peculiar to mull (p. 104). These tendencies in the development are almost found again from bottom to top in the soil profiles (p. 103), which reveal a discreet differentiation of the horizons.

Chemical composition of whole plants. Comparison between serpentine silicates, carbonates (p. 170) reveals serpentine has its own status. Whereas N P K C/N and ash content hardly vary between substrates (contrarily to other serpentines) and are very specific to the species, chiefly K, the other elements reflect rather the substrate: on serpentine Ni Cr Co Fe are high (though lower than on other alpine serpentines), Ca/Mg far inferior to 1; on serpentine and silicates Ca and Mo are low, Si high; on serpentine and on carbonates Mg is high, Al P K are relatively low; the remaining microelements reflect the underlying rock. In regard to the rock it is K, then P, which plants on serpentine accumulate the most, whereas Ca and Ca/Mg improvement remains modest (p. 176).

Silicicoles, calcicoles and indifferent species on serpentine tend to differ: with Ca Mg Si, silicicoles/calcicoles tend to behave as if they knew best how to limit the elements in excess on their usual substrate; for K P and micronutrients, they tend to recall the composition they have on their usual substrate, reflecting this parent-rock; indifferent species tend to tolerate in their tissues the most unfavorable contents, in excess or in deficiency, possibly through ecotypic adaptation (p. 188; see rooting above).

Considered in regard to the rock, the alimentation of the studied silicicoles/calcicoles seems primarily to turn around a certain necessary amount of K and P, even at the price of absorbing, in $\pm$ forced accompaniment, high rates of Ca Mg Si, according to whichever of these elements predominates in the initial substrate.

Conclusions. The original response of vegetation to (non-tropical) serpentine is conceived here as a strategy of stress-tolerance (p. 235). Now the responses to different stresses, such as dryness, nutrient deficiency, heavy and toxic metals, alpine and arctic climate, converge toward a slowing down of life (and of pedogenesis). This multiplicity of stresses on serpentine, to mention only modesty in essential nutrients and excess in elements with toxic tendency, reinforces the vegetation response and leads to the great contrasts between vegetation (and soils) on serpentine and on other substrates. Contrasts, however, less extreme in Davos than on lower sites because of the common stress of alpine climate and of the post-glacial recolonization history. The various stress factors are considered as specific resistances leading to the slowing down of life; this slowing down as the energetic price for adaptations and tolerances, i.e. specializations (to only mention the inherent slow growing rate). Moreover, this slowing down corresponds to an extraordinary knowledge, a unique richness, hidden behind what is easily called the sterility of the serpentine.

- ABBOTT J.L., 1978: Importance of the organic phosphorous fraction in extracts of calcareous soil. *Soil Sci.Soc.Am.J.* **42**, 81-85.
- ADRIANO D.C., 1986: Trace elements in the terrestrial environment. Springer, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. 533 p.
- ANDERSSON A., 1975: Relative efficiency of nine different soil extractants. *Swedish J.Agric.Res.* **5**, 125-135.
- ANDERSSON A., 1976: On the determination of ecologically significant fractions of some heavy metals in soils. *Swedish J.Agric.Res.* **6**, 19-25.
- Annalen der Schweizerischen Meteorologischen Anstalt, Zürich. Monats- und Jahresberichten 1975-1978.
- ANTONOVICS J., BRADSHAW A.D., TURNER R.G., 1971: Heavy metal tolerance in plants. *Adv.in Ecol.Research* **7**, 1-85.
- AUGIER J., 1966: Flore des Bryophytes. Morphologie, anatomie, biologie, écologie, distribution géographique. (5^e éd.). Lechevalier, Paris. 702 p.
- AVERY B.W., 1980: Soil classification for England and Wales. Technical Monograph No 14. Soil Survey of England and Wales. Harpenden, U.K. 67 p.
- BACH R., 1976: Bodenkunde. Cours, ETH Zürich. 241 p. (polycopie)
- BACHMANN M.A., 1980: Oekologie und Breeding System bei *Poa alpina* L. Diss. Univ. Zürich. 199 p.
- BANNISTER P., 1976: Introduction to physiological plant ecology. Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne. 273 p.
- BARGONI I., 1940: Cenni sull'anatomia della foglia di due individui di "*Armeria denticulata*" Bert., cresciuti rispettivamente su serpentino e su terreno comune, non serpentinoso, in cultura. *Nuovo Giorn.Bot.Ital.* **47**, 507-509.
- BARGONI I., 1943: Osservazioni fenologiche sulle serpentine dell'Impruneta (Firenze). *Nuovo Giorn.Bot.Ital.* **50**, 232-251.
- BARTOLI F., BURTIN G., 1979: Etude de quatre séquences sol-végétation à l'étage alpin. *Doc.Cart.Ecol.* **21**, 79-93.
- BAUMEISTER W., ERNST W., 1978: Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. (3^e éd.). Fischer, Stuttgart, New York. 416 p.
- BEGER H., 1921, 1923: Assoziationsstudien in der Waldstufe des Schanfiggs. *Jahresber.Naturforsch.Gesell.Graubünden N.F.*, Chur, **61**, 1. Beilage: 1-96. **61**, 2. Beilage: 97-147.
- BEGUIN C., RITTER J., ROUX M., 1974: Application de l'analyse factorielle des correspondances à la phytosociologie de quelques groupements culminaux du secteur delphino-jurassien. *Ber.Schweiz.Bot.Ges.* **84/3**, 218-242.
- BENZECRI J.-P. et al., 1980: L'analyse des données. 1. La taxinomie. 2. L'analyse des correspondances. (3^e éd.). Dunod, Paris. 625 p., 632 p.
- BERGMANN W., NEUBERT P., 1976: Pflanzendiagnose und Pflanzenanalyse. VEB, Fischer, Jena. 711 p.
- BERRE A., DUCLOUX J., DUPUIS J., 1974: Pédogenèse sur roches ultrabasiques en climat tempéré humide: les sols sur serpentinites du Limousin occidental. *Science Sol.* **3**, 135-146.
- BERTSCH K., 1966: Moosflora von Südwestdeutschland. (3. éd.). Ulmer, Stuttgart. 234 p.
- BILLINGS W.D., 1950: Vegetation and plant growth as affected by chemically altered rocks in the western Great Basin. *Ecology* **31**, 62-74.
- BILLINGS W.D., 1974: Arctic and alpine vegetation: plant adaptation to cold summer climates. In IVES et al. : Arctic and alpine environments. Harper and Row, Methuen, 403-444.
- BILLINGS W.D., MOONEY H.A., 1968: The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review* **43**, 481-530.
- BILLINGS W.D., PETERSON K.M., SHAVER G.R., TREN A.W., 1977: Root growth, respiration and carbondioxide evolution in an arctic tundra soil. *Arctic and Alpine Research* **9/2**, 129-137.
- BIRREL K.S., WRIGHT A.C.S., 1945: A serpentine soil in New Caledonia. *N.Zealand J.Sci.Tech.* **27A**, 72-76.
- BIRSE E.L., 1982: Plant communities on serpentine in Scotland. *Vegetatio* **49**, 141-162.

- BLACK C.A. et al. 1969: Methods of soil analysis. No 9 in the serie Agronomy. Am.Soc.Agr. (2^e éd.). Madison, Wisconsin USA. 1572 p.
- BOHNE H., GROEPLER P., DITTMER M., 1958: Beitrag zur Bestimmung der Gesamtposphorsäure des Bodens mit Perchlorsäure. Zeitschrift Pflanzenernährung, Düngung und Bodenkunde 82/1, 42-49.
- BRADSHAW A.D., 1965: Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv.Genet. 13, 115-155.
- BRAUN-BLANQUET J., 1951, 1964: Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. (2^e et 3^e éd.). Springer, Wien. 631 p., 865 p.
- BRAUN-BLANQUET J., RUEBEL E., 1932-1936: Flora von Graubünden. Veröff.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, 7. 4 vol. 1695 p.
- BRINKMANN R., 1956: Abriss der Geologie. 1: Allgemeine Geologie. (8^e éd.). Enke, Stuttgart, 286 p., 207 fig.
- BROOKS R.R., 1987: Serpentine and its vegetation. A multidisciplinary approach. Dioscorides, Oregon. 454 p.
- BUECHLI A., 1958: Mythologische Landeskunde von Graubünden. 1. Teil. Aarau.
- BULUSU K.R., KULKARNI D.N., LUTADE S.L., 1978: Phosphate removal by serpentine mineral. Indian J.Environ.Health 20, 268-271.
- CADISCH J., 1921: Geologie von Mittelbünden. I. Abt.: Geologie der Weissfluhgruppe zwischen Klosters und Langwies (Graubünden). Beitr.Geol.Karte Schweiz. N.F. 49, 1. Lieferung, 91 p.
- CADISCH J., LEUPOLD W., 1929: Geologische Karte von Mittelbünden 1:25'000 Blatt B: Davos. Mit Beiträgen von FREI F. und STRECKEISEN A. Beitr.Geol.Karte der Schweiz, N.F. 49, 1. Lieferung.
- CADISCH J., 1953: Geologie der Schweizer Alpen. (2^e éd.). Wepf & Co., Bâle, 480 p.
- CADISCH J. 1963: Atlas géologique de la Suisse, 1:25'000, Feuille Scuol-Tarasp No 44. Commission géol. Suisse.
- CAFLISCH P., 1974: Einfluss von Serpentin auf Vegetation und Boden in der subalpinen Stufe bei Davos. Travail de diplôme (manuscrit). Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 95 p.
- CAFLISCH P., 1977: Letzte Meldung von der Totalp. (manuscrit). Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel. Zürich. 24 p.
- CAMINADA C., 1961: Die verzauberten Täler. Alte Bräuche in Graubünden. Ex Libris, Zürich, 336 p.
- CHAPIN F.S. III, 1980: The mineral nutrition of wild plants. Ann.Rev.Ecol.Syst. 11, 233-260.
- CHIARIELLO N., HICKMAN J.C., MOONEY H.A., 1982: Endo-mycorrhizal role for inter-specific transfer of phosphorus in a community of annual plants. Science (Washington D.C.) 217, 941-943.
- COLEMAN R.G., 1977: Ophiolites: ancient oceanic lithosphere? Springer, Berlin, New York. 229 p.
- CONWAY E.J., 1962: Microdiffusion analysis and volumetric error. (5^e éd.). Crosby-Lockwood, London. 467 p.
- COOMBE D.E., FROST L.C., 1956a: The heaths of the Cornish serpentine. J.Ecol. 44, 226-256.
- COOMBE D.E., FROST L.C., 1956b: The nature and origin of the soils over the Cornish serpentine. J.Ecol. 44, 605-615.
- CORDIER B., 1965: Sur l'analyse factorielle des correspondances. Thèse, Rennes. Cah.Bur.Univ.Rech.Opér. 13.
- CROOKE W.M., 1958: Effect of heavy-metal toxicity on the cation exchange capacity of plant roots. Soil Sci. 86, 231-240.
- CROOKE W.M., 1964: The measurement of the cation exchange capacity of plants roots. Plant and Soil 21, 43-49.
- CROOKE W.M., INKSON R.H.E., 1955: the relationship between nickel toxicity and major nutrient supply. Plant and soil 6, 1-15.
- CROOKE W.M., KNIGHT A.H., 1962: An evaluation of published data on the mineral composition of plants in the light of the cation exchange capacities of their roots. Soil Sci. 93, 365-373.
- CROOKE W.M., HUNTER J.G., VERGNANO O., 1954: The relationship between nickel toxicity and iron supply. Ann.appl.Biol. 41, 311-324.
- DENAEYER-DE SMET S., 1966: Note sur un accumulateur de manganèse: Vaccinium myrtillus L. Bull.Soc.Roy.Bot.Belg. 99, 331-343.

- DE QUERVAIN F., 1963: Die Erzminerale des Serpentin von Selva-Quadrada (Puschlav). Schweiz.Min.und Petr.Mitteilungen **43**, 295-310, 18 fig., 2 tab.
- DE QUERVAIN F., FREY D., 1963: Geotechnische Karte der Schweiz 1:200'000. Blatt 2: Luzern-Zürich-St.Gallen-Chur. Kümmerli & Frey, Bern, 64 p.
- DE QUERVAIN F., GSCHWIND M., 1949: Die nutzbaren Gesteine der Schweiz. (2^e éd.). Schweiz.Geotech.Kommission. Huber, Bern. 456 p., 64 fig., 11 tab.
- DICKENMANN R., 1982: Genetisch-ökologische Untersuchungen an Ranunculus montanus Willd. s.l. aus der alpinen Stufe von Davos (Graubünden). Veröff.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **78**, 89 p.
- DIETRICH V., 1972: Die sulfidische Vererzungen in den oberhalbsteiner Serpentinitten. Beitr.Geol.Schweiz.Geotech.Serie **49**, 128 p.
- DIETRICH V., 1972: Carte géologique-pétrographique No 1256 (Bivio). Carte 1:25'000. Commission géologique suisse. (non publié).
- DIETRICH V., VUAGNAT M., BERTRAND J., 1974: Alpine metamorphism of mafic rocks. Schweiz.Mineral.und Petrogr.Mitteil. **54**, 291-332.
- DIJKSHOORN W., 1969: The relation of growth to the chief ionic constituents of the plant. In RORISON I.H. (1969), 201-213.
- DIRMHIRN I., 1952: Oberflächentemperaturen der Gesteine im Hochgebirge. Arch.f. Meteorologie (B) **4/1**, 43-50.
- DOMMERGUES Y., MANGENOT F., 1970: Ecologie microbienne du sol. Masson, Paris. 796 p.
- DUCHAUFOR Ph., 1960: Précis de pédologie. Masson, Paris. 438 p.
- DUCHAUFOR Ph., SOUCHIER B., BONNEAU M., 1977, 1979: Pédologie. 1: Pédogénèse et classification. 2: Constituants et propriétés des sols. Masson, Paris. 477 p., 459 p.
- DUVIGNEAUD P., 1966: Note sur la biogéochimie des serpentines du Sud-Ouest de la France. Bull.Soc.Roy.Bot.Belg. **99**, 271-329.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER-DE SMET S., 1962: Distribution de certains éléments minéraux (K, Ca, N) dans les tapis végétaux naturels. Bull.Soc.Physiol.Vég. **8**, 1-8.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER-DE SMET S., 1963: Cuivre et végétation au Katanga. Bull. Soc.r.Bot.Belg. **96**, 93-231.
- DUVIGNEAUD P., DENAEYER-DE SMET S., 1973: Considérations sur l'écologie de la nutrition minérale des tapis végétaux naturels. Oecol.Plant. **8**, 219-246.
- EBERLE G., 1967: Farne auf Serpentin: Asplenium eberlei D.E. Meyer -eine neue Farnart in der europäischen Flora. Natur und Museum **97**, 341.
- EGGER B., 1974: Flore et végétation sur serpentine à l'étage alpin près de Davos. Travail de diplôme (manuscrit). Geobot.Inst.ETH,Stiftung Rübel, Zürich. 52 p.
- EGGER B., 1980: Transplantations sur terre de serpentine additionnée de Ca, K, P, sur terre de silicates et carbonates additionnées de Ni et Cr, d'espèces alpines de ces trois substrats: Poa alpina, Sesleria coerulea, Nardus stricta, Cerastium latifolium, Silene Willdenowii, Geum montanum, Scabiosa lucida. (Non publié).
- ELLENBERG H., 1956: Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. In: WALTER H. (Ed.), Einführung in die Phytologie IV/1: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. (2^e éd.). Ulmer, Stuttgart. 982 p.
- ELLENBERG H., 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. Ber.Dtsch.Bot.Ges. **77**, 82-92.
- ELLENBERG H., 1978, 1982: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. (2^e et 3^e éd.). Ulmer, Stuttgart, 982, 989 p.
- ERNST W.H.O., 1974a: Mechanismen der Schwermetallresistenz. Verhandl.Ges.für Ökologie **3**, 189-197.
- ERNST-W.H.O., 1974b: Schwermetallvegetation der Erde. Geobotanica selecta V. Fischer, Stuttgart. 194 p.
- ERNST W.H.O., 1982: 7. Schwermetallpflanzen. 8. Fluor- und Selenpflanzen. In: KINZEL H. (Ed.), Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 472-506; 507-519.
- ERNST W.H.O., MATHYS W., SALASKE J., JANIESCH P., 1974: Aspekte von Schwermetallbelastung in Westfalen. Abh.Landesmuseum f.Naturk.Münster, Westfalen **2**, 1-30.
- FAO (Food and Agricultural Organization of the World United Nations) 1974: Soil map of the world. UNESCO, Rome-Paris. 59 p.
- FAO (Food and Agricultural Organization of the World United Nations) 1979: Estimation de la situation des éléments oligo-dynamiques dans les sols et les plantes par analyse chimique. Réseau coopératif européen concernant les oligo-éléments. Rapport de la consultation 1979. Organisation des Nations Unies pour

- l'alimentation et l'agriculture, Rome. 9 p., annexes.
- FERREIRA R.E.C., 1963: Some distinctions between calciphilous and basiphilous plants. I: Field data. Trans.Proc.Bot.Soc.Edinb. **39**, 399-413.
- FERREIRA R.E.C., 1964: Some distinctions between calciphilous and basiphilous plants. II: Experimental data. Trans.Proc.Bot.Soc.Edinb. **39**, 512-524.
- FITZE P., 1982: Einige Bemerkungen zum Zeitfaktor bei der Bodenbildung. Physische Geographie, Zürich **1**, 73-82.
- FOEHN P., BECK E., 1981a: Schnee und Lawinen in der Region Davos. Aus: Schnee und Lawinen in den Schweizer Alpen Winter 1979/1980. Winterber.Eidg.Inst. Schnee- und Lawinenforschung Weissfluhjoch/Davos **44**, 29-41.
- FOEHN P., BECK E., 1981b: Wetter und Klima. Aus: Schnee und Lawinen in den Schweizer Alpen Winter 1979/1980. Winterber.Eidg.Inst.Schnee- und Lawinenforschung Weissfluhjoch/Davos **44**, 5-28.
- FOSSATI A., 1980: Keimverhalten und frühe Entwicklungsphasen einiger Alpenpflanzen. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **73**, 193 p.
- FRANZ H., 1979: Oekologie der Hochgebirge. Ulmer, Stuttgart. 495 p.
- FREI E., 1944: Morphologische, chemische und kolloidchemische Untersuchungen subalpiner Weide- und Waldböden der Rendsina- und Podsolserie. Ein Beitrag zur Humusklassifizierung. Dissertation, ETH Zürich. 54 p.
- FRUEH J., 1938: Geographie der Schweiz. Fehr, St.Gallen, Vol. 3., p. 511 sq.
- GABRIELLI R., PANDOLFINI T., 1984: Effect of magnesium and calcium on the response to nickel toxicity in a serpentine endemic and nickel-accumulating species *Alyssum bertolonii*. Physiol.Plant. **62/4**, 540-544.
- GAMS H., 1975: Vergleichende Betrachtung europäischer Ophiolith-Floren. Veröff. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **55**, 117-140.
- GANSSE R., 1973: Allgemeine Geologie. Feuilles de cours polycopiées. ETH Zürich.
- GASSER M., 1986: Genetic-ecological investigations in *Biscutella levigata* L. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **86**, 86 p.
- GASSER M., 1988: Morphologische Untersuchungen an zwei *Biscutella levigata*-Populationen auf verschiedenen Gesteinsunterlagen. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **54**, 61-81.
- GEERING J., 1943: Lysimeter-Versuche der E.L.V. Zürich-Oerlikon. Landwirtsch.Jahresber.Schweiz **1943**, 107-182.
- GENSLER G., 1978: Das Klima von Graubünden. Habilitationsschrift Univ. Zürich; Arbeitsbericht d.Schweiz.Meteorol.Zentralanst., Zürich, 122 p.
- GERLACH A., 1980: Ein Vergleich von Methoden zur Bestimmung von Ammonium- und Nitratstickstoff in Böden. Oecol.Plant. **1/15,2**, 185-200.
- GIGON A., 1971: Vergleich alpiner Rasen auf Silikat- und Karbonatboden. Veröff. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **48**, 163 p.
- GILBERT O.L., 1983: The lichens of Rhum UK. Bot.Soc.Edinb.Trans. **44/2**, 139-150.
- GOEKÇEOGLU M., REHDER H., 1977: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. III. Communities of lower altitudes dominated by *Carex sempervirens* Vill. and *Carex ferruginea* Scop. Oecologia **28**, 317-332.
- GOVINDARAJU K., 1984: Compilation of working values and sample description for 170 international reference samples of many silicate rocks and minerals. Geostandards Newsletter Vol. VIII, special issue, July 1984.
- GRABHERR G., MAEHR E., REISIGL H., 1978: Nettoprimärproduktion und Reproduktion in einem Krummseggenrasen (*Caricetum curvulae*) der Oetztaler Alpen, Tirol. Oecol. Plant. **13/3**, 227-251.
- GRABNER E., 1973: Vergleich zweier Aufschlussverfahren zur Bestimmung der Metalle Fe, Cr, Zn, Cu, Cd, und Mn in Klärschlamm. ISWA Information Bulletin No 23/77.
- GRABNER E., 1975: Vergleich zweier Aufschlussverfahren zur Bestimmung von Natrium und Kalium. Mikrochimica Acta, Wien **1**, 65-68.
- GRABNER E. et al. 1979: Untersuchungen über Aufschlussverfahren zur Bestimmung von Schwermetallen sowie Alkali- und Erdalkali-Elementen an festen Abfallstoffen. Bericht der Eidg. Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz, CH-8600 Dübendorf **30/202**, 74 p.
- GRAUBNER R., 1980: Lexikon der Geologie, Minerale und Gesteine. Vollmer, München. 463 p.
- GRIME J.P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, New York, 222 p.
- GUINOCHET M., 1973: Phytosociologie. Masson, Paris. 227 p.

- GUITIAN-OJEA F., LOPEZ-LOPEZ M.I., 1980: Suelos de la zona humeda espanola. X. Suelos sobre serpentinas. *An.Edafol.Agrobiol.* **39**, 403-415.
- GUPTA P.L., RORISON I.H., 1974: Effects of storage on the soluble phosphorus and potassium content of some Derbyshire soils. *J.Appl.Ecol.* **11**, 1185-1192.
- GUTERSOHN H., 1964: *Geographie der Schweizer Alpen*. Bd II, 1. Teil: Wallis, Tessin, Graubünden.
- HAAB R., 1988: Chrom- und Nickelverteilung in Rohhumusaufgaben auf Serpentin. Travail de diplôme (manuscrit). ETH Zürich, Labor für Bodenkunde.
- HAENI H., 1979: Methoden zur Untersuchung von Schwermetallen in Böden. Eidg.Forschungsanstalt für Agrikulturchemie und Umwelthygiene, CH-3097 Liebefeld-Bern.
- HAENI H., GUPTA S., 1980: Ein Vergleich verschiedener methodischer Ansätze zur Bestimmung mobiler Schwermetallfraktionen im Boden. 92. VDLUFA Kongress in Braunschweig. Eidg. Forschungsanstalt in Agrikulturchemie und Umwelthygiene, CH-3097 Liebefeld-Bern.
- HANTKE R., 1978: Eiszeitalter 1. Ott, Thun. 468 p.
- HANTKE R., 1980: Eiszeitalter 2. Ott, Thun. 703 p.
- HANTKE R., 1983: Eiszeitalter 3. Ott, Thun. 730 p.
- HART R., 1977: An ecological, morphological and chemical comparison of weeds and natives on serpentine barrens of southern Pennsylvania. Univ.of Pennsylvania, Ph.D. Ecology. Univ.Microfilms, Ann Arbour, 114 p.
- HART R., 1980: The coexistence of weeds and restricted native plants on serpentine barrens in southeastern Pennsylvania. *Ecology* **61/3**, 688-701.
- HEER O., 1883: Ueber die nivale Flora der Schweiz. *Denkschr.d.Schweiz.Natf.Ges.* **115** p.
- HEITZ Ch., 1975: Vegetationsentwicklung und Waldgrenzschwankungen des Spät- und Postglazials im Oberhalbstein (GR/CH). *Beitr.Geobot.Landesaufn.Schweiz* **55**, 63 p.
- HENSSEN A., JAHNS H.M., 1974: *Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 464 p.
- HEYWOOD V.H. (Ed.), 1973: Taxonomy and ecology. Proceedings of an International Symposium. Dept.Bot.Univ of Reading. Acad.Press, London, New York. 370 p.
- HESS E., LANDOLT E., HIRZEL R., 1976-1980: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. (2^e éd.). Birkhäuser, Basel. 3 tomes. 2690 p.
- HILL M.D., 1974: Correspondence analysis : A neglected multivariate method. *J. of the Roy. Statistical Soc., Series C* **23**, 340-354.
- HOGG D.E., DOROFÄEFF F.D., 1976: Residual effects of various magnesium fertilizers on grassland. *N.Z.J.Exp.Agric.* **4/2**, 127-133.
- HOEHNE H., 1978: Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt der Flora in einem Waldbestand auf Serpentin im Sächsischen Granitgebirge. *Flora* **167**, 177-196.
- HORAK O., 1971: Vergleichende Untersuchungen zum Mineralstoffwechsel der Pflanze. Diss.Univ.Wien, Bd. 60. Notring, Wien. 216 p.
- HORAK O., KINZEL H., 1971: Typen des Mineralstoffwechsels bei den höheren Pflanzen. *Oesterr.Bot.Z.* **119**, 475-495.
- HUMPHRIES E.C., 1956: Mineral compounds and ash analysis. In: PAECH K., TRACEY M.V. (Ed.), *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. 7 tomes. Springer, Wien. 468-502.
- HUNTER J.G., VERGNANO O., 1952: Nickel toxicity in plants. *Ann.Appl.Biol.* **39**, 279-284.
- IBERG R. 1954: Beitrag zur Kenntnis von Tonmineralien einiger schweizerischer Böden. *Eidg.Anst.forstl.Versuchswes., Mitt.* **30**, 62-133.
- ISTOK J.D., HARWARD M.E., 1982: Influence of soil moisture on smectite formation in soils derived from serpentinite. *Soil.Sci.Soc.Am.J.* **46/5**, 1106-1108.
- IVES J.D., BARRY R.G., 1974: Arctic and alpine environments. Harper and Row, Methuen, 999 p.
- JAAG O., 1945: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland. *Beitr. Kryptogamenflora Schweiz* **9**, 560 p.
- JACCARD P., 1902: Lois de la distribution florale dans la zone alpine. *Bull.Soc. Vaud.Sc.Nat.* **38**, 69-130.
- JACCARD P., 1928: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. In ABDERHALDEN E. (Ed.), 1928: *Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien. 165-232.

- JACCARD P., 1929: Considérations sur le coefficient générique et la signification floristique et phytosociologique. Bull.Soc.Bot.de France 5, 47-66.
- JACCARD P., 1940: Coefficient générique réel et coefficient générique probable. Bull.Soc.Vaud.Sc.Nat. 61/252, 117-136.
- JACKSON M.L., 1958: Soil chemical analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs N.J. 498 p.
- JAECKLI H., 1972: Carte géotechnique de la Suisse. Atlas de la Suisse. Service topographique fédéral, Wabern-Berne. Planche 5.
- JAECKLI H., HANTKE R., 1970: La Suisse durant la dernière période glaciaire (avec carte des glaciations 1:550'000). Atlas de la Suisse. Service topographique fédéral, Wabern-Berne. Planche 6.
- JAFFRE T., 1980: Etude écologique du peuplement végétal des sols dérivés de roches ultrabasiques en Nouvelle Calédonie. Cah.ORSTOM, série Biol., Paris 124, 273 p.
- JECKLIN 1876: Volkstümliches aus Graubünden. 2. Teil. Chur. Nachdruck 1980, Zürich.
- JENNY H., 1980: The soil resource: origin and behaviour. Ecol.Studies 37, 371 p.
- JOCHIMSEN M., 1970: Die Vegetationsentwicklung auf Moränenböden in Abhängigkeit von einigen Umweltfaktoren. Veröff.Uni.Innsbruck, Alp.Biol.Studien 46/2, 21 p.
- JOHNSTON W.R., PROCTOR J., 1977: Metal concentrations in plants and soils from two British serpentine sites. Plant and Soil 46, 275-278.
- JOHNSTON W.R., PROCTOR J., 1981: Growth of serpentine and nonserpentine races of Festuca rubra in solutions simulating the chemical conditions in a toxic serpentine soil. J.Ecol. 69/3, 855-870.
- JORGENSEN M., 1973: Flora and vegetation in a magnesium silicate area in Hole Southwest Norway. Arbok Univ.Bergen Mat.-Naturvitensk.Ser. 1, 1-63.
- JUCHLER S.J., 1988: Die Böden auf Serpentin in der subalpinen Stufe bei Davos. I. Bodenbildung. II. Nickel- und Chromdynamik. Diss.Eidg.Tech.Hochschule, Zürich, No. 8716. ADAG AG, Zürich, 174 p.
- JUNG C.G., 1950: L'homme à la découverte de son âme. Structure et fonction de l'inconscient. (4^e éd.). Mont-Blanc, Genève, 422 p.
- KAWAMURA S., 1976: The soil pH by 0.01 N-CaCl₂ solution. J.Sci.Soil Man. 47, 270-280.
- KANNO I., TOKUDOME S., ARIMURA S., ONIKURA Y., 1965: Genesis and characteristics of brown forest soils derived from serpentine in Kyushu, Japan. 2. Genesis and characteristics of brown forest soils. Soil Sci.Plant.Nutr., Tokio 11, 141-149.
- KANNO I., ONIKURA Y., TOKUDOME S., 1965: 3. Clay mineralogical characteristics. Soil Sci.Plant.Nutr., Tokio 11, 225-234.
- KAPLAN K., 1983: Ueber Gesellschaften des Festucion variaie-Verbandes in den östlichen Grajischen Alpen (Aosta, Italien). Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, 50, 97-118.
- KINZEL H., 1963: Zellsaft-Analysen zum pflanzlichen Calcium- und Säurestoffwechsel und zum Problem der Kalk- und Silikatpflanzen. Protoplasma 57/1-4, 522-555.
- KINZEL H. (Ed.), 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 534 p.
- KLEMENT O., 1955: Prodromus der mitteleropäischen Flechtengesellschaften. Feddes Repertorium, Beih. 135, 5-194.
- KOCH O.G., KOCH-DEDIC G.A., 1974: Handbuch der Spurenanalyse. 2 tomes. Springer, Berlin. 1563 p.
- KOENIGS R.L., WILLIAMS W.A., JONES M.B., 1982: Factors affecting vegetation on a serpentine soil. 1. Principal components analysis of vegetation data. Hilgardia 50/4, 1-14.
- KOWALINSKI S., WEBER J., 1983: Micromorphological and physico-chemical properties of some variously utilized brown soils derived from serpentinite. Pol.J.Soil Sci. 16/1, 71-78.
- KRAPFENBAUER A., 1967: Eine autökologische Studie eines Serpentinstandortes im Dunkelsteinerwald und ein Gefässversuch mit Pinus silvestris und Pinus nigra var. austriaca auf Serpentinboden. Centralblatt für das gesamte Forstwesen 84, 207-230.
- KRAUSE W., 1958: Andere Bodenspezialisten. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Berlin, Göttingen, Heidelberg 4, 755-806.
- KRAUSE W., KLEMENT O., 1958a: Ueber die Felsflechten zweier jugoslawischer Serpentinegebiete. Vegetatio 8, 1-17.

- KRAUSE W., KLEMENT O., 1958b: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 3. Felsflechtengesellschaften im Gostovic-Gebiet (Bosnien) und Zlatibor-Gebirge (Serbien). *Vegetatio* 8/1, 1-19.
- KRAUSE W., KLEMENT O., 1962: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 5. Flechten und Flechtengesellschaften auf Nord-Euböa (Griechenland). *Nova Hedwigia* 4/1-2, 189-262.
- KRAUSE W., LUDWIG W., SEIDEL F., 1963: Zur Kenntnis der Flora und Vegetation auf Serpentinstandorten des Balkans. 6. Vegetationsstudien in der Umgebung von Mantoudi (Euböa). *Bot.Jb.* 82/4, 337-403.
- KREBS C.J., 1972: Species diversity. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York. 694 p.
- KRETSCHMER L., 1930: Die Pflanzengesellschaften auf Serpentin in Gurhofgraben bei Melk. *Verhandl.Zool.-Bot.Ges.Wien* 80, 163-208.
- KRUCKEBERG A.R., 1951: Intraspecific variability in the response of certain native plant species to serpentine soil. *Am.J.Bot.* 38, 408-419.
- KRUCKEBERG A.R., 1954: The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology* 35, 267-274.
- KRUCKEBERG A.R., 1964: Plant life on serpentinite and other ferromagnesian rocks in northwestern North America. X Internat.Botanical Congress, Edinburgh.
- KRUCKEBERG A.R., 1967: Ecotypic response to ultramafic soils by some plant species of Northwestern United States. *Brittonia* 19, 133-151.
- KRUCKEBERG A.R., 1969a: Ecological aspects of the systematics of plants. *Syst.Bio. Proceed.Inter.Conf.Nat.Acad.Sci.Washington*, 161-203.
- KRUCKEBERG A.R., 1969b: Plant life on serpentinite and other ferromagnesian rocks in northwestern North America. *Syesis* 2, 15-114.
- KRUCKEBERG A.R., 1969c: Soil diversity and the distribution of plants, with examples from Western North America. *Madrono* 20, 129-154.
- KRUCKEBERG A.R., 1985: California serpentines: flora, vegetation, geology, soils and management problems. University of California Publications in Botany 78, 180 p.
- LABROUE L., CARLES J., 1977: Le cycle de l'azote dans les sols alpins du Pic du Midi de Bigorre (Hautes-Pyrénées). *Oecol.Plant.* 12/1, 55-77.
- LAEMERMAYR L., 1927: Materialien zur Systematik und Oekologie der Serpentinflora II. Das Problem der Serpentinpflanzen. Eine kritisch-ökologische Studie. *Sitzungsber.Akad.Wiss.Wien, math.-naturw.Kl., Abt. I*, 136, 25-69.
- LAEMERMAYR L., 1928a: Weitere Beiträge zur Flora der Magnesit- und Serpentinböden. *Sitzungsber.Akad.Wiss.Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I*, 137, 54-99.
- LAEMERMAYR L., 1928b: Vierter Beitrag zur Oekologie der Flora auf Serpentin- und Magnesitböden. *Sitzungsber.Akad.Wiss.Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I*, 137, 825-859.
- LAEMERMAYR L., 1930: Neue floristische Ergebnisse der Begehung steirischer Magnesit- und Serpentinlager. *Verh.zool.bot.Ges.Wien* 80, 83-93.
- LAEMERMAYR L., 1934: Uebereinstimmungen und Unterschiede in der Pflanzendecke über Serpentin und Magnesit. *Mitt.naturw.Ver.Steiermark, Graz*, 71, 41-62.
- LAEMERMAYR L., 1935: Notizen zur Flora über Gips, Dolomit, Phyllit und Magnesit in Steiermark. *Mitt.naturw.Ver.Steiermark, Graz*, 72, 27-38.
- LAEMERMAYR L., 1942: Bericht über die floristische Begehung steirischer Magnesit- und Serpentinlagerstätten. *Sitzungsber.Akad.Wiss.Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I*, 151, 79-86.
- LAMBINON J., AUQUIER P., 1963: La flore et la végétation des terrains calaminaires de la Wallonie septentrionale et de la Rhénanie aixoise. *Types chorologiques et groupes écologiques. Natura Mosana, Liège* 16/4, 113-130.
- LANDOLT E., 1961: Oekologie und Systematik bei Blütenpflanzen. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel*, 32, 204-216.
- LANDOLT E., 1967: Gebirgs- und Tieflandsippen von Blütenpflanzen im Bereich der Schweizer Alpen. *Bot.Jb.* 86/1-4, 463-480.
- LANDOLT E., 1969: Notre flore alpine. Edition du Club Alpin Suisse, Wallisellen, Zürich, 234 p., 72 planches en couleurs.
- LANDOLT E., 1971: Oekologische Differenzierungsmuster bei Artengruppen im Gebiet der Schweizerflora. *Boissiera* 19, 129-148.
- LANDOLT E., 1977: Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. *Veröff.Geobot.Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 64, 208 p.

- LANDOLT E., GIGON A., CAFLISCH P., 1976: Vegetation auf Silikat, Karbonat und Serpentin in den Zentralalpen bei Davos. Guide d'excursion. Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich. 23 p. (polycopie).
- LARCHER W., 1973: Oekologie der Pflanzen. UTB No 232. Ulmer, Stuttgart. 320 p.
- LARCHER W., 1977a: Adaptation of plants to extreme temperatures by metabolic homeostasis, resistance adjustment, and life cycle timing. Abstr. XII Int.Bot. Congr.Leningrad, Vol I, 155.
- LARCHER W., 1977b: Ergebnisse des IBP-Projekts "Zwergstrauchheide Patscherkofels". Sitzungsber.Oesterr.Akad.Wiss., math.-naturw. Kl., Abt. I, Wien 186/6-10, 301-371.
- LARCHER W., 1977c: Produktivität und Ueberlebenstrategien von Pflanzen und Pflanzenbeständen im Hochgebirge. Sitzungsber.Oesterr.Akad.Wiss., math.-naturw. Kl. Abt. I, Wien 186/6-10, 373-386.
- LARSEN J.A., 1974: Ecology of the northern continental forest border. In IVES et al.: Arctic and alpine environments. Harper and Row, Methuen, 341-370.
- LAURA R.D., 1975: On the stimulating effect of drying a soil and the retarding effect of drying a plant material. Plant and Soil 44, 463-465.
- LEBART L., MORINEAU A., TABARD N., 1977: Techniques de la description statistique. Méthodes et logiciels pour l'analyse des grands tableaux. Dunod, Paris. 352 p.
- LEE J., REEVES R.D., BROOKS R.R., JAFFRE T., 1977a: Isolation and identification of a citrate complexe of nickel from nickel accumulating plants. Phytochemistry 16, 1503-1505.
- LEE J., BROOKS R.R., REEVES R.D., BOSWELL C.R., JAFFRE T., 1977b: Plant-soil relationship in a New Caledonian serpentine flora. Plant and Soil 46, 675-680.
- LEE J., REEVES R.D., BROOKS R.R., JAFFRE T., 1978: The relation between nickel and citric acid in some nickel accumulating plants. Phytochemistry 17, 1033-1035.
- LEMEE G., 1967: Investigations sur la minéralisation de l'azote et son évolution annuelle dans les humus forestiers in situ. Oecol.Plant. 2, 285-324.
- LEMEE G., 1967: Précis de biogéographie. Masson, Paris. 358 p.
- LEMEE G., 1978: Précis d'écologie végétale. Masson, Paris. 289 p.
- LEVITT J., 1972: Responses of plants to environmental stress. Acad.Press, New York, San Francisco, London, 697 p.
- LEW H., 1974: Vergleichend physiologische Untersuchungen an oxalathaltigen Pflanzen. Diss.Uni.Wien, Vol. 109. (Verband Wiss.Gesell.Oesterr., Wien.)
- LIETH H., 1976: Biophysikalische Fragestellungen in der Oekologie und Umweltforschung. II. Extremalprinzipien in Oekosystemen. Rad.and Environm.Biophys. 13, 337-351.
- LIPMAN C.B., 1926: The bacterial flora of serpentine soils. J.Bacteriol. 12/5, 315-318.
- LISANTI L.E., 1958: Sulle chemiomorfosi da serpentino. Nuovo Giorn.Bot.Ital. 65, 453-459.
- LOETSCHERT W., 1969: Pflanzen an Grenzstandorten. Fischer, Stuttgart. 167 p.
- LOPEZ-LOPEZ M.I., MACIAS F., GARCIA-PAZ C., GUITIAN-OJEA F., 1984: Soils of spanish humid zone. X. Soils derived from serpentines. 3. Mineralogy . (En espagnol). An.Edafol.Agrobiol. 43/7-8, 1055-1076.
- LOUNAMAA J., 1956: Trace elements in plants growing wild on different rocks in Finland. Ann.Bot.Soc.Zool.Bot.Fenn.Vanamo 29/4, 1-196.
- LOVIS J.D., 1968: The artificial reconstruction of a species of fern, *Asplenium adulterinum*. Nature, London 217, 1163-1165.
- LOVIS J.D., REICHSTEIN T., 1968: Ueber das spontane Entstehen von *Asplenium adulterinum* aus einem natürlichen Bastard. Naturwissenschaften 55, 117-120.
- LOVIS J.D., REICHSTEIN T., 1968: Die zwei diploiden *Asplenium trichomanes* x viride Bastarde und ihre Fähigkeit zur spontanen Chromosomenverdoppelung. Bauhinia 4/1, 53-63.
- LYON G.L., PETERSON P.J., BROOKS R.R., 1969a: Cr-51 transport in the xylem sap of *Leptospermum scoparium* (Manuka). New Zealand J.Sci. 12, 541-545.
- LYON G.L., PETERSON P.J., BROOKS R.R., 1969b: Cr-51 distribution in tissues and extracts of *Leptospermum scoparium*. Planta 88, 282-287.
- LYON G.L., PETERSON P.J., BROOKS R.R., BUTLER G.W., 1971: Ca, Mg and trace elements in a New Zealand serpentine flora. J.Ecol. 59, 421-430.
- MAAS S.L., STUNTZ D.E., 1969: Mycology on serpentine soil. Mycologia 61/6, 1106-1116.

- MADHOK O.P., WALKER R.B., 1969: Magnesium nutrition of two species of sunflower. *Plant. Physiol.* **44**, 1016-1022.
- MAISCH M.E., 1981: Glazialmorphologische und gletschergeschichtliche Untersuchungen im Gebiet zwischen Landwasser- und Albulatal (Kanton Graubünden, Schweiz). *Juris*, Zürich. 215 p.
- MAJOR J., 1973: Geological history of soils. *Recension. Ecology* **54**, 959-961.
- MARGALEF R., 1968: Perspectives in ecological theory. Univ. of Chicago Press, Chicago, 111 p.
- MARKGRAF-DANNENBERG I., 1979: Festuca-Probleme in ökologisch-soziologischem Zusammenhang. *Ber. Bundesvers'anst. f. alpenländische Alpwirtschaft*, A-8952 Gumpenstein, 337-386.
- MATHYS H., 1974: Klimatische Aspekte zur Frostverwitterung in der Hochgebirgsregion. *Mitt. Natf. Ges. Bern NF* **31**, 49-62.
- MEISTERHANS E., 1988: Vegetationsentwicklung auf Skipistenplanierungen in der alpinen Stufe bei Davos. *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich* **97**, 169 p.
- MENEZES DE SEQUEIRA E., 1969: Toxicity and movements of heavy metals in serpentine soils (NE Portugal). *Agronomia Lusit.* **30**, 115-154.
- MENGEL K., 1979: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen. (5^e éd.). Fischer, Jena. 466 p.
- MERXMUELLER H., 1950: Untersuchungen über eine alpine Cerastien-Gruppe. *Ber. Bayr. Bot. Ges.*, München **28**, 1-20.
- MESSERLI A., 1936: Ricerche sulla vegetazione dei dintorni di Firenze. 4. La vegetazione delle roccie ofiolitiche di Monte Ferrato (presso Prato). *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* **43**, 277-372.
- MESSIKOMMER E., 1942: Beitrag zur Kenntnis der Algenflora und der Algenvegetation des Hochgebirges um Davos. *Beitr. z. Geobot. Landesaufn. d. Schweiz*, Bern **24**, 452 p.
- MINGUZZI C., VERGNANO O., 1953: Il contenuto di elementi inorganici delle piante della formazione ofiolitica dell'Impruneta (Firenze). *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* **60**, 287-319.
- MUELLER-DOMBOIS D., ELLENBERG H., 1974: Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York. 547 p.
- MUELLER M., 1983: Bodenbildung auf Silikatunterlage in der alpinen Stufe des Oberengadins. *Diss. ETH* 7352. *Juris*, Zürich. 80 p.
- MUNTEAN H., 1976: Zur Oekologie von Serpentinstandorten. In: *Mitteleuropäische Trockenstandorte in Pflanzen- und ökologischer Sicht*. Graz, p. 85-92.
- MUNTEAN H., 1977: Vegetation und Oekologie steirischer Serpentinstandorte. *Diss.*, Graz, 358 p. *Ex Mitt. Inst. Umweltwiss. Nat'schutz*; Graz, **1980/3**, 85-88.
- NEHRING K., 1973: Agrikulturchemische Untersuchungsmethoden für Dünge- und Futtermitteln, Boden und Milch. *Methodenbuch der Eidg. Landw. Forschungsanstalten*, CH-1725 Grangeneuve.
- NIGGLI P., de QUERVAIN F., WINTERHALDER R.U., 1930: Chemismus Schweizerischer Gesteine. *Beitr. Geol. Schweiz Geotechn. Serie* **14**, 389 p.
- NOVAK F.A., 1928: Quelques remarques relatives au problème de la végétation sur les terrains serpentiniques (en français). *Preslia*, Prague **6**, 42-71.
- OZENDA P., 1964: Biogéographie végétale. Doin, Paris. 374 p.
- OZENDA P., CLAUZADE G., 1970: Les lichens. *Etude biologique et flore illustrée*. Masson, Paris. 801 p.
- PANCARO L., PELOSI P., VERGNANO O., GALOPPINI C., 1978: Further contribution on the relationship between nickel and malic-acid and malonic-acid in *Alyssum*. *Giorn. Bot. Ital.* **112/3**, 141-146.
- PASSAMA L., 1970: Composition minérale de diverses espèces calcicoles et calcifuges de la région méditerranéenne française. *Oecol. Plant.* **5**, 225-246.
- PAUL P., 1975: Etudes expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles. III. Relations entre le substrat et la composition minérale des espèces. *Oecol. Plant.* **10/1**, 63-78.
- PEDRO G., BITAR K.E., 1966: Génèse des sols hypermagnésiens: recherches expérimentales sur l'altération chimique des roches ultrabasiques (serpentinites). *Ann. Agron.* **17/6**, 611-651.
- PEDRO G., DELMAS A.B., 1971: Sur l'altération de l'olivine par lessivage à l'eau et la mise en évidence de trois grands domaines d'évolution géochimique. *C.R. Hebd. Acad. Sci. Paris, Série D* **273**, 1543-1546.

- PELOSI P., GALOPPINI G.J., VERGNANO O., GAMBI O., FIORENTINI R., GALOPPINI C., 1976: On the nature of nickel compounds in *Alyssum bertolonii* Desv. II. Agric. Biol. Chem. **40**, 1641-1642.
- PERKIN ELMER, (Ed.) 1977: Vorbereitung und Messanleitungen für AAS und HGA. Perkin Elmer, CH-8700 Küsnacht.
- PERSSON S., 1981: Ecological indicator values as an aid in the interpretation of ordination diagrams. J. Ecol. **69**, 71-84.
- PETERS T., 1963: Mineralogie und Petrographie des Totalpserpentins bei Davos. Schweiz. Mineral. Petrograph. Mitt. **43/2**, 531-685.
- PICHI-SERMOLLI R., 1936: Osservazioni sulle principali morfosi delle piante del serpentino. Nuovo. Giorn. Bot. Ital. **43**, 461-474.
- PICHI-SERMOLLI R., 1948: Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofioliti dell'alta valle del Tevere (Toscana). Webbia **6**, 5-378.
- PIRKL J., NOVOZAMSKI J., 1969: Study of the relation between the amount of phosphorus determined by soil tests, the forms of the phosphorus in the soil, and the relation of these values to the uptake of phosphorus by plant. Vědecké Práce. Vykumyň Ustavu Rostlinné Vyroby U. Praze-Ruzyni **15** (Travaux scientifiques de l'Institut de production végétale de Prague).
- POELT J., 1966: Zur Flechtenflora des Bayerisch-Böhmischen Waldes. Denkschr. Regensb. Bot. Ges. N.F. **20**, 55-96.
- PORRET M., 1978: Comparaison d'écosystèmes de prairies permanentes exploitées de manière conventionnelle et biodynamique. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich **65**, 152 p.
- PROCTOR J., 1971a: The plant ecology of serpentine. II Plant response to serpentine soils. J. Ecol. **59**, 397-410.
- PROCTOR J., 1971b: The plant ecology of serpentine. III The influence of a high magnesium/calcium ratio and high nickel and chromium levels in some British and Swedish serpentine soils. J. Ecol. **59**, 827-842.
- PROCTOR J., WOODSELL S.R.J., 1975: The ecology of serpentine soils. Adv. in Ecol. Research **9**, 255-366.
- PROCTOR J., JOHNSTON W.R., COTTAM D.A., WILSON A.B., 1981: Field capacity water extracts from serpentine soils. Nature, London **294**, 245-246.
- PULSS G., 1960: Eine einfache Mikrobestimmung der Phosphorsäure im Kjeldahl-Aufschluss von biologischem Material nach der Molybdat-Vanadat-Methode. Hdb. d. Analyt. Chem., Berlin, Göttingen, Heidelberg, Bd. **176**, 412-421.
- PUTNAM W.C., 1969: Geologie. Berlin.
- RABENHORST M.C., FOSS J.E., FANNINGS D.S., 1982: Genesis of Maryland soils formed from serpentine. Soil Sci. Soc. Am. J. **46**, 607-616.
- RAGG J.M., BALL D.T., 1964: Soils of the ultrabasic rocks of the island of Rhum. J. Soil Sci. **15**, 124-133.
- RAHN H., 1968: Vikariierende Pflanzensippen auf kalkreicher und kalkarmer Gesteinsunterlage. Travail de diplôme (manuscrit). Geobot. Inst. ETH, Zürich, 56 p.
- REHDER H., 1971: Zum Stickstoffhaushalt alpiner Rasengesellschaften. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **84**(12), 759-767.
- REHDER H., 1975: Phytomasse- und Nährstoffverhältnisse einer alpinen Rasengesellschaft (*Caricetum firmæ*). Verh. Ges. Ökol., Wien, 93-99.
- REHDER H., 1976: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. I: Phytomass and nutrient relations in four mat communities of the northern calcareous Alps. Oecologia **22**, 411-423; II: Phytomass and nutrient relations in the *Caricetum firmæ*. Oecologia **23**, 49-62.
- REHDER H., SCHAEFER A., 1978: Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. IV. Communities of the Central Alps and comparative survey. Oecologia **34**, 309-327.
- RICHARD J.-L., 1985: Observations sur la sociologie et l'écologie de *Carex fimbriata* Schkuhr dans les Alpes. Bot. Helv. **95**, 157-164.
- RITTER-STUDNICKA H., 1956: Beitrag zur Ökologie der Serpentinflora in Bosnien. Vegetatio **7/2**, 89-98.
- RITTER-STUDNICKA H., 1963: Die Pflanzendecke auf Serpentin in Bosnien. (En serbo-croate, résumé en allemand). Godisnjak Biol. Inst. Univ., Sarajevo **16**, 91-204.
- RITTER-STUDNICKA H., 1968: Die Serpentinomorphosen der Flora Bosniens. Bot. Jb. **88**, 443-465.
- RITTER-STUDNICKA H., 1971a: Unterschiede in der Pflanzendecke extremer Standorte. Oesterr. Bot. Z. **119**, 118-140.

- RITTER-STUDNICKA H., 1971b: Zellsaftanalysen zum Problem der Serpentinvegetation. Oesterr.Bot.Z. **119**, 410-431.
- RITTER-STUDNICKA H., 1972: Die erhöhte Sukkulenz bei Serpentinpflanzen. Phytion (Austria) **14**, 239-249.
- RITTER-STUDNICKA H., KLEMENT O., 1968: Ueber Flechtenarten und deren Gesellschaften auf Serpentin in Bosnien. Oesterr.Bot.Z. **115**, 93-99.
- ROBERT M., CABIDOCHÉ Y.-M., BERRIER J., 1981: Pédogénèse et minéralogie des sols de haute montagne cristalline (Etages Alpin et Subalpin) - Alpes-Pyrénées. Sci. Sol (1981) 313-336.
- ROBERTS B.A., 1980: Some chemical and physical properties of serpentine soils from Western Newfoundland Canada. Can.J.Soil.Sci. **60**, 231-240.
- ROBERTS R.H., STIRLING A.M., 1974: Asplenium cuneifolium in Scotland. Fern Gaz. **11/1**, 7-14.
- ROBIN A.M., GUILLET B., 1981: Génèse et évolution des sols podzolisés dans le Bassin Parisien. II: Analyse des complexes organo-minéraux. Science Sol **11**, 337-345.
- ROBINSON W.O., EDGINGTON G., BYERS H.G., 1935: Chemical studies of infertile soils derived from rocks high in Mg and generally high in Cr and Ni. Tech. Bull.US Dep.Agric. **471**, 1-28.
- RODIN L.E., BAZILEVICH N.I., 1965: Production and mineral cycling in terrestrial vegetation. Oliver & Boyd, Edinburgh, London. 288 p. [Dynamics of the organic matter and biological cycling of ash elements and nitrogen in the main types of the world's vegetation]. Izd.Nauka, Moscow. 1965. 253 p.
- RORISON I.H. (Ed.), 1969: Ecological aspects of the mineral nutrition of plants (Symposium). Blackwell, Oxford, Edinburgh. 484 p.
- ROUILLER J., GUILLET B., BRUCKERT S., 1980: Cations acides échangeables et acidités de surface. Sci.Sol **2**, 161-175.
- ROUX G., ROUX M., 1967: A propos de quelques méthodes de classification en phytosociologie. Rev.Statist.App. **15**, 59-72. (repris chez BENZECRI et al. 1980)
- RUGGLI-WALSER A., 1976: Vikariierende Arten auf Kalk und Silikat. Travail de diplôme (manuscrit). Geobot.Inst.ETH, Zürich. 127 p.
- RUNE O., 1953: Plant life on serpentine and related rocks in the north of Sweden. Acta Phytogeogr.Suecica **31**, 1-139.
- RUNGE M., 1974: Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchengewaldes. I: Mineralstickstoff-Gehalt und Netto-Mineralisation. II: Die Nitratproduktion. Oecol.Plant. **9**, 201-218; 239-250.
- SALSAC L., 1980: L'absorption du calcium par les racines des plantes calcicoles ou calcifuges. Sci.Sol **1**, 33 p.
- SAROSIEK J., 1964: Ecological analysis of some plants growing on serpentine soils in Lower Silesia. Monographiae Bot. **18**, 1-105.
- SASAKI S., MATSUNO T., KONDO Y., 1968: A podsol derived from serpentine rocks in Hokkaido, Japan. Soil.Sci.Plant.Nutr., Tokio **14**, 99-109.
- SASSE F., 1979a: Untersuchungen an Serpentinstandorten in Frankreich, Italien, Oesterreich und der Bundesrepublik Deutschland. I: Bodenanalysen. Flora **168**, 379-395.
- SASSE F., 1979b: Untersuchungen an Serpentinstandorten in Frankreich, Italien, Oesterreich und der Bundesrepublik Deutschland. II: Pflanzenanalysen. Flora **168**, 578-594.
- SCHAUFELBERGER P., 1954: Verwitterung und Bodenbildung auf basischem Eruptivgestein. Schweiz.Mineral.und Petrogr.Mitteil. **34**, 319-335.
- SCHEFFER F., SCHACHTSCHABEL 1970, 1976, 1982: Lehrbuch der Bodenkunde. (7^e, 8^e et 11^e éd.). 448 p., 448 p., 442 p.
- SCHIBLER W., 1898: Ueber die nivale Flora der Landschaft Davos. Jahrb.Schweiz.Alpenclub **33**, 262-291.
- SCHIBLER W., 1937: Flora von Davos. Beil.Jber.Natf.Ges.Graubünden, Chur, **74**, 216 p.
- SCHLEGEL H.G., 1972: Allgemeine Mikrobiologie. Thieme, Stuttgart.
- SCHLICHTING E., BLUME H.P., 1966: Bodenkundliches Praktikum. Parey, Hamburg, Berlin. 209 p.
- SCHNEIDER M., CANDINAS A., DESAULES A., 1984: Bericht über die Belastung der Böden mit Schadstoffen in der Schweiz. Nationalfonds-Projekt 22. Nutzung des Bodens in der Schweiz. Bericht **3**, 94 p.
- SCHOOP-BROCKMANN I., EGGER B., 1980: Oekologische Differenzierung bei Silene vulgaris s.l. auf saurem Silikat, Karbonat und Serpentin in der alpinen Stufe bei

- Davos. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 47, 50-74.
- SCHROEDER D., 1972: Bodenkunde in Stichworten. (2^e éd.). Hirt, Kiel. 144 p.
- SCHROETER C., 1908, 1926: Das Pflanzenleben der Alpen. A. Raustein, Zürich. 807, 1288 p.
- SCHUEEPP M., ZINGG T., 1965: Climat et temps I. Atlas de la Suisse. Service topographique fédéral, Wabern-Berne. Planche 11.
- SCHUEEPP M., BOUET M., PRIMAULT B., PINI E., ESCHER H., 1970: Climat et temps III. Atlas de la Suisse. Service topographique fédéral, Wabern-Berne. Planche 13.
- SCHWANK O., 1977: Biosystematisch-ökologische Differenzierung bei *Lotus alpinus*. Travail de diplôme (manuscrit). Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 129 p.
- SHEWRY P.R., PETERSON P.J., 1975: Calcium and magnesium in plant and soil from a serpentine area on Unst, Shetland. J.Appl.Ecol. 12/1, 381-391.
- SHEWRY P.R., PETERSON P.J., 1976: Distribution of chromium and nickel in plants and soils from serpentine and other sites. J.Ecol. 64, 195-212.
- SIMON E., LEFEBVRE C., 1977: Aspects de la tolérance aux métaux lourds chez *Agrostis tenuis* Sibth., *Festuca ovina* L. et *Armeria maritima* (Mill.) Willd. Oecol. Plant. 12/2, 95-110.
- SLEEP A., 1980: Reported occurrence of *Asplenium cuneifolium* and *Asplenium adiantum-nigrum* in the British Isles UK. Fern Gaz. 12/2, 103-107.
- SLEEP A., ROBERTS R.H., SOUTER J.I., STIRLING A.M., 1978: Further investigations on *Asplenium cuneifolium* in the British Isles. Fern Gaz. 11/6, 345-348.
- SLINGSBY D.R., BROWN D.H., 1977: Nickel in British serpentine soils. J.Ecol. 65/2, 597-618.
- SMALL E., 1973: Xeromorphie in Pflanzen als mögliche Basis zur Wanderung zwischen trockener und nährstoffarmer Umgebung. Botaniska Notiser 126/4, 534.
- SNAYDON R.W., 1979: Ecological factors, genetic variation and speciation in plants. In HEYWOOD V.H. (Ed., 1973), 1-29.
- SNAYDON R.W., BRADSHAW A.D., 1961: Differential responses to calcium within the species *Festuca ovina* L. N.Phytol. 60, 219-234.
- SPENCE D.H.N., 1957: Studies on the vegetation of Shetland. I: The serpentine debris vegetation in Unst. J.Ecol. 45, 917-945.
- SPENCE D.H.N., 1958: The flora of Unst, Shetland, in relation to geology. Trans. Proc.bot.Soc.Edinb. 37, 163-173.
- SPENCE D.H.N., 1959: Studies on the vegetation of Shetland. II: Reasons for the restriction of exclusive pioneers to serpentine debris. J.Ecol. 47, 641-649.
- STACE C.A., 1980: Plant taxonomy and biosystematics. Edward Arnold, London. 279 p.
- STEBBINS G.L., MAJOR J., 1965: Endemism and speciation in the California flora. Ecol.Monogr. 35, 1-35.
- STEELE B., 1955: Soil pH and base status as factors in the distribution of calcicoles. J.Ecol. 43, 120-132.
- STEEMAN N.E., 1940: Ueber die Bedeutung der sogenannten xeromorphen Struktur im Blattbau der Pflanzen auf nährstoffarmen Böden. Dansk.Bot.Ark. 10/2, 1-28.
- STEUBING L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Parey, Hamburg, Berlin. 262 p.
- STEWART W.D.P. 1975: Nitrogen fixation by free-living micro-organisms. IBP Cambridge. 471 p.
- STICHER H., SCHMIDT H.W.H., GEISSMANN T., 1971: Agrikulturchemisches Praktikum für Landwirte und Förster. (2^e éd., polycopie). Verlag der Fachvereine an der ETH Zürich. 81 p.
- STICHER H., 1975: Bodenbildung auf Serpentin in der alpinen und subalpinen Stufe. Vortrag vor der Bodenkundlichen Gesellschaft der Schweiz, Reckenholz, 14.3.1975. Laboratorium für Bodenkunde, ETH Zürich.
- STICHER H., 1978a: Chrom- und Nickeldynamik in Serpentinböden. Mitt.Dtsch.Bodenkundl.Ges. 27, 239-246.
- STICHER H., 1978b: Bodenbildung auf Serpentin in der alpinen und subalpinen Stufe (manuscrit). Laboratorium für Bodenkunde, ETH Zürich.
- STICHER H., 1981: Die Böden auf dem Totalpserpentin bei Davos (polycopie). Exkursionsführer der Bodenkdl.Ges. der Schweiz, 24-38.
- STICHER H., 1986: Böden auf Serpentin bei Wolfgang/Davos GR (polycopie). Guide d'excursion. Laboratorium für Bodenkunde, ETH Zürich, 16 p.
- STICHER H., GASSER U., JUCHLER S., 1986: Die Böden auf Serpentin bei Davos - Entstehung, Verbreitung, Eigenschaften. Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich 87, 275-290.

- STOTZKY G., 1966: Effect of various clay species, homoionic clays, and other particles on bacteria. *Can.J.Microbiol* 12, 831.
- STOTZKY G., 1967: Clay minerals and microbial ecology. *Transact.New York.Acad.Sci. Series II* 30/1, 11-21.
- STRASBURGER E. (Ed.), 1978, 1983: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. (31^e, 32^e éd.). 1164 p.
- SUNDARESAN B.B., BULUSU K.R., KULKARNI D.N., PATHAK B.N., 1978: Removal of iron, manganese, copper, arsenic, lead and cadmium by serpentine mineral. *Indian J. Environ.Health* 20/4, 413-419.
- SUZA J., 1927: Der lichenologische Charakter des Serpentinbodens in Westböhmen. (tschèque). *Cas.Moravsk.Zem.Mus.* 25, 1-32.
- SUZA J., 1928: Guide géobotanique pour le terrain serpentiniteux près de Mohelno dans la Moravie du sud-ouest (Tchécoslovaquie) (En tchèque avec résumé français.) *Acad.Tch.Sci.Bull.Internat.* 29, 313-346. *Rozpravy II. Tr.Ceske Akad. Ved Umeni* 37, 1-116.
- SUZA J., 1931: Vergleichende Studien über die Flechtenflora der Serpentine. Mohelno, Gurhof und Kraubath. (tschèque). *Sborník Prir.Spol.Mor.Ostrave.* 1930/31, 231-256.
- TADROS F.M., 1957: Evidence of the presence of an edapho-biotic factor in the problem of serpentine tolerance. *Ecology* 38, 14-23.
- TERLIZZI D.E., KARLANDER E.P., 1979: Soil algae from a Maryland USA Serpentine formation. *Soil Biol.Biochem.* 11/2, 205-208.
- TOELG G., 1972: *Grundlagen der Spurenanalyse*. Aus: *Methodicum Chemicum*, Vol I. 724-736.
- TOSCA C., LABROUE L., 1981: Le cycle de l'azote dans les milieux supra-forestiers des Pyrénées Centrales: contribution à l'évaluation des gains. *Oecol.Plant.* 16/1, 41-52.
- TROMMSDORFF V., EVANS B.W., 1974: Alpine metamorphism of peridotitic rocks. *Schweiz.Mineral.Petrogr.Mitteil.* 54/2-3, 233-255.
- TRAPPE J.M., 1977: Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. *Ann.Rev.Phytopath.* 15, 203-222.
- TURITZIN S.M., 77: Resource availability and energy allocation in two adjacent annual plant communities (manuscrit). *Dept.Biol.Sci., Stanford Univ., Cal.* 94305 USA.
- USA, 1975: Soil taxonomy. *Agricultural Handbook No. 436*. Soil survey staff. USDA Soil Conservation Service. US Govt.Printing Office, Washington DC, 754 p.
- VAN LIEROP W.M., MACKENZIE A.F., 1977: Soil pH measurement and its application to organic soil. *Can.J.Soil.Sci.* 57, 55-64.
- VELASCO-DE-PEDRO F., SARDINERO-GARCIA E., 1985: Biochemical study of humification in various shrub and disclimax formations of Galicia, Spain. *An.R.Acad.Farm.* 51/3, 615-639.
- VERGER J.P., 1979: Origine des sols sur prasinites et serpentines sous végétation pionnière en climat alpin (Val d'Aoste). *Doc.Cart.Ecol., Grenoble* 21, 127-138.
- VERGER J.P. 1982: L'étage montagnard sylvicole sur serpentinites en Vallée d'Ayas (Val d'Aoste). *Doc.Cart.Ecol., Grenoble* 25, 51-66.
- VERGER J.P., 1983: Contribution à la connaissance d'un groupement alpin climacique original sur serpentines: le Caricetum fimbriatae. *Phytosociologie et pédologie. C.R.Acad.Sc.Paris, Série 3*, 296/16: 775-778.
- VERGNANO-GAMBI O., 1953a: L'azione fisiologica del nichel sulle piante di un terreno serpentinoso. *Nuovo Giorn.Bot.Ital.* 60, 109-183.
- VERGNANO-GAMBI O., 1953b: Effetti di alte concentrazioni di nichel su alcune piante da coltura. *Nuovo Giorn.Bot.Ital.* 60, 189-196.
- VERGNANO-GAMBI O., 1958: Sul determinismo della morfosi della vegetazione dei terreni attraverso l'analisi nella nutrizione minerale. *Rend.Acc.Naz.Lincei* 23, 588-597.
- VERGNANO-GAMBI O., GABBRIELLI R., 1979: Ecophysiological and geochemical aspects of Nickel, Chromium and Cobalt accumulation in the vegetation of some italian ophiolitic outcrops. *Ofioliti* 4/2, 199-208.
- VERGNANO-GAMBI O., GABBRIELLI R., 1981: La composizione minerale della vegetazione degli affioramenti ofiolitici dell'Alta Valle di Ayas. *Rev.Valdôt.Hist.Nat.* 35, 51-61.

- VERGNANO-GAMBI O., GABBRIELLI R., PANCARO L., 1982: Nickel, chromium and cobalt in plants from Italian serpentine areas. *Acta oecologica. Oecol.Plant.*, Vol. 3/17,3, 291-306.
- VERGNANO-GAMBI O., CARDINI F., PANCARO L., GABBRIELLI R., 1976: Effects of serpentine and nickel on some aspects of plant metabolism. *Giorn.Bot.Ital.* 110/4-5, 303-318.
- VETTERLI L., 1981: Pflanzensoziologische Kartierung in der alpinen Stufe 1:2'500. *Angew.Pflanzensoziol. Veröff.Forstl.Bundesvers'anst.*, Wien 26, 259-276.
- VETTERLI L., 1982: Alpine Rasengesellschaften auf Silikatgestein bei Davos mit farbiger Vegetationskarte 1:2'500. *Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 76, 92 p.
- VLAMIS J., JENNY H., 1948: Ca deficiency in serpentine soils as revealed by adsorbent technique. *Science* 107, 549-551.
- WALKER R.B., 1948: A study of serpentine soil infertility with special reference to edaphic endemism. Thesis Ph.D., Uni.of California, Berkeley.
- WALKER R.B., 1954: The ecology of serpentine soils. II: Factors affecting plant on serpentine soils. *Ecology* 35, 259-266.
- WALKER R.B., WALKER H.M., ASHWORTH P.R., 1955: Ca-Mg nutrition with special reference to serpentine soils. *Physiol.Lancaster* 30, 214-221.
- WALTER H., 1973: Allgemeine Geobotanik. Uni Taschenbücher UTB. Stuttgart. 256 p.
- WALTER H., LIETH H., 1960-1967: Klimadiagramm Weltatlas, in drei Lieferungen. Jena, Fischer.
- WEILENMANN K., 1980: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. *Travail de diplôme (manuscrit). Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich*, 133 p.
- WEILENMANN K., 1981: Bedeutung der Keim- und Jungpflanzenphase für alpine Taxa verschiedener Standorte. *Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 48, 68-119.
- WELTEN M., SUTTER R., 1982: Atlas de distribution des ptéridophytes et des phanérogames de la Suisse. Birkhäuser, Bâle. 2 Vol. 716 p., 698 p.
- WENDELBERGER G., 1974: Die Serpentinpflanzenvorkommen des Burgenlandes in ihrer pflanzengeographischen Stellung. *Wiss.Arb.aus Burgenland, Eisenstadt* 53, 5-20.
- WERGER M.J.A., WILD H., DRUMMOND B.R., 1978a: Vegetation structure and substrate of the northern part of the Great Dyke, Rhodesia. 1: Environment and plant communities. *Vegetatio* 37/2, 79-89.
- WERGER M.J.A., WILD H., DRUMMOND B.R., 1978b: Vegetation structure and substrate of the northern part of the Great Dyke, Rhodesia. 2: Gradient analysis and dominance-diversity relationships. *Vegetatio* 37/3, 151-161.
- WHERRY E.T., 1978: The Ferns of the county line serpentinite dike. *Bartonia* 45, 4.
- WHITE C.D., 1967: Absence of nodule formation on *Ceanothus cuneatus* in serpentine soils. *Nature, London* 215, 875.
- WHITE C.D., 1972: Vegetation-soil chemistry correlations in serpentine ecosystems. *Univ.microfilms Ann Arbor, Michigan* 72-8617, 283 p. et *Diss.Abstr.Int.B.Sci. Eng.* 32/9, 5150-B et 5151-B.
- WHITTAKER R.H., 1954: The ecology of serpentine soils: a symposium. I. Introduction. *Ecology* 35, 258-259; IV. The vegetational response to serpentine soils. *Ecology* 35, 275-288.
- WHITTAKER R.H., 1960: Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol.Monogr.* 30, 279-338.
- WILDI O., 1977: Beschreibung exzentrischer Hochmoore mit Hilfe quantitativer Methoden. *Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 60, 128 p.
- WILDI O., 1979: GRID - A space density analysis for recognition of nodes in vegetation samples. *Vegetatio* 41/2, 95-100.
- WILDI O., 1986: Analyse vegetationskundlicher Daten. Theorie und Einsatz statistischer Methoden. *Veröff.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich* 90.
- WILDI O., ORLOCI L., 1980: Management and multivariate analysis of vegetation data. *Eidg.Anst.Forstl.Versuchswes., Ber., CH-Birmensdorf* 215, 68p.
- WILDMAN W.E., JACKSON M.L., WHITTING L.D., 1968a: Serpentine rock dissolution as a function of carbon dioxide pressure in aqueous solution. *Am.Miner.* 53, 1252-1263.
- WILDMAN W.E., JACKSON M.L., WHITTING L.D., 1968b: Iron-rich montmorillonite formation in soils derived from serpentinite. *Proc.Soil.Sci.Am.* 32, 787-794.
- WILLIAMS J.T., 1968: The nitrogen relations and other ecological investigations on wet fertilized meadows. *Diss. ETH Zürich No 3850. Berichthaus Zürich.* 193 p.

- WILSON A.D., 1969: Pedologica studies on soils derived from serpentinite in North-East Scotland. M.Sc.Thesis, Univ.of Aberdeen, UK. (non publié).
- WILSON M.J. BERROW M.L., 1978: The mineralogy and heavy metal content of some serpentinite soils in North-East Scotland. Chem.Erde **37**, 181-205.
- WILSON M.J., JONES D., Mc HARDY W.J., 1981: The weathering of serpentinite by *Lecanora atra*. Lichenologist **13**, 167-176.
- WIRTH V., 1972: Die Silikatflechten-Gemeinschaften im ausseralpinen Zentraleuropa. Diss.Botanicae, Vaduz. Vol. 17. 304 p. et annexes.
- WOOLHOUSE H.W., 1983: 7. Toxicity and tolerance in the responses of plants to metals. Ex LANGE O.L. et al.: Physiological Plant Ecology III. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. 246-289.
- ZSCHACKE H., 1926: Die Flechten des Davoser Tales. Mitt.Natf.Ges.Davos **1925-6**.
- ZUUR-ISLER D., 1982: Germination behaviour and early life phases of some species from alpine serpentine soils. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftung Rübel, Zürich **49**, 76-107.

ANNEXES

ANNEXE 1 : LEGENDE DES ABREVIATIONS

	abréviations générales	page
SE se	serpentine; se1 peu développée; se2 développée	
OP op	ophicalcite ou SE à veines de calcite	éruptives : se+op+si
SI si	silicates	ophiolites : se+op
CA ca	carbonates	
e.a.	et al.: et autres auteurs; a.c.: auteur cité; o.c.: oeuvre citée	
éch	échantillon (de sol, etc.)	(samples, of soils etc.)
m.s.	matière sèche	(dry matter)
[]	unités de mesure	(units of measurement)
Σ	somme	(sum)
$\bar{m} \pm Sx$	moyenne $\pm$ écart-type	(average $\pm$ standard deviation) p.65

variables pédochimiques primaires

	terre sèche tamisée à 2mm sauf indication, cf conditions d'analyse	p.39
pH A	pH potentiométrique dans de l'eau distillée (aqua dest.)	p.39
pH C	pH potentiométrique dans CaCl ₂ .01 M	p.39
upH	unité de pH ("moyennes" cf remarque p.39)	
ΔpH	différence entre deux pH	
C	% carbone organique total (H ₂ SO ₄ c. et K ₂ Cr ₂ O ₇ 2N, RIEHM-ULRICH)	p.42
Cgran	% carbone organique total (H ₂ O ₂ 30 %)	p.55
N	% =Ntot, azote total (H ₂ SO ₄ c. selon KJELDAHL) (nitrogen)	p.51
Na	ppm azote mineral momentané (KAl(SO ₄) ₂ 1 %) (actual mineral N)	p.51
NH ₄	ppm =NH ₄ ⁺ , azote minéralisé (KAl(SO ₄) ₂ 1 %)	p.51
NO ₃	ppm =NO ₃ ⁻ , azote minéralisé (KAl(SO ₄) ₂ 1 %)	p.51
Nm	ppm azote minéralisé après incubation (mineral N after incubation)	p.51
Nm T	ppm incubation sur le terrain (field incubation)	p.51
Nm L	ppm incubation en chambre climatique à 20°C(laboratory incubation)	p.51
Ptot	ppm phosphate résiduel (70 % HClO ₄)	p.43
P	ppm P assimilable (NaHCO ₃ .5 M à pH 8.5 selon OLSEN)	p.43
ML	ppm métaux lourds (totaux : HCl + HNO ₃) (heavy metals)	p.43
Stot	ppm soufre total (par coulométrie) (sulphur)	p.43
Scat	mval/100g sol cations métall. échangeables (NH ₄ OAc 1N à pH7) tels:	p.44
Ca	mval/100g sol Ca 2+ échangeable	
Mg	mval/100g sol Mg 2+ échangeable	
K	mval/100g sol K + échangeable	
Na	mval/100g sol Na + échangeable	
Ni	mval/100g sol Ni 2+ échangeable	
Al	mval/100g sol Al 3+ échangeable	

variables pédochimiques calculées à partir des primaires

C/N	(%)	
M/C	= Mg/Ca (mval)	
S	= Ca+Mg+K mval/100g sol	somme de cations métalliques p.44
T	= CEC mval/100g sol	capacité d'échange cationique p.44
H	= T-S mval/100g sol	acidité d'échange p.44
V	= S/T %	taux de saturation du complexe absorbant p.44
dpH	= pH _A -pH _C upH	p.41

unités de concentration : synonymes et conversions

mval	= meq	
ppm	= ug/g = 10 ⁻⁶ g/g	
conversions	: (quantité dans l'unité de départ)*[coefficient de conversion]:	
z mval/100g sol	= x (mmol/100g sol)*[N]	M = poids atomique
	= y (ppm)*[N/10M]	N = valence de liaison chimique
z ppm	= x (umol/g)*[M]	
	= y (uval/g)*[M/N]	

	variables stationnelles	page
hau	m altitude	p.137
rec	% recouvrement végétal	p.137
nbe	nombre d'espèces vasculaires des relevés (2-47 sur serpentine)	
alt	altération 0-4 : nulle-faible-moyenne-passable-forte	p.137
A	% argile .002 mm, déterminé par sédimentation (clay)	p.55
L	% limon .002 L .050 mm, déterminé par sédimentation (silt)	p.55
S	% sable .050 S 2. mm, déterminé par tamisage (sifting)(sand)	p.55
F'	finesse de la texture du sol= $1/2(3A+2L+S-100)$ 0=sable/100=argile	p.56
p	horizons des profils	p.75
o	sols sans relevés de végétation	p.75

	valeurs indicatrices stationnelles des espèces ou relevés (0→5)	p.60
vf	F humidité : sec → humide	
vr	R réaction : acide → basique	
vn	N nutriments : pauvre → riche	
vh	H humosité : brut → humeux	
vd	D dispersité : rocheux → argileux	
vl	L luminosité : obscure → lumineux	
vt	T température : alpin → chaud	
vk	K continentalité : océanique → continental	
ve	des éboulis instables	

	formes biologiques des espèces	A	p.60,76,137sq,221 et annexe 6 p. XI
wi	i } ph PH { phanérophytes sempervirens	B	habitude édaphique
wn	n } PH { nanophanérophytes verts estivaux	s	silicicole
wj	j } PH { nanophanérophytes sempervirens	c	calcicole
wz	z } CH { chamaephytes ligneux	i	indifférente
wc	c } ch CH { chamaephytes herbacés	C	physionomie de la végétat.
wh	h } he HE { hémicryptophytes	e	éboulis
wg	g } ge GE { géophytes	p	gazons pierreux
wt	t } th TH { thérophytes	g	gazons
wu	u } th TH { thérohémicryptophytes	l	landes, landines

	variables phytochimiques	
<C>	= $(100-CEN)/1.724$ carbone approximatif (mat.org. à 58 % C)	p.65
N,P	azote et phosphore (H ₂ SO ₄ c.)	p.64
Al-Zn	cations métalliques (20 h à 450°C)	p.62
mi	micro-/oligonutriments Al Co Cr Cu Fe Mn Ni Zn	p.189
<Si>	silice approximative ou résidus recalcinés	p.63
CEN	teneur en cendres des plantes	p.62
OXI	somme des oxydes des éléments (cationiques et P)	p.64
CEO	CEN-OXI "pertes"	p.64
COS	CEN-OXI- SiO ₂ erreur	p.64
CES	CEN- SiO ₂	p.64
CAT	cations : somme des 16 cations sans N ni P	p.64
AN	anions : somme de NO ₃ - et H ₂ PO ₄ -	p.64
C/A	cations/anions	p.64
C-A	cations-anions ou "acidité organique"	p.194

	abréviation des régions selon carte 1:25000 no 1197				p.26-27,128,annexe4
DT	Dorftälli	SA	Salezernhorn	TH	Totalphorn
GT	Grüenturm	SH	Schiahorn	TS	Totalpsee
HT	Hauptertälli	SZ	Schwarzhorn	WF	Weissfluh
MG	Mittelgrat	ST	Strela	WJ	Weissfluhjoch
MT	Meierhofertälli	TA	Totalp	WS	Wasserscheidi
PH	Parsennhütte	TE	Totalphorn-est		

ANNEXE 2 : DONNEES BRUTES DES SOLS DE SERPENTINE DE DAVOS

SOL NO	HORIZ CM	PHA	PHC	C O/O	P PPM	N PPM	NH4 PPM (1977)	NO3 PPM (1977)	F'
4.0	0- 5	7.10	6.85	.20	.52	100.			
5.0	0- 5	7.30	7.10	.15	1.11	100.			
6.0	0- 5	7.20	6.80	.55	12.78	250.	6.0	78.0	9.0
9.0	0- 5	7.60	7.30	.25	1.50	170.			7.2
12.0	0- 5	7.45	7.00	.20	2.45	310.			12.2
15.0	0- 5	7.15	7.00	.30	1.21	160.			
16.0	0- 5	7.20	6.80	.32	.52	70.	7.0	22.0	14.3
19.0	0- 5	7.15	6.80	.20	1.92		17.7*	-1.4*	18.4
38.0	0- 5	7.65	7.30	.30	2.54	630.			
50.1	0- 5	6.60	6.20	1.48	3.16	860.			
56.0	0- 5	7.00	6.75	.95	5.93	570.			
60.0	0- 5	6.45	6.20	2.57	2.97	1500.			
63.0	0- 5	6.80	6.25	4.31	1.86	2500.			
64.0	0- 5	7.30	6.90	.15	.52		12.3*	-4.1*	10.9
65.0	0- 5	7.40	7.10	1.85	2.71	1000.			
67.1	0- 5	6.90	6.50	.92	.68	350.	6.0	13.0	18.4
70.0	0- 5	7.40	7.05	.25	1.56				10.7
72.1	0- 5	6.65	6.30	2.30	2.09	1300.			
73.0	0- 5	6.95	6.70	1.79	1.17	1300.	6.0	40.0	21.7
74.1	0- 5	6.95	6.45	.79	.42	440.	6.0	15.0	24.1
75.0	0- 5	6.85	6.35	1.71	.33	1100.	4.0	20.0	34.6
82.0	0- 5	7.30	7.00	.15	.95				10.0
83.0	0- 5	6.65	6.30	1.76	2.25	530.			
92.0	0- 5	6.90	6.50	.92	.16	950.	4.0	19.0	21.4
93.0	0- 5	6.45	5.60	2.95	2.51	2300.			
97.0	0- 5	6.70	6.45	.77	.36	550.	9.0	19.0	21.3
98.0	0- 5	7.30	6.85	.20	.52	200.	12.3*	-2.7*	
99.0	0- 5	7.00	6.60	.89	.03	610.	2.0	24.0	21.7
100.0	0- 5	5.50	5.10	9.14	1.96	6800.	-10.0	2.0	43.2
102.0	0- 5	6.30	5.80	5.84	6.39	4900.	3.0	193.0	29.4
103.0	0- 5	5.85	5.00	28.20	14.18	6800.			
105.0	0- 5	6.10	5.65	6.76	4.30	5400.	-13.0	138.0	42.1
108.0	0- 5	6.45	6.20	7.85	3.10	4100.	-16.0	100.0	32.3
109.1	0- 5	6.50	6.20	3.41	1.73	2300.	2.0	62.0	27.5
110.1	0- 5	6.65	6.35	2.30	.88	150.			
119.0	0- 5	6.20	5.80	6.67	3.59	4700.	-16.0	93.0	31.3
124.0	0- 5	6.20	5.65	9.68	3.81	7100.	-17.0	103.0	35.3
125.1	0- 5	5.80	5.50	8.35	3.10	5400.	10.0	4.0	37.0
129.0	0- 5	6.05	5.45	7.34	3.06	5500.	2.0	101.0	52.5
132.0	0- 5	6.10	5.50	8.50	5.15	5800.	.0	55.0	53.0
133.1	0- 5	6.40	6.20	8.88	4.92	8200.	-36.0	215.0	41.0
134.0	0- 5	5.65	5.25	11.50	5.38	7600.	61.0	132.0	45.7
135.0	0- 5	5.80	5.45	15.00	13.17	12200.	110.0	110.0	51.2
136.0	0- 5	5.70	5.20	7.56	3.65	6200.	36.0	73.0	41.8
138.0	0- 5	5.90	5.50	6.45	4.43	5600.	21.8*	12.3*	
20.0	0- 5	6.80	5.90						
46.0	0- 5	6.80	6.10						
47.0	0- 5	6.65	5.95						
48.0	0- 5	6.70	5.85						
49.0	0- 5	7.30	6.90						
53.0	0- 5	6.95	6.55						
58.0	0- 5	6.90	6.30						
62.0	0- 5	6.90	6.20						
66.0	0- 5	6.65	5.90						
68.0	0- 5	7.05	6.20						
85.0	0- 5	6.80	6.40						
PROFILS									
50.1	0- 5	6.60	6.20	1.48	3.16	860.			
50.2	5-10	6.90	6.60	1.22	3.03	350.			
67.1	0- 5	6.90	6.50	.92	.68	350.	6.0	13.0	18.4
67.2	5-10	7.35	6.90	.90	1.24	440.			
67.3	15-20	7.10	6.70	.32		35.			
67.4	25-30	7.30	6.80	.24	.20	35.			
67.5	35-40	7.00	6.80	.23	.26	52.			
72.1	0- 5	6.65	6.30	2.30	2.09	1300.			
72.2	5-10	6.80	6.55	2.20	3.42	1200.			44.9
74.1	0- 5	6.95	6.45	.79	.42	440.	6.0	15.0	24.1
74.2	20-25	6.80	6.40	.27	.33	120.			
74.3	40-45	6.80	6.45	.15	.16	100.			
109.1	0- 5	6.50	6.20	3.41	1.73	2300.	2.0	62.0	27.5
109.2	0- 5	6.80	6.15	2.70	1.60	2400.	9.5*	19.1*	35.8
109.3	0- 5	6.80	6.20	3.00	2.09				
109.4	0- 5	6.70	6.35	4.72	2.02				
109.5	0- 5	6.70	6.30	3.46	1.50				
109.6	0- 5	6.60	6.80	3.97	1.99				
110.1	0- 5	6.65	6.35	2.30	.88	150.			
110.2	55-10	6.75	6.70	.55	.85	240.			23.6
125.1	0- 5	5.80	5.50	8.35	3.10	5400.	10.0	4.0	37.0
125.2	5-10	5.90	5.60	7.26	2.02				
125.3	30-35	6.70	6.00	2.40	.36	1500.			
133.1	0- 5	6.40	6.20	8.88	4.92	8200.	-36.0	215.0	41.0
133.2	5-10	6.50	6.45	4.64	1.43	3100.			
133.3	10-15	6.55	6.30	3.75	1.40	2900.			
133.4	15-20	6.50	6.20	1.90	.68	1100.			
133.5	25-30	6.85	6.40	.84	.36	510.			
133.6	40-45	6.90	6.45	.65	.26	230.			
133.7	55-60	6.90	6.40	.52	.36	230.			

(* 1975)

(voir légende annexe 1)

CEC PPM CA	CA PPM	MG PPM	K PPM	NA PPM	AL PPM	NI PPM	SOL NO
2600.	200.	865.	10.40	8.5	220.	15.8	4.0
1720.	136.	510.	7.60	8.6	200.	14.0	5.0
2140.	480.	404.	53.50	4.0			6.0
1900.	300.	492.	12.60	7.0			9.0
	286.	500.	13.80	8.0			12.0
2130.	164.	372.	20.40	4.0			15.0
2270.	200.	656.	33.50	4.8			16.0
1840.	248.	472.	10.40	8.5	160.	11.2	19.0
2300.	190.	600.	14.00	8.5	180.	3.6	38.0
3350.	364.	676.	42.20	5.2			50.1
3160.	332.	960.	20.00	10.0	160.	16.4	56.0
4700.	920.	1040.	60.90	4.4			60.0
5200.	880.	1580.	37.00	5.6			63.0
1560.	216.	480.	12.20	8.1	180.	7.0	64.0
4630.	1640.	672.	22.60	4.0			65.0
3500.	316.	600.	72.00	4.0			67.1
1840.	220.	720.	16.20	12.2	180.	10.0	70.0
5680.	472.	1650.	22.80	11.3	160.	14.0	72.1
4880.	360.	1070.	34.80	4.8			73.0
3430.	316.	516.	41.30	8.0			74.1
5670.	448.	1100.	87.00	3.6			75.0
1530.	210.	360.	11.80	11.4	160.	13.2	82.0
2950.	440.	480.	33.50				83.0
3470.	280.	532.	43.00	2.8			92.0
4880.	408.	590.		13.4	160.	15.8	93.0
3200.	384.	620.	46.10	4.8			97.0
1280.	234.	500.	10.00	6.3	180.	6.4	98.0
3100.	280.	528.	33.00	8.0			99.0
12500.	760.	1760.	191.00	5.6			100.0
8490.	920.	1150.	230.00	12.0			102.0
19000.	2680.	2510.	409.00	7.2			103.0
9730.	920.	1600.	129.00	6.0			105.0
9750.	960.	1630.	161.00	2.0			108.0
5950.	600.	944.	87.00	7.6			109.1
5560.	584.	1100.		13.4	180.	20.6	110.1
8870.	1160.	1360.	152.00	5.2			119.0
12000.	1880.	2000.	244.00	3.2			124.0
12000.	2000.	2400.	135.00	12.4			125.1
9730.	1320.	1170.	170.00	6.8			129.0
10100.	1120.	1460.	209.00	7.6			132.0
14000.	1880.	2830.	209.00	8.0			133.1
12500.	1840.	1630.	248.00	6.8			134.0
16400.	1960.	1360.	426.00	9.2			135.0
9500.	880.	1140.	122.00	17.2			136.0
9280.	536.	1190.		15.0	180.	26.0	138.0

3350.	364.	676.	42.20	5.2			50.1
3750.	360.	680.	22.60	3.2			50.2
3500.	316.	600.	72.00	4.0			67.1
3850.	412.	896.	20.90	2.4			67.2
2180.	216.	640.	10.90	3.2			67.3
1700.	200.	464.	12.20				67.4
1780.	160.	392.	7.83	3.2			67.5
5680.	472.	1650.	22.80	11.3	160.	14.0	72.1
6400.	560.	1520.	29.10	9.6	160.	17.0	72.2
3430.	316.	516.	41.30	8.0			74.1
2770.	204.	880.	7.39	8.4			74.2
2350.	156.	672.	4.78	7.6			74.3
5950.	600.	944.	87.00	7.6			109.1
4720.	560.	960.	37.00	11.8	180.	20.0	109.2
4560.	476.	956.		12.8	200.	18.8	109.3
6280.	768.	965.		17.6	220.	22.4	109.4
6880.	432.	825.		10.4	160.	26.0	109.5
6880.	584.	1080.		13.6	160.	20.0	109.6
5560.	584.	1100.		13.4	180.	20.6	110.1
3170.	400.	640.	11.70	8.2	160.	21.2	110.2
12000.	2000.	2400.	135.00	12.4			125.1
13600.	1400.	2530.	87.00	8.4			125.2
12900.	1280.	4160.	34.80	7.2			125.3
14000.	1880.	2830.	209.00	8.0			133.1
10000.	1400.	2320.	60.90	5.6			133.2
8750.	1160.	2020.	42.60	4.4			133.3
6950.	760.	1610.	23.00	9.6			133.4
4280.	392.	1250.	11.70	5.6			133.5
3650.	360.	1170.	10.90	4.0			133.6
3230.	324.	1040.	8.70	3.6			133.7

ANNEXE 2 : DONNEES BRUTES DES SOLS DE SERPENTINE DE DAVOS

sol no	veg p	C/N (%)	M/C mval	S mval/100g	T sol	H sol	V %	sédimentat.		tamisage		unités : %			F'	sol no
								mm	.002	.050	.125	.25	.5	1.		
								.002	-.020	-.125	-.250	-.50	-1.	-2.		
4.0	1a	20.0	7.13	8.14	13.0	4.83	62.8									
5.0	1a	15.0	6.18	4.89	8.58	3.69	57.0									
6.0	1a	22.0	1.39	5.86	10.7	4.82	54.8									6.0
9.0	1a	14.7	2.70	5.58	9.48	3.90	58.8	3.40	2.48	9.34	11.2	17.2	27.3	24.0	7.2	9.0
12.0	1a	6.45	2.88	5.58				1.11	.11	15.7	12.5	14.8	19.6	14.2	12.2	12.0
15.0	1a	18.8	3.74	3.93	10.6	6.70	37.0									
16.0	1a	45.7	5.41	6.48	11.3	4.85	57.2	9.40	11.2	10.4	10.7	17.1	25.2	17.5	14.3	16.0
19.0	1b		3.14	5.15	9.18	4.03	56.1	8.98	7.25	8.63	8.56	14.3	23.9	16.7	18.4	19.0
38.0	1c	4.76	5.21	5.92	11.5	5.56	51.6									
50.1	1d	17.2	3.06	7.49	16.7	9.23	44.8									
56.0	2a	16.7	4.77	9.61	15.8	6.16	60.9									
60.0	2b	17.1	1.86	13.3	23.5	10.2	56.7									
63.0	2b	17.2	2.96	17.5	26.0	8.46	67.4									
64.0	2b		3.66	5.06	7.78	2.73	65.0	3.54	6.42	6.72	7.35	13.8	30.0	23.8	10.9	64.0
65.0	2b	18.5	.68	13.8	23.1	9.33	59.6									
67.1	2b 3	26.3	3.13	6.70	17.5	10.8	38.4	9.35	11.3	10.1	7.73	10.8	20.0	24.0	18.4	67.1
70.0	3a		5.40	7.06	9.18	2.12	76.9	4.82	6.18	7.53	8.70	17.7	34.2	15.2	10.7	70.0
72.1	3a	17.7	5.76	16.0	28.3	12.4	56.4	24.3	20.8	10.7	6.40	6.49	8.04	2.92	44.9	72.1
73.0	3a	13.8	4.90	10.7	24.4	13.7	43.9	13.5	11.6	7.17	6.82	12.4	23.7	20.1	21.7	73.0
74.1	3a 5	18.0	2.69	5.93	17.1	11.2	34.6	13.8	16.5	10.1	9.33	12.2	17.4	16.6	24.1	74.1
75.0	3a	15.6	4.05	11.5	28.3	16.8	40.7	17.9	19.8	11.6	8.27	9.56	12.2	7.18	34.6	75.0
82.0	3b		2.83	4.04	7.63	3.60	52.9	3.66	4.89	11.5	11.4	16.9	27.0	16.8	10.0	82.0
83.0	3b	33.2	1.80	6.23	14.7	8.49	42.3									
92.0	4a	9.68	3.13	5.88	17.3	11.4	34.0	10.2	16.6	8.76	5.77	9.05	20.0	23.9	21.4	92.0
93.0	4a	12.8	2.38		24.4											
97.0	4b	14.0	2.66	7.14	16.0	8.83	44.7	6.22	15.0	12.2	9.30	12.2	18.1	11.9	21.3	97.0
98.0	4b	10.0	3.52	5.31	6.39	1.08	83.1									
99.0	5a	14.6	3.11	5.83	15.5	9.64	37.7	9.92	14.4	10.9	9.35	12.2	17.4	16.6	21.7	99.0
100.0	5a	13.4	3.82	18.8	62.4	43.6	30.1	15.1	20.9	12.0	6.28	4.96	3.55	1.97	43.2	100.0
102.0	5a	11.9	2.06	14.6	42.4	27.7	34.6	13.5	14.7	7.35	5.73	8.75	17.7	15.2	29.4	102.0
103.0	5a	41.5	1.54	35.1	94.8	59.7	37.0									
105.0	5a 6	12.5	2.87	18.1	48.6	30.5	37.3	22.6	21.7	13.0	7.04	5.46	7.51	5.41	42.1	105.0
108.0	5a	19.2	2.80	18.6	48.7	30.0	38.3	13.6	19.1	11.4	8.69	10.3	11.4	6.63	32.3	108.0
109.1	5a	14.8	2.59	11.0	29.7	18.7	37.0	11.3	16.2	10.9	8.30	10.2	14.9	12.1	27.5	109.1
110.1	5a	153.	3.11		27.7			5.30	15.7	15.6	9.62	10.1	13.8	9.00	23.6	110.1
119.0	6a	14.2	1.93	17.4	44.3	26.9	39.2	11.4	13.0	11.0	8.04	9.21	11.2	9.29	31.3	119.0
124.0	7a	13.6	1.75	26.5	59.9	33.4	44.2	15.6	15.8	10.7	5.59	5.21	9.85	13.6	35.3	124.0
125.1	7a 7	15.5	1.98	30.1	59.9	29.8	50.2	14.0	16.8	8.42	4.70	5.66	10.4	11.0	37.0	125.1
129.0	7a	13.4	1.46	16.7	48.6	31.9	34.3	26.2	23.7	10.4	4.72	2.81	2.37	.86	52.5	129.0
132.0	7b	14.7	2.15	18.1	50.4	32.3	36.0	25.0	27.5	8.17	3.59	2.99	2.80	1.41	53.0	132.0
133.1	7b 8	10.8	2.48	33.2	69.9	36.7	47.5	25.3	19.5	11.9	7.12	6.86	8.58	8.89	41.0	133.1
134.0	7b	15.1	1.46	23.2	62.4	39.1	37.2	23.4	26.2	10.4	6.03	5.01	5.25	5.25	45.0	134.0
135.0	7b	12.3	1.14	22.1	81.8	59.8	27.0	21.2	45.8	6.79	3.54	3.10	3.11	2.18	51.2	135.0
136.0	7b	12.2	2.14	14.1	47.4	33.3	29.7	20.2	18.6	10.9	5.36	4.94	7.91	7.63	41.8	136.0
138.0	7b	11.5	3.66		46.3											

PROFILS

[illegible]

ANNEXE 3 : DONNEES BRUTES DE L'AZOTE DES SOLS MINERALISE

ppm m.s. 0-5cm 1977		N-NH ₄ ⁺ Na momentané									N-NO ₃ ⁻ Na momentané									pHA frais	
					Nb après incubation									Nb après incubation							
		12.7 A1	10.8 A2	2.10 A3	35j T1	57j T2	35j L1	48j L2	45j L3	12.7 A1	10.8 A2	2.10 A3	35j T1	57j T2	35j L1	48j L2	45j L3	15.7 A1	19.8 A2		
Se1	6	0.	0.	0.	3.	0.	1.	4.	1.	5.	4.	3.	31.	9.	16.	46.	13.	7.0	6.8		
vég.	16	0.	0.	1.	0.	0.	1.	3.	2.	3.	3.	2.	7.	6.	8.	9.	13.	7.05	7.4		
I	67	0.	-1.	0.	1.	0.	2.	4.	1.	2.	3.	3.	5.	3.	7.	4.	10.	7.1	7.2		
à	73	2.	1.	0.	3.	0.	3.	4.	2.	6.	6.	4.	6.	7.	26.	15.	15.	7.15	7.2		
IV	74	0.	0.	0.	2.	1.	2.	3.	1.	1.	4.	2.	3.	7.	8.	8.	6.	6.9	7.1		
	75	2.	1.	0.	3.	5.	3.	3.	1.	3.	6.	4.	7.	9.	8.	12.	13.	7.0	7.0		
	92	2.	0.	0.	0.	1.	2.	3.	1.	2.	3.	4.	5.	9.	8.	7.	13.	7.0	6.9		
	97	1.	0.	0.	5.	0.	3.	2.	5.	4.	3.	3.	9.	7.	17.	5.	7.	7.0	7.0		
Se2	99	2.	0.	0.	1.	0.	2.	2.	1.	3.	3.	2.	3.	7.	12.	10.	10.	6.85	7.0		
vég.	100	19.	2.	-1.	29	1.	5.	4.	1.	2.	2.	2.	3.	3.	3.	3.	2.	6.4	6.3		
V	102	15.	9.	1.	13.	14.	6.	4.	16.	17.	6.	1.	54.	24.	101.	90.	26.	5.9	6.7		
à	105	10.	14.	3.	10.	10.	4.	4.	6.	8.	10.	8.	14.	43.	61.	57.	46.	6.1	6.2		
IV	108	18.	8.	2.	8.	3.	6.	4.	2.	8.	6.	6.	40.	23.	49.	38.	33.	6.8	6.6		
	109	2.	4.	1.	6.	5.	2.	3.	4.	7.	8.	6.	21.	22.	30.	27.	26.	6.5	6.4		
	119	7.	19.	6.	13.	13.	6.	7.	3.	2.	6.	6.	11.	25.	13.	49.	45.	6.5	6.4		
	124	8.	15.	8.	112.	8.	6.	3.	5.	7.	7.	7.	4.	31.	27.	55.	42.	6.4	6.3		
	125	2.	4.	-2.	10.	3.	5.	5.	4.	1.	1.	2.	3.	4.	3.	3.	2.	6.5	6.3		
	129	5.	8.	0.	6.	7.	6.	5.	4.	7.	3.	3.	18.	14.	32.	52.	30.	6.2	6.4		
	132	3.	11.	2.	9.	13.	4.	6.	6.	2.	2.	2.	4.	7.	8.	37.	16.	6.25	6.4		
	133	27.	21.	1.	14.	3.	7.	5.	5.	12.	14.	15.	25.	69.	96.	92.	68.	7.1	6.8		
	134	2.	8.	-3.	6.	15.	8.	48.	12.	1.	3.	3.	13.	17.	38.	57.	43.	5.75	5.8		
	135	2.	5.	-3.	8.	97.	8.	54.	52.	1.	3.	2.	5.	19.	19.	51.	46.	5.7	5.7		
	136	1.	11.	1.	8.	10.	9.	22.	18.	1.	2.	3.	4.	18.	8.	39.	32.	6.1	6.0		
1975			10.8	14.9		46j		46j	48j		10.8	14.9		46j		46j	48j	12.8	23.9		
Se1	19		1.	0.		1.		1.	13.		4.	1.		3.		3.	1.	6.5	6.8		
	64		2.	0.		0.		1.	10.		4.	2.		2.		2.	1.	6.65	6.8		
	98		1.	0.		0.		1.	9.		4.	2.		3.		2.	6.	6.85	7.3		
Se2	109		4.	1.		0.		0.	12.		6.	3.		11.		16.	7.	5.9	6.45		
	138		0.	3.		0.		3.	16.		4.	2.		3.		6.	9.	5.3	5.95		

Azote minéral du sol : données brutes en ppm de la matière sèche, horizon 0-5 cm, tamisé à 4 mm (méthodes p. 51sq; résultats p. 83sq).

Na A : teneur momentanée (et date des prises)

Nb T : teneur brute après incubation in situ (j : nb de jours)

Nb L : teneur brute après incubation en labo à 20°C

Nm(p.v.) : azote minéralisé net en une période de végétation.

$$Nm (p.v.) = \sum_{n=1}^3 Nb (n) - Na (n)$$

Soil mineral nitrogen : raw data in ppm dry matter, horizon 0-5 cm, 4 mm sifted (methods p. 51sq; results p. 83sq).

Na A : actual content (and date of sampling)

Nb T : raw content after incubation in the field (j : no of days)

Nb L : raw content after standard incubation in laboratory at 20°C

Nm(p.v.) : mineralized nitrogen in one period of vegetation.

ANNEXE 4 : INDICATIONS SUR LES PLACETTES DES RELEVÉS DU TABLEAU p. 128

rel	situation topograph. des placettes	rég coordonnées (km)	veg			pierrosité surf						strates veg			hve cm	nbe
			rec %	t.f %	gra %	cai %	blo %	alt %	her %	mou %	bui %					
1	WJ	780.770/189.680	2580	NE	70	1	5	20	70	10	2	75	25	0	3	2
2	WS	780.400/189.800	2610	NE	40	1	5	5	10	80	2	99	0	0	4	5
3	TH	781.910/190.440	2370	NNW	40	5	5	20	30	40	3	85	15	0	6	4
4	SZ	780.900/190.450	2560	SEE	55	1	45	50	5	0	1	90	5	5	4	7
5	SZ	780.860/190.540	2600		0	1	20	80	0	0	0	99	1	0	3	2
6	WJ	780.620/189.640	2690	NE	99	25	20	15	30	10	0	80	20	0	8	5
7	TH	781.530/190.170	2530	S	50	5	5	10	40	40	1	90	5	5	8	12
8	TH	781.680/189.980	2400	S	50	15	5	40	35	5	2	90	5	5	7	8
9	WJ	780.770/189.600	2650	NEE	90	3	10	30	30	30	0	95	5	0	6	9
10	WJ	780.530/189.190	2600	SWW	50	10	0	20	20	50	1	95	5	0	3	6
11	WJ	780.900/189.500	2620	SW	80	1	5	25	30	40	1	90	10	0	3	11
12	WJ	780.850/189.550	2630	S	50	1	20	20	20	40	0	99	0	0	4	4
13	TH	782.000/190.480	2350	N	40	5	10	40	40	5	1	95	5	0	7	6
14	TS	780.800/190.040	2530	SEE	15	1	10	40	30	20	1	95	5	0	5	9
15	TS	780.770/190.050	2530	SSW	10	1	15	60	20	5	1	95	5	0	3	8
16	SZ	780.880/190.590	2610	E	35	5	45	25	15	10	0	99	0	0	2	7
17	DT	780.660/189.260	2570	SSE	40	1	60	20	20	0	3	90	10	0	3	6
18	WJ	780.700/189.770	2590	NE	70	1	10	15	15	60	1	95	5	0	3	6
19	DT	780.600/189.290	2590	SSE	40	1	20	70	10	0	4	95	5	0	4	7
20	SZ	780.770/190.400	2590	NWW	15	5	30	45	20	5	3	90	5	5	3	12
21	WJ	780.800/189.630	2600	NE	20	1	10	20	20	50	2	95	5	0	3	8
22	WJ	781.180/189.680	2430	SEE	30	1	0	50	40	10	3	99	0	0	4	4
23	WJ	780.760/189.690	2580	NE	70	1	5	45	50	0	2	85	15	0	3	4
24	TH	781.890/190.400	2390	N	40	5	10	65	20	0	2	99	0	0	6	7
25	WJ	780.800/189.900	2510	NEE	30	1	20	30	50	0	2	99	0	0	4	8
26	WJ	781.120/189.510	2520	NE	60	5	45	45	5	0	1	95	5	0	4	5
27	TH	781.910/190.420	2380	NNW	40	10	15	35	35	5	1	95	5	0	6	5
28	TH	781.550/190.260	2450	N	60	1	30	50	20	0	1	95	5	0	4	5
29	WJ	781.030/189.540	2530	NE	65	1	40	30	25	5	2	99	1	0	3	3
30	TH	781.810/190.360	2400	N	40	5	20	25	10	40	2	95	5	0	5	4
31	WJ	780.960/189.570	2550	NE	65	1	10	35	35	20	2	90	10	0	3	4
32	TH	781.290/190.180	2490	N	50	5	20	35	35	5	1	95	5	0	3	5
33	TH	781.630/190.230	2460	N	40	2	45	50	1	1	0	99	1	0	5	3
34	TH	781.640/190.230	2460	N	40	2	10	25	60	5	0	99	0	0	5	3
35	WJ	780.520/189.760	2620	NW	65	1	20	35	35	10	2	80	20	0	3	2
36	WJ	780.710/189.820	2570	NE	70	1	40	30	20	10	1	90	10	0	3	3
37	TH	781.490/190.240	2470	N	60	1	30	20	50	0	1	99	0	0	3	3
38	WJ	780.700/189.900	2560	NE	50	1	10	10	20	60	1	99	0	0	4	2
39	TH	781.380/190.210	2480	N	60	1	10	40	40	10	0	95	5	0	3	2
40	TH	781.250/190.180	2480	N	45	1	5	10	35	50	4	99	1	0	3	2
41	WJ	780.710/189.740	2590	NE	70	1	10	60	30	1	0	99	0	0	3	2
42	WJ	780.750/189.700	2580	NE	70	1	10	70	20	0	0	99	0	0	3	3
43	WJ	780.470/189.570	2660	SWW	75	1	10	40	40	10	1	95	5	0	3	3
44	WJ	780.840/189.640	2570	NE	65	1	30	50	20	0	0	99	0	0	3	3
45	TS	780.920/190.120	2490	E	10	10	50	40	0	0	2	95	5	0	5	5
46	TS	780.960/190.270	2520	SEE	10	1	25	40	30	5	2	99	0	0	2	5
47	TS	780.960/190.270	2520	SEE	10	1	5	25	40	30	3	95	5	0	2	5
48	TS	781.080/190.310	2490	NEE	10	10	10	30	30	20	4	95	5	0	2	5
49	WS	780.400/190.180	2550	S	50	10	25	60	5	0	2	80	20	0	2	5
50	TS	780.790/190.250	2540	SE	15	10	20	20	20	30	3	95	5	0	1	7
51	WJ	780.440/189.260	2570	S	10	5	30	30	20	15	2	99	0	0	2	6
52	MT	781.850/189.750	2290	SEE	5	10	5	85	0	0	4	80	20	0	7	17
53	WS	780.550/189.950	2570	S	30	1	30	30	20	20	1	80	10	10	4	8
54	DT	780.780/189.300	2550	SE	25	1	20	20	60	0	3	95	0	5	3	11
55	WS	780.600/190.160	2550	E	10	1	20	40	25	15	1	90	5	5	4	13
56	TA	781.350/190.450	2420	NEE	20	5	35	35	20	5	4	90	5	5	5	15
57	DT	780.690/189.220	2550	SSE	20	35	25	40	0	0	3	95	5	0	4	14
58	WS	780.440/190.200	2560		0	5	10	10	10	65	3	80	20	0	3	14
59	TS	780.910/190.160	2500	SEE	30	40	5	40	15	0	3	95	5	0	5	12
60	TA	781.570/190.590	2370	NE	5	25	10	65	0	0	3	75	5	20	3	22
61	DT	780.710/189.220	2550	SSE	20	35	25	20	20	0	3	90	5	5	3	19
62	MT	781.000/189.900	2470	S	40	10	30	40	20	0	3	80	10	10	4	18
63	TA	781.290/190.210	2460	NE	10	5	10	10	40	35	4	95	5	0	3	19
64	DT	780.940/189.320	2530	SEE	2	5	5	5	85	0	4	80	10	10	5	27
65	TS	780.670/190.030	2540	NEE	15	10	10	20	30	30	1	95	5	0	3	17
66	TS	781.100/190.120	2480	SEE	60	25	5	20	45	5	2	90	5	5	7	27
67	TS	781.060/190.160	2490	SSE	15	5	15	55	20	5	2	90	5	5	10	23
68	MT	781.100/189.900	2450	E	70	2	20	40	20	20	4	90	5	5	4	24
69	MT	781.350/189.850	2400	E	20	15	30	30	20	5	4	90	5	5	10	29

rel relevé
reg région (cf annexe 1)
hau altitude en m
exp exposition
pen pente
veg végétation
rec recouvrement végétal
t.f. terre fine en surface
gra gravier en surface

DE LA VEGETATION (voir légende annexe 1 et 3; méthodes p. 56-58)

rel	situation topograph. rég	coordonnées (km)	des placettes			vég pierrosité surf						strates vég			hve	nbe
			hau m	exp	pen %	rec %	t.f %	gra %	cai %	blo %	alt	her %	mou %	bui %		
70	MT	781.450/189.580	2270	NE	20	10	10	10	60	10	4	85	5	10	5	25
71	MT	781.600/189.800	2360	SEE	20	5	55	20	20	0	4	90	5	5	10	24
72	MT	781.590/189.750	2260	NEE	20	1	45	45	5	5	4	80	10	10	6	18
73	MT	781.490/189.890	2400	SE	5	25	5	35	30	5	2	90	5	5	10	20
74	MT	781.250/190.010	2440	SSE	10	5	10	50	25	10	2	90	5	5	7	16
75	MT	781.490/189.890	2380	SE	5	5	20	20	40	15	4	99	0	0	10	14
76	WJ	781.180/189.720	2430	E	10	20	5	10	15	50	4	50	5	45	5	19
77	DT	780.920/189.220	2540	SW	5	10	10	15	65	0	3	85	5	10	4	16
78	TH	782.100/190.550	2300	N	60	5	5	5	75	10	0	90	5	5	5	20
79	TH	782.100/190.550	2300	N	60	1	5	5	80	10	1	90	5	5	5	13
80	TS	781.020/190.080	2510	SE	5	20	20	5	15	40	4	75	5	20	5	16
81	TH	781.720/190.180	2530	E	5	30	10	15	15	30	1	85	10	5	5	15
82	WJ	780.900/189.500	2620		0	1	15	30	30	25	1	90	5	5	5	16
83	TS	781.200/190.170	2480	E	5	10	10	40	30	10	1	95	5	0	7	13
84	WJ	780.550/189.180	2610		0	5	20	30	30	15	0	90	10	0	10	21
85	WS	780.240/189.760	2640	NE	35	5	5	40	40	10	1	90	10	0	4	13
86	TE	782.210/190.100	2340	E	40	20	15	55	10	0	1	60	0	40	5	9
87	TH	782.080/190.480	2360	N	45	20	20	25	20	15	2	80	5	15	7	11
88	TH	782.300/189.800	2280	SSE	40	15	30	25	15	15	1	95	0	5	10	13
89	TH	782.300/189.800	2280	E	60	15	20	30	30	5	1	95	0	5	10	12
90	TH	782.300/189.800	2270	SE	50	1	10	60	30	0	1	90	1	10	8	15
91	TH	782.280/189.780	2260	S	50	10	5	40	40	5	1	95	0	5	10	14
92	MT	781.760/189.800	2340	SSE	15	5	50	40	5	0	2	95	0	5	4	11
93	TH	782.300/189.800	2280	SE	60	2	20	35	35	10	0	85	5	10	10	8
94	MT	782.200/189.850	2300	SSE	80	1	40	40	20	0	4	99	0	1	10	10
95	TH	781.710/189.980	2400	S	45	15	10	45	30	0	2	95	0	5	7	9
96	TH	781.900/189.850	2330	S	55	5	25	50	20	0	3	95	1	5	6	17
97	TE	782.350/189.900	2230	SE	25	5	15	30	40	10	3	90	5	5	7	17
98	TE	782.400/189.900	2270	E	60	15	40	45	0	0	1	90	5	5	8	22
99	MT	781.750/189.710	2320	SE	40	25	25	25	25	0	2	90	0	10	7	17
100	MT	781.700/189.810	2340	S	10	95	5	0	0	0	4	90	5	5	10	27
101	MT	781.760/189.800	2340	SE	20	10	40	20	25	5	4	95	0	5	10	24
102	TE	782.220/190.410	2320	SSE	25	50	15	5	30	0	3	90	5	5	15	27
103	TA	781.950/190.730	2310		0	60	5	15	10	10	4	50	15	35	4	23
104	MT	781.950/189.750	2310	SSE	15	15	40	20	20	5	4	70	1	30	10	34
105	TE	781.820/190.080	2450	SSE	30	30	5	5	30	30	4	90	1	10	15	26
106	TE	782.300/190.100	2290	NEE	45	40	10	40	10	0	2	90	1	10	5	27
107	MT	781.990/189.480	2280	SEE	10	50	5	15	25	5	4	70	0	30	7	30
108	MT	781.750/189.850	2350	SSE	70	60	10	20	10	0	3	65	5	30	7	29
109	TE	782.310/189.960	2290	NEE	35	20	20	35	25	0	3	80	1	20	7	29
110	TA	781.670/190.530	2360	NE	10	25	20	20	20	15	4	70	15	15	7	27
111	TE	782.400/189.900	2270	E	60	15	40	45	0	0	1	80	5	15	8	24
112	TE	782.350/189.900	2280	NEE	25	5	10	20	55	10	2	85	0	15	15	24
113	TH	782.300/189.800	2280	SSE	60	70	5	15	5	5	3	85	5	10	10	27
114	MT	781.800/189.620	2300	SSE	30	50	20	20	10	0	2	90	0	10	10	23
115	TE	782.360/190.590	2240	NE	5	50	10	10	10	20	3	45	5	50	6	29
116	TE	782.300/190.100	2290	E	45	40	5	5	45	5	4	85	5	10	15	30
117	TH	782.100/189.750	2260	SSE	55	35	10	10	20	25	4	50	1	50	10	29
118	TH	782.160/189.770	2260	SSE	50	60	5	15	15	5	1	75	5	20	12	25
119	MT	782.100/189.750	2260	SE	50	25	30	30	10	5	4	70	0	30	8	41
120	TE	782.520/190.420	2200	SE	45	30						70	5	25	10	45
121	TE	782.660/190.390	2130	SE	55	40						50	1	50	20	39
122	TH	782.200/189.800	2280	SSE	40	40						50	1	50	10	41
123	TH	782.200/189.800	2270	SSE	40	40	20	20	20	0	4	65	5	30	15	38
124	TE	782.630/190.240	2150	SE	15	80	15	5	0	0	3	65	5	30	10	34
125	TA	782.080/190.970	2250	NE	40	80	5	5	5	5	3	90	1	10	10	35
126	TE	782.320/190.290	2270	SE	10	80	10	10	0	0	4	80	5	15	6	28
127	TE	782.300/190.100	2280	E	25	70	5	20	5	0	4	65	5	30	15	30
128	TE	782.300/190.100	2290	E	45	60	5	20	15	0	4	60	0	40	15	32
129	TH	782.380/190.390	2260	E	30	65	15	10	10	0	3	75	1	25	5	31
130	TE	782.300/190.100	2290	SEE	45	75	5	15	5	0	4	60	0	40	15	23
131	TH	781.960/189.840	2320	S	50	80	0	0	5	15	4	90	1	10	17	28
132	TE	781.990/190.060	2390	SE	25	70	10	10	10	0	4	90	5	5	15	30
133	MT	781.750/189.820	2350	SSE	15	85	10	0	5	0	3	85	5	10	8	34
134	MT	781.810/189.670	2310	SE	20	70	15	5	10	0	4	50	1	50	4	33
135	MT	781.840/189.430	2300	SE	15	85	10	0	5	0	4	75	1	25	9	39
136	TA	782.160/190.740	2250	SEE	20	70	5	5	10	10	3	70	10	20	10	31
137	TA	782.070/190.680	2280	SSE	20	50	5	5	10	30	4	40	10	50	20	47
138	TE	782.360/190.590	2240	E	5	80	10	5	5	0	4	75	5	20	6	40

cai cailloux en surface
blo blocs en surface
alt altération de la roche

her graminoides
mou mousses et li-
chens terrestres

bui buissons nains
hve hauteur de végétation
nbe nb d'espèces/relevé

ANNEXE 5 : LISTE DES ESPECES PEU FREQUENTES SUR SERPENTINE DU TABLEAU p. 128

CLADONIA SP.	5:+/ 7:+/ 16:+/ 67:./ 70:+/ 72:+/ 83:+/103:+
	104:+/107:+/120:1/121:+/122:1/132:+/133:+/136:+
CLADONIA PYXIDATA-CHLOROPHAEA	84:+/ 98:+/107:+/124:+/125:+/129:+/134:+/137:+
CLADONIA RANGIFERINA S.L.	102:+/103:+/113:+/115:+/124:+/127:./135:+/138:+
LEONTODON MONTANUS	66:./ 67:./ 74:./ 75:+/ 76:./ 87:.
POA MINOR	11:./ 20:+/ 52:./ 82:+/101:+/ 58:+
ANTENNARIA DIOECA	4:./116:+/119:+/120:+/129:+
SAXIFRAGA ANDROSACEA	20:./ 32:+/ 40:./ 63:+/ 65:+
CAREX FIRMA	111:+/114:1/134:+/135:+
CAREX ORNITHOPODIODES	98:+/103:+/119:+/134:+
EMPETRUM HERMAPHRODITUM	110:1/115:1/120:+/126:1
JUNCUS JACQUINII	52:+/ 66:+/101:+/132:+
PRIMULA INTEGRIFOLIA	73:+/102:+/113:+/125:1
SESLERIA COERULEA	111:1/114:3/124:+/125:2
SILENE EXSCAPA	25:+/ 64:./106:+/138:+
AGROSTIS RUPESTRIS	52:./ 78:+/136:1
ANTENNARIA CARPATICA	58:+/115:+/126:+
ARABIS ALPINA	2:+/ 85:./ 94:.
MOLINIA COERULEA	58:+/ 98:+/124:+
MYOSOTIS ALPESTRIS	61:+/ 64:./131:+
PINUS MONTANA	86:+/120:./127:.
PLANTAGO ALPINA	113:+/128:./136:+
SALIX RETUSA S.L.	77:+/ 99:+/125:1
AGROSTIS SCHRADERIANA	109:1/131:3
CAREX CAPILLARIS	7:+/ 85:+
CETRARIA TILESII	93:./113:+
CLADONIA CONIOCRAEA	102:+/125:+
CLADONIA ECMOCYNA	137:+/138:+
CLADONIA FURCATA	124:+/137:+
FESTUCA HALLERI	84:1/123:+
JUNIPERUS NANA	120:+/124:+
NARDUS STRICTA	135:+/138:2
POA LAXA	7:+/ 84:+
SEDUM ATRATUM	81:+/ 84:+
THAMNOLIA VERMICULARIS	60:+/ 80:+
AGROSTIS TENUIS	57:2
ASPICILIA VERRUCOSA	136:+
CERASTIUM FONTANUM	57:+
CETRARIA CUCULLATA	84:.
CETRARIA HEPATIZON	136:+
CETRARIA NIVALIS	82:.
CHRYSANTHEMUM ALPINUM	84:+
CLADONIA FIMBRIATA	81:+
DRABA FLADNIZENSIS	6:.
ENTOLOMA SERICEUM *	113:+
ERIGERON UNIFLORUS	58:+
FESTUCA ALPINA	85:1
FESTUCA RUBRA	11:+
GALIUM ANISOPHYLLUM	125:.
GENTIANA TENELLA	82:.
LEPRARIA NEGLECTA	138:+
LUZULA MULTIFLORA	135:+
LUZULA SPICATA	135:+
PHYTEUMA BETONICIFOLIUM	121:+
PINGUICULA ALPINA	125:.
PRIMULA HIRSUTA	64:+
SAXIFRAGA BRYOIDES	21:+
SAXIFRAGA EXARATA	84:+
SAXIFRAGA MOSCHATA	11:+
SEDUM ALPESTRE	56:.
SENECIO CARNIOLICUS	84:.
SESLERIA DISTICHA	56:.
VERONICA APHYLLA	122:+

Tableau de la végétation	p.128
128 espèces vasculaires	
14 lichens	
1 champignon *	
Festuca	p.166
Bryophytes	p.165
Lichens	p.161

ANNEXE 6 : DONNEES BRUTES DES CENDRES DE PLANTES DE DAVOS (légende annexe 1)

	SOL	<C> ZMS	C/N (%)	CA/MG (MV)	CA/K (MV)	CA+MG /K+NA	CA+MG +K+NA	CAT MV/o	AN MV/o	C-A MV/o	OXI %CEN	COS %CEN	NO	A B C
1	LYCOPodium SELAGO	SE	52.6	35.3	.056	.152	2.82	102.	151.	36.	48.2	7.92	1	c s l
2	LYCOPodium SELAGO	OP	55.0	24.7	.110	.143	1.42	62.4	86.0	169.	-83.	55.2	13.1	
3	SESleria COERULEA	OP	48.6	36.5	.100	.514	5.59	96.0	231.	100.	131.	28.3	6.32	2
4	SESleria COERULEA	CA	52.6	36.0	1.51	7.54	11.9	148.	163.	109.	54.	47.3	31.8	h c p
5	POA ALPINA	SE	50.0	30.7	.201	.555	3.24	85.7	110.	137.	-27.	26.2	6.51	3
6	POA ALPINA	OP	51.6	36.3	.296	.776	3.36	67.5	130.	110.	20.	38.3		h i e
7	POA ALPINA	SI	48.9	30.4	.704	.641	1.52	47.6	106.	127.	-21.	21.5	4.63	
8	POA ALPINA	CA	50.0	34.0	1.06	6.70	12.7	252.	280.	116.	164.	55.3	31.6	
9	CAREX SEMPERVIRENS	SE	54.3	46.4	.528	.576	1.64	36.0	46.1	91.	-45.	25.8	8.87	4
10	CAREX SEMPERVIRENS	SI	53.7	40.1	1.24	.690	1.22	38.9	59.2	107.	-47.	30.1	4.34	h i p
11	CAREX SEMPERVIRENS	CA	53.8	47.2	1.52	5.92	9.66	114.	132.	86.7	45.	50.7	26.0	
12	CAREX FIRMA	CA	48.3	41.3	1.08	12.4	23.3	326.	344.	89.7	254.	52.2	33.5	5
13	JUNCUS TRIFIDUS	SE	54.5	41.0	.111	.260	2.57	71.5	92.7	101.	- 8.4	46.9	11.8	6
14	JUNCUS TRIFIDUS	OP	50.9	43.9	.197	.969	5.76	42.0	105.	86.9	18.	26.1	8.37	h s p
15	JUNCUS TRIFIDUS	SI	55.6	44.5	1.00	.717	1.40	29.1	50.1	97.7	-47.	40.3	7.29	
16	LUZULA LUTEA	SE	48.1	28.8	.066	.272	4.25	167.	242.	121.	121.	38.5	7.95	7
17	LUZULA LUTEA	OP	48.8	23.2	.126	.354	3.13	115.	183.	160.	23.	35.1	5.77	h s p
18	LUZULA LUTEA	SI	48.3	27.4	.346	.098	.373	107.	182.	137.	45.	39.4		
19	SALIX BREVISERRATA	SE	56.1	42.8	.361	1.95	7.20	75.0	78.9	104.	-25.	70.4	18.7	8
20	SALIX BREVISERRATA	OP	56.0	36.8	1.18	2.76	4.94	64.3	67.6	116	-49.	59.9	34.4	n s p
21	SILENE WILLDENOWII	SE	46.9	15.4	.303	.637	2.72	227.	254.	255.	- 8	42.9	16.0	9
22	SILENE WILLDENOWII	OP	44.8	17.3	.112	.498	4.91	313.	405.	199.	206.	48.9	9.50	g c e
23	SILENE WILLDENOWII	SI	50.1	17.6	1.47	1.04	1.72	173.	207.	230.	-23.	53.5	23.4	
24	SILENE WILLDENOWII	CA	50.3	19.1	1.28	1.31	2.44	238.	256.	204.	52.	61.5	26.9	
25	SILENE ACAULIS	SE	47.7	33.8	.309	2.31	9.57	124.	220.	111.	109.	35.5	6.31	10
26	SILENE ACAULIS	OP	35.3	35.3	.116	.795	7.59	166.	363.	81.	282.	26.7	4.72	c i e
27	SILENE ACAULIS	SI	49.3	30.2	2.78	2.95	3.95	119.	174.	138.	36.	36.3	9.18	
28	SILENE ACAULIS	CA	45.0	31.7	1.14	6.40	16.1	477.	494.	114.	380.	57.2	34.0	
29	CERASTIUM LATIFOLIUM	SE	48.4	21.6	.067	.319	4.99	214.	267.	173.	94.	43.8	9.05	11
30	CERASTIUM LATIFOLIUM	OP	38.9	19.9	.164	.789	5.59	230.	291.	167.	124.	25.2	9.02	c c e
31	CERASTIUM LATIFOLIUM	SI	48.4	18.1	.074	.307	4.39	211.	278.	209.	69.	48.0	8.17	
32	CERASTIUM LATIFOLIUM	CA	48.0	20.2	1.08	3.81	7.25	415.	426.	184.	242.	68.3	25.0	
33	MOHRINGIA CILIATA	SE	50.7	21.7	.059	.293	5.28	186.	214.	186.	28.	47.5	10.1	12
34	MOHRINGIA CILIATA	OP	52.1	16.6	.632	.924	2.37	165.	182.	245.	-63.	59.1	23.5	c c e
35	MOHRINGIA CILIATA	CA	51.2	20.6	7.22	2.91	3.30	148.	158.	193.	-35.	45.2	43.7	
36	MINUARTIA VERNA	SE	50.3	30.5	.136	.600	4.96	175.	203.	132.	71.	42.0	9.65	13
37	MINUARTIA VERNA	OP	39.2	23.6	.149	1.19	9.85	227.	361.	130.	231.	30.3	7.64	c c p
38	MINUARTIA VERNA	CA	41.9	28.3	1.11	10.0	18.7	499.	545.	118.	427.	50.5	32.5	
39	MINUARTIA SEDOIDES	SE	49.3	31.2	.237	2.23	13.1	102.	190.	121.	69.	35.6	3.82	14
40	MINUARTIA SEDOIDES	OP	40.1	33.1	.140	2.27	17.9	118.	310.	93.9	216.	29.1	3.62	c i e
41	MINUARTIA SEDOIDES	SI	33.6	36.5	.887	5.14	10.1	65.3	170.	73.9	96.	10.7	3.29	
42	MINUARTIA SEDOIDES	CA	43.6	25.5	.175	2.01	13.2	93.0	134.	129.	5.	12.9	14.1	
43	HUTCHINSIA ALPINA	SE	40.5	16.2	.114	.645	6.16	206.	278.	188.	90.	25.1	11.0	15
44	HUTCHINSIA ALPINA	OP	51.3	14.9	.758	1.38	3.43	170.	177.	264.	-87.	48.6		h c e
45	HUTCHINSIA ALPINA	CA	49.5	18.0	1.19	3.17	5.79	264.	273.	198.	75.	54.1	36.4	
46	BISCUTELLA LEVIGATA	SE	48.4	16.4	.707	1.59	3.79	183.	209.	230.	-21.	39.1	17.6	16
47	BISCUTELLA LEVIGATA	OP	47.9	19.6	.452	1.49	4.76	204.	270.	177.	93.	42.0	15.7	h c p
48	BISCUTELLA LEVIGATA	CA	52.3	23.2	2.33	5.86	5.55	202.	208.	175.	33.	63.1	31.8	
49	CARDAMINE RESEDIFOLIA	SE	46.9	20.1	.162	.295	2.10	130.	200.	178.	22.	25.8	8.87	17
50	CARDAMINE RESEDIFOLIA	SI	50.2	14.7	1.66	.956	1.52	124.	167.	258.	-91.	42.3	15.0	h s p
51	ARABIS ALPINA	OP	49.4	14.3	1.89	3.19	4.83	262.	273.	270.	3.	57.1	33.3	18
52	SAXIFRAGA STELLARIS	SE	44.5	46.4	.389	1.85	6.52	206.	281.	76.8	204.	33.2	10.3	19
53	DRYAS OCTOPETALA	SE	53.8	31.3	.512	5.47	15.7	87.8	124.	130.	- 6.	48.1	11.6	20
54	DRYAS OCTOPETALA	OP	54.4	30.6	.873	8.25	19.2	112.	119.	194.	-75.	51.2	17.1	z c l
55	DRYAS OCTOPETALA	CA	49.0	32.7	1.57	50.2	77.1	319.	328.	113.	215.	53.8	39.4	
56	GEUM MONTANUM	SE	53.7	31.8	.354	2.03	7.65	151.	172.	130.	42.	62.8	10.2	21
57	GEUM MONTANUM	SI	51.3	27.7	1.64	4.10	6.43	144.	195.	148.	47.	50.3	13.7	h s g
58	LOTUS ALPINUS	SE	52.6	18.8	.215	1.03	5.72	135.	172.	212.	-40.	52.2	14.2	22
59	LOTUS ALPINUS	OP	48.7	19.1	.124	.639	5.65	148.	259.	193.	66.	46.0	6.18	g i p
60	LOTUS ALPINUS	SI	47.5	16.3	1.54	2.13	3.41	144.	239.	223.	16.	38.1	10.8	
61	ANTHYLLIS ALPESTRIS	SE	47.9	19.4	.152	1.33	9.87	222.	267.	191.	76.	40.0	8.67	23
62	ANTHYLLIS ALPESTRIS	OP	44.3	20.0	.126	.834	7.43	182.	272.	169.	103.	31.3	7.54	h c p
63	ANTHYLLIS ALPESTRIS	CA	47.7	19.3	1.36	15.2	25.6	360.	377.	187.	190.	55.2	36.3	
64	VIOLA CALCARATA	SE	50.4	20.4	.182	.457	2.92	183.	219.	190.	29.	50.3	13.8	24
65	VIOLA CALCARATA	SI	53.5	18.6	.235	.571	2.96	129.	145.	220.	-75.	57.9	18.1	h i p
66	VIOLA CALCARATA	OP	49.6	19.8	.140	.565	4.56	183.	252.	194.	58.	49.6	10.2	
67	VIOLA CALCARATA	SI	52.8	18.9	1.01	.637	1.26	105.	119.	220.	-101.	50.1	26.0	
68	VIOLA CALCARATA	CA	52.6	19.9	1.12	1.84	3.45	189.	197.	205.	- 8.	65.7	27.0	
69	EMPETRUM HERMAPHRODITUM	SE	56.6	56.0	1.78	2.85	4.34	40.2	45.3	78.2	-32.9	60.9	31.6	25
70	EMPETRUM HERMAPHRODITUM	SI	54.8	55.9	1.88	1.95	2.92	42.6	70.6	77.8	- 7.2	40.3	7.91	z s l
71	ERICA CARNEA	SE	56.3	66.2	.597	1.56	4.10	54.8	58.6	65.9	- 7.3	60.4	26.5	26
72	ERICA CARNEA	SI	55.3	37.1	1.04	1.94	3.73	70.8	83.0	113.	-30.	55.5	20.6	z c l
73	ERICA CARNEA	CA	55.3	42.2	1.35	3.91	6.70	99.9	109.	98.8	10.2	68.3	26.3	
74	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	SE	56.9	42.5	.886	1.61	3.34	33.0	38.9	104.	-65.1	70.6	16.2	27
75	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	OP	55.4	32.8	.485	1.43	4.30	46.7	75.6	130.	-54.4	53.0	8.11	z s l
76	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	SI	56.0	40.9	1.58	2.07	3.33	40.8	53.5	109.	-56.	53.8	15.9	
77	GENTIANA CAMPESTRIS	SE	55.1	22.6	.173	.322	2.13	85.8	98.0	186.	-87.	64.2	17.1	28
78	GENTIANA CAMPESTRIS	OP	53.9	20.0	.103	.277	2.95	113.	138.	210.	-72.	60.6	7.39	u i g
79	GENTIANA CAMPESTRIS	SI	54.7	15.8	.831	.551	1.19	71.9	84.7	261.	-176.	54.7	11.8	
80	GENTIANA CAMPESTRIS	CA	54.5	24.9	.147	1.55	11.6	352.	363.	167.	196.			
81	THYMUS POLYTRICHUS	SE	50.8	28.2	.241	1.07	5.43	183.	229.	137.	92.	50.5	11.7	29
82	THYMUS POLYTRICHUS	OP	51.4	25.4	.255	.729	3.57	157.	221.	154.	67.	58.5	6.44	c i p
83	THYMUS POLYTRICHUS	CA	53.6	27.2	1.19	2.15	3.94	157.	166.	153.	13.	67.2	26.7	
84	LINARIA ALPINA	SE	51.8	27.4	.150	.504	3.82	184.	208.	147.	61.	55.8	15.0	30
85	LINARIA ALPINA	OP	43.6	39.3	.113	1.00	9.76	235.	327.	85.9	241.	34.0	56.4	c s e
86	LINARIA ALPINA	SI	53.2	28.3	.780	1.21	2.75	140.	150.	144.	6.	57.6	26.2	
87	LINARIA ALPINA	CA	53.7	27.1	1.55	.825	1.33	101.	118.	148.	-30.	56.5	20.4	
88	SCABIOSA LUCIDA	SE	50.6	29.4	1.16	3.63	6.71	257.	269.	136.	133.	59.6	30.6	31
89	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	SE	45.9	23.1	.130	.737	6.34	200.	242.	155.	87.	31.5	6.45	h c g
90	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	OP	45.5	24.3	.105	.492	5.13	175.	253.	144.	109.	33.6	6.71	h c e
91	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	SI	47.6	30.5	1.13	6.57	12.1	376.	383.	122.	261.	56.4	38.5	
92	ANTENNARIA DIOECA	SE	50.2	36.4	.424	1.19	3.90	146.	206.	107.	99.	44.9	10.6	33
93	ANTENNARIA DIOECA	SI	50.0	25.8	2.57	1.75	2.39	123.	171.	152.	19.	40.0	14.7	c s p
94	SOLIDAGO ALPESTRIS	SE	50.1	27.2	.200	.535	3.17	160.	204.	143.	6			

ANNEXE 6 : DONNEES BRUTES DES CENDRES DE PLANTES DE DAVOS

		SOL	CENDR O/O	SiO2 O/O	N O/O	P PPM	AL PPM	CA PPM	CD PPM	CO PPM	CR PPM	CU PPM
1	LYCOPODIUM SELAGO	SE	9.3	4.08	1.49	941.	1880.	800.	.75	10.0	90.00	6.3
2	LYCOPODIUM SELAGO	OP	5.2	1.65	2.23	981.	1000.	730.	.85	5.0	50.00	6.0
3	SESLERIA COERULEA	OP	16.2	10.60	1.33	553.	1875.	1480.	.50	25.0	118.00	4.8
4	SESLERIA COERULEA	CA	9.3	1.95	1.46	528.	800.	16500.	.50	2.5	8.25	3.3
5	POA ALPINA	SE	13.8	9.28	1.63	2180.	750.	2200.	1.00	15.0	37.50	7.7
6	POA ALPINA	OP	11.1	7.30	1.42	885.	1500.	2380.	.75	15.0	80.00	5.8
7	POA ALPINA	SI	15.7	11.60	1.61	1240.	3080.	2380.	.75	7.5	13.30	10.0
8	POA ALPINA	CA	13.8	1.80	1.47	1090.	750.	24000.	.75	2.5	8.00	8.0
9	CAREX SEMPERVIRENS	SE	6.4	4.18	1.17	770.	250.	1550.	1.30	5.0	10.00	3.3
10	CAREX SEMPERVIRENS	SI	7.4	4.85	1.34	1210.	750.	2380.	.75	2.5	4.75	5.0
11	CAREX SEMPERVIRENS	CA	7.2	1.68	1.14	543.	813.	12500.	.25	2.5	6.00	4.5
12	CAREX FIRMA	CA	16.7	2.38	1.17	644.	875.	32500.	1.30	5.0	5.25	6.8
13	JUNCUS TRIFIDUS	SE	6.0	2.48	1.33	639.	750.	1030.	.75	7.5	42.50	5.5
14	JUNCUS TRIFIDUS	OP	12.2	8.00	1.16	423.	2000.	1180.	.25	23.0	105.00	4.3
15	JUNCUS TRIFIDUS	SI	4.2	2.20	1.25	880.	1250.	1700.	.75	2.5	3.50	5.5
16	LUZULA LUTEA	SE	17.1	9.15	1.67	179.	2750.	1680.	1.00	23.0	103.00	6.8
17	LUZULA LUTEA	OP	15.8	9.35	2.10	1060.	2250.	1950.	.60	20.0	180.00	7.5
18	LUZULA LUTEA	SI	16.8	10.20	1.76	1150.	3940.	1500.	.50	10.0	11.50	13.0
19	SALIX BREVISERRATA	SE	3.2	.35	1.31	1060.	125.	3500.	1.50	5.0	5.00	5.0
20	SALIX BREVISERRATA	OP	3.5	.20	1.52	860.	125.	5800.	2.00	2.5	2.50	5.0
21	SILENE WILDENOWII	SE	19.1	7.85	3.05	3790.	1050.	7750.	1.30	13.0	85.00	8.8
22	SILENE WILDENOWII	OP	22.7	9.45	2.59	1490.	3310.	5250.	.75	30.0	225.00	10.0
23	SILENE WILDENOWII	SI	13.6	3.15	2.84	2810.	1590.	13000.	1.25	5.0	7.25	11.0
24	SILENE WILDENOWII	CA	13.3	1.55	2.64	1630.	1050.	19000.	.75	2.5	2.50	6.3
25	SILENE ACAULIS	SE	17.7	10.30	1.41	1080.	3130.	5300.	1.60	25.0	118.00	8.3
26	SILENE ACAULIS	OP	39.2	26.90	1.00	986.	6250.	3050.	1.00	58.0	380.00	10.5
27	SILENE ACAULIS	SI	15.0	8.18	1.63	2230.	3140.	14000.	1.80	7.5	6.50	8.3
28	SILENE ACAULIS	CA	22.5	1.98	1.42	1380.	875.	48000.	1.50	5.0	4.00	5.5
29	CERASTIUM LATIFOLIUM	SE	16.6	7.83	2.24	1310.	1800.	2250.	.50	23.0	97.50	10.3
30	CERASTIUM LATIFOLIUM	SE	33.0	21.70	1.95	2880.	2060.	5500.	1.00	30.0	115.00	7.7
31	CERASTIUM LATIFOLIUM	OP	16.5	7.23	2.67	1850.	2250.	2380.	.25	23.0	128.00	9.5
32	CERASTIUM LATIFOLIUM	CA	17.2	1.15	2.38	1480.	550.	38000.	1.30	2.5	2.75	8.0
33	MOEHRINGIA CILIATA	SE	12.6	5.35	2.34	1940.	663.	1730.	.50	13.0	60.00	6.3
34	MOEHRINGIA CILIATA	OP	10.1	1.75	3.14	2180.	638.	9000.	.75	10.0	27.50	5.3
35	MOEHRINGIA CILIATA	CA	11.7	1.30	2.49	1600.	500.	20000.	.75	2.5	3.00	4.0
36	MINUARTIA VERNA	SE	13.3	6.43	1.65	1410.	1125.	3500.	1.50	15.0	50.00	7.5
37	MINUARTIA VERNA	OP	32.4	20.10	1.66	1190.	4250.	5350.	.75	50.0	293.00	9.8
38	MINUARTIA VERNA	CA	27.8	4.73	1.48	1250.	2500.	50000.	1.00	7.5	6.75	5.3
39	MINUARTIA SEDOIDES	SE	15.0	9.08	1.58	835.	2810.	3630.	1.80	18.0	115.00	8.5
40	MINUARTIA SEDOIDES	OP	30.9	20.80	1.21	775.	5750.	2750.	1.30	75.0	315.00	11.8
41	MINUARTIA SEDOIDES	SI	42.1	36.20	.92	850.	6000.	5600.	1.30	7.5	18.50	18.3
42	MINUARTIA SEDOIDES	CA	24.8	18.10	1.71	694.	2750.	2580.	.50	43.0	75.00	9.3
43	HUTSCHINSIA ALPINA	SE	30.2	19.30	2.50	1050.	2300.	3630.	.75	24.0	135.00	5.3
44	HUTSCHINSIA ALPINA	OP	11.5	4.70	3.44	1830.	560.	10500.	1.10	11.0	30.00	4.1
45	HUTSCHINSIA ALPINA	CA	14.7	1.40	2.75	1900.	438.	24500.	1.30	2.5	2.00	4.3
46	BISCUTELLA LEVIGATA	SE	16.5	7.15	2.95	2000.	750.	12000.	.50	18.0	50.00	5.3
47	BISCUTELLA LEVIGATA	OP	17.5	7.40	2.45	197.	2030.	10500.	.75	23.0	115.00	5.8
48	BISCUTELLA LEVIGATA	CA	9.9	.50	2.25	1430.	375.	24000.	.75	2.5	.90	5.5
49	CARDAMINE RESEDIFOLIA	SE	19.2	10.70	2.33	1270.	2230.	2460.	2.70	27.0	70.00	5.8
50	CARDAMINE RESEDIFOLIA	SI	13.4	5.72	3.42	1415.	2070.	9350.	1.60	3.6	6.50	11.9
51	ARABIS ALPINA	OP	14.8	1.43	3.46	2380.	438.	28500.	1.00	7.5	18.00	4.3
52	SAXIFRAGA STELLARIS	SE	23.2	13.10	.96	855.	2800.	10000.	1.60	25.0	153.00	6.6
53	DRYAS OCTOPETALA	SE	7.2	2.90	1.72	765.	1080.	5600.	1.40	15.0	52.50	8.0
54	DRYAS OCTOPETALA	OP	6.3	2.00	1.78	694.	625.	9000.	.75	7.5	25.00	5.8
55	DRYAS OCTOPETALA	CA	15.5	1.05	1.50	664.	500.	38500.	1.00	2.5	4.25	5.3
56	GEUM MONTANUM	SE	7.4	2.00	1.69	956.	750.	7000.	.75	8.8	35.00	9.5
57	GEUM MONTANUM	SI	11.6	4.18	1.85	1620.	2130.	15500.	.75	7.5	5.50	15.5
58	LOTUS ALPINUS	SE	9.3	3.13	2.80	1270.	1250.	4080.	.75	13.0	47.50	9.5
59	LOTUS ALPINUS	OP	16.0	7.65	2.55	1120.	3830.	2780.	.50	28.0	230.00	9.8
60	LOTUS ALPINUS	SI	18.1	9.25	2.92	1570.	5880.	13500.	.75	10.0	21.30	15.0
61	ANTHYLLIS ALPESTRIS	SE	17.4	8.93	2.47	1520.	1550.	5350.	1.00	25.0	80.00	9.0
62	ANTHYLLIS ALPESTRIS	OP	23.7	14.50	2.22	1100.	3000.	3580.	.50	55.0	225.00	8.5
63	ANTHYLLIS ALPESTRIS	CA	17.7	1.50	2.47	1130.	938.	40000.	.75	5.0	3.25	5.5
64	VIOLA CALCARATA	SE	13.1	4.71	2.47	1480.	1180.	4210.	1.80	21.0	62.50	7.3
65	VIOLA CALCARATA	SE	7.7	1.85	2.87	1560.	600.	3680.	1.50	13.0	32.50	7.3
66	VIOLA CALCARATA	OP	14.5	5.83	2.51	1530.	2375.	3700.	.85	23.0	155.00	8.3
67	VIOLA CALCARATA	SI	8.9	2.13	2.80	2090.	750.	5900.	4.00	2.5	3.75	7.5
68	VIOLA CALCARATA	CA	9.3	.68	2.64	1750.	500.	15500.	4.50	2.5	1.50	6.3
69	EMPETRUM HERMAPHRODITUM	SE	2.4	.18	1.01	629.	163.	4200.	.50	2.5	2.75	6.0
70	EMPETRUM HERMAPHRODITUM	SI	5.5	2.85	.98	810.	1500.	4150.	.50	2.5	9.75	6.5
71	ERICA CARNEA	SE	2.9	.38	.85	538.	150.	3300.	.50	2.5	2.25	10.3
72	ERICA CARNEA	SI	4.6	1.10	1.49	735.	550.	5700.	.50	2.5	2.25	13.8
73	ERICA CARNEA	CA	4.6	.25	1.31	548.	225.	10000.	.25	2.5	.50	13.3
74	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	SE	1.9	.25	1.34	896.	188.	2380.	1.30	3.8	7.50	8.3
75	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	OP	4.5	1.75	1.69	916.	925.	2480.	1.30	13.0	55.00	8.5
76	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	SI	3.4	1.03	1.37	1190.	625.	3850.	1.50	2.5	3.25	8.0
77	GENTIANA CAMPESTRIS	SE	5.0	.94	2.44	1270.	390.	1730.	2.30	7.8	15.00	16.4
78	GENTIANA CAMPESTRIS	OP	7.1	2.27	2.69	1830.	861.	1580.	.50	11.0	60.00	10.6
79	GENTIANA CAMPESTRIS	SI	5.7	1.91	3.46	1415.	682.	3550.	1.40	6.8	4.25	14.3
80	GENTIANA CAMPESTRIS	CA	6.0	1.05	2.19	1160.	403.	8310.	.80	2.5	1.54	12.9
81	THYMUS POLYTRICHUS	SE	12.5	4.73	1.80	951.	1630.	6000.	.75	20.0	72.50	13.5
82	THYMUS POLYTRICHUS	OP	11.4	4.00	2.02	1030.	1500.	5000.	.75	15.0	80.00	13.0
83	THYMUS POLYTRICHUS	CA	7.6	.46	1.97	1250.	232.	13600.	.35	3.6	.75	12.1
84	LINARIA ALPINA	SE	10.7	3.13	1.89	1270.	747.	3820.	1.10	11.0	45.00	5.9
85	LINARIA ALPINA	OP	24.9	2.40	1.11	694.	3250.	4350.	.75	30.0	230.00	7.8
86	LINARIA ALPINA	OP	8.2	1.33	1.88	1070.	375.	9000.	.50	5.0	17.50	4.8
87	LINARIA ALPINA	SI	7.4	1.71	1.98	1415.	952.	7050.	2.90	9.5	4.25	10.5
88	SCABIOSA LUCIDA	CA	12.7	1.25	1.72	1360.	700.	24000.	.50	2.5	2.00	8.5
89	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	SE	20.8	12.90	1.99	1310.	1380.	4000.	.50	20.0	80.00	8.3
90	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	OP	21.6	12.90	1.87	1170.	2630.	2800.	.50	33.0	145.00	8.5
91	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	CA	18.0	.92	1.56	1160.	385.	36900.	1.20	3.9	2.00	4.3
92	ANTENNARIA DIOECA	SE	13.5	6.00	1.38	916.	2000.	7000.	2.00	18.0	80.50	9.3
93	ANTENNARIA DIOECA	SI	13.8	6.25	1.94	1420.	2380.	12500.	2.00	5.0	7.50	14.5
94	SOLIDAGO ALPESTRIS	SE	13.7	5.30	1.84	1230.	1430.	4050.	.75	18.0	70.00	13.8
95	SOLIDAGO ALPESTRIS	OP	9.3	1.93	2.78	1810.	675.	5200.	.75	7.5	32.50	12.5
96	SOLIDAGO ALPESTRIS	SI	10.6	5.18	2.16	1415.	1370.	8130.	.90	5.1	3.25	4.8

(voir légende annexe 1)

FE PPM	K PPM	MG PPM	MN PPM	MO PPM	NA PPM	NI PPM	TI PPM	V PPM	ZN PPM	SOL		
7500.	10300.	8630.	95.0	.125	59.	123.			43.	SE	LYCOPODIUM SELAGO	1
3150.	10000.	4000.	75.0	.200	61.	48.			38.	OP	LYCOPODIUM SELAGO	2
11300.	5630.	9000.	300.0	.275	43.	269.			38.	OP	SESLERIA COERULEA	3
1250.	4380.	6630.	275.0	1.000	58.	8.			79.	CA	SESLERIA COERULEA	4
4000.	7750.	6630.	138.0	1.000	99.	145.	13.7	4.25	93.	SE	POA ALPINA	5
12000.	6000.	4880.	215.0	.250	35.	170.	47.5	6.12	30.	OP	POA ALPINA	6
6200.	7250.	2050.	245.0	.325	81.	15.	137.5	6.90	65.	SI	POA ALPINA	7
5350.	7000.	13800.	153.0	2.750	108.	50.	18.7	8.12	55.	CA	POA ALPINA	8
1300.	5250.	1780.	625.0	.125	46.	45.	7.5	1.20	45.	SE	CAREX SEMPERVIRENS	9
2500.	6750.	1160.	700.0	.125	55.	18.	50.0	2.00	84.	SI	CAREX SEMPERVIRENS	10
1325.	4125.	5000.	925.0	2.500	43.	15.	15.0	8.37	55.	CA	CAREX SEMPERVIRENS	11
1900.	5130.	18300.	27.5	2.495	74.	36.			68.	CA	CAREX FIRMA	12
3250.	7750.	5630.	73.0	.125	52.	125.	30.0	2.37	38.	SE	JUNCUS TRIFIDUS	13
11000.	2380.	3630.	238.0	.250	31.	175.			28.	OP	JUNCUS TRIFIDUS	14
1850.	4630.	1030.	78.0	.125	66.	13.			60.	SI	JUNCUS TRIFIDUS	15
11500.	12100.	15400.	425.0	.250	190.	288.			43.	SE	LUZULA LUTEA	16
11500.	10800.	9380.	218.0	.450	40.	213.			85.	OP	LUZULA LUTEA	17
8100.	30000.	2630.	575.0	.175	290.	108.	312.5	6.37	95.	SI	LUZULA LUTEA	18
475.	3500.	5880.	65.0	.125	49.	63.			120.	SE	SALIX BREVISERRATA	19
325.	4130.	2980.	38.0	.125	59.	45.			175.	OP	SALIX BREVISERRATA	20
3800.	23800.	15500.	175.0	.500	76.	183.			45.	SE	SILENE WILDENOWII	21
14500.	20600.	28400.	300.0	.367	54.	388.			40.	OP	SILENE WILDENOWII	22
4350.	24400.	5380.	325.0	.450	255.	61.			50.	SI	SILENE WILDENOWII	23
1600.	26900.	9000.	78.0	2.500	93.	53.			48.	CA	SILENE WILDENOWII	24
16300.	4500.	10400.	325.0	.375	47.	300.			88.	SE	SILENE ACAULIS	25
33800.	7500.	16000.	550.0	.367	40.	681.			50.	OP	SILENE ACAULIS	26
4900.	9250.	3050.	525.0	.450	88.	18.			113.	SI	SILENE ACAULIS	27
1650.	10800.	25500.	80.0	.450	68.	76.			73.	CA	SILENE ACAULIS	28
8000.	13800.	20300.	500.0	.250	99.	313.			55.	SE	CERASTIUM LATIFOLIUM	29
9250.	13600.	20400.	525.0	.750	40.	375.			250.	SE	CERASTIUM LATIFOLIUM	30
11000.	15200.	19400.	350.0	.425	53.	325.			45.	OP	CERASTIUM LATIFOLIUM	31
950.	19500.	21300.	350.0	.850	110.	80.			85.	CA	CERASTIUM LATIFOLIUM	32
5200.	11500.	17900.	143.0	.125	34.	275.			35.	SE	MOEHRINGIA CILIATA	33
2450.	19000.	8630.	100.0	.275	66.	103.			43.	OP	MOEHRINGIA CILIATA	34
1125.	13400.	1680.	80.0	.650	35.	45.			48.	CA	MOEHRINGIA CILIATA	35
3850.	11400.	15600.	145.0	.125	58.	145.			21.	SE	MINUARTIA VERNA	36
22500.	8130.	21800.	500.0	.625	36.	588.			40.	OP	MINUARTIA VERNA	37
4400.	9750.	27300.	500.0	5.000	86.	99.			40.	CA	MINUARTIA VERNA	38
15000.	2750.	9300.	218.0	.625	46.	319.			98.	SE	MINUARTIA SEDOIDES	39
33800.	2380.	11900.	750.0	.550	36.	606.			85.	OP	MINUARTIA SEDOIDES	40
10000.	2130.	3830.	350.0	1.125	98.	155.			93.	SI	MINUARTIA SEDOIDES	41
1597.	2500.	8940.	425.0	.450	38.	488.			65.	CA	MINUARTIA SEDOIDES	42
12250.	11000.	19300.	188.0	.500	136.	375.			40.	SE	HUTSCHINSIA ALPINA	43
2750.	14900.	8400.	75.0	.485	52.	129.			38.	OP	HUTSCHINSIA ALPINA	44
1000.	15100.	12500.	98.0	.600	56.	45.			58.	CA	HUTSCHINSIA ALPINA	45
4500.	14800.	10300.	155.0	.500	75.	180.			35.	SE	BISCUTELLA LEVIGATA	46
9750.	13800.	14100.	198.0	.500	31.	238.			25.	OP	BISCUTELLA LEVIGATA	47
375.	12000.	6250.	80.0	5.000	35.	30.			43.	CA	BISCUTELLA LEVIGATA	48
11800.	16300.	9230.	242.0	.192	69.	185.			131.	SE	CARDAMINE RESEDIFOLIA	49
4890.	19100.	3420.	227.0	.324	112.	76.			360.	SI	CARDAMINE RESEDIFOLIA	50
1850.	17500.	9130.	48.0	.550	50.	55.			23.	OP	ARABIS ALPINA	51
11300.	10600.	15600.	300.0	.156	55.	303.			94.	SE	SAXIFRAGA STELLARIS	52
6250.	2000.	6630.	168.0	.625	38.	238.	27.5	5.75	80.	SE	DRYAS OCTOPETALA	53
2550.	2130.	6250.	105.0	.200	26.	203.			70.	OP	DRYAS OCTOPETALA	54
838.	1500.	14900.	105.0	2.000	59.	13.	12.5	6.25	123.	CA	DRYAS OCTOPETALA	55
3200.	6750.	12000.	100.0	.125	53.	128.	31.2	3.25	100.	SE	GEUM MONTANUM	56
6900.	7380.	5750.	275.0	.275	121.	45.	100.0	11.37	188.	SI	GEUM MONTANUM	57
6000.	7750.	11500.	125.0	1.125	66.	218.			35.	SE	LOTUS ALPINUS	58
18000.	8500.	13600.	300.0	.625	123.	356.			38.	OP	LOTUS ALPINUS	59
7900.	12400.	5310.	143.0	.325	200.	83.			55.	SI	LOTUS ALPINUS	60
6750.	7880.	21300.	475.0	.500	75.	288.	33.7	5.62	43.	SE	ANTHYLLIS ALPESTRIS	61
14000.	8380.	17300.	775.0	.500	36.	436.	55.0	12.25	53.	OP	ANTHYLLIS ALPESTRIS	62
1550.	5130.	17800.	275.0	6.750	90.	38.	15.0	8.00	35.	CA	ANTHYLLIS ALPESTRIS	63
5880.	18000.	14000.	188.0	.735	141.	397.			47.	SE	VIOLA CALCARATA	64
2250.	12600.	9500.	115.0	.250	86.	210.			60.	SE	VIOLA CALCARATA	65
11000.	12800.	16000.	220.0	.375	53.	363.			78.	OP	VIOLA CALCARATA	66
1500.	18100.	3550.	125.0	.300	73.	23.			88.	SI	VIOLA CALCARATA	67
575.	16500.	8380.	70.0	1.375	59.	23.			90.	CA	VIOLA CALCARATA	68
350.	2880.	1430.	475.0	.125	41.	28.			40.	SE	EMPETRUM HERMAPHRODITUM	69
2800.	4130.	1340.	300.0	.125	68.	13.			38.	SI	EMPETRUM HERMAPHRODITUM	70
375.	4130.	3350.	185.0	.200	41.	25.			43.	SE	ERICA CARNEA	71
925.	5750.	3330.	800.0	.125	59.	23.			48.	SI	ERICA CARNEA	72
1597.	5000.	4500.	68.0	5.000	45.	19.			43.	CA	ERICA CARNEA	73
425.	2880.	1630.	575.0	.125	54.	49.	6.2	1.41	43.	SE	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	74
4400.	3380.	3100.	575.0	.125	38.	110.			43.	OP	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	75
925.	3630.	1480.	575.0	.125	31.	15.	33.7	1.47	70.	SI	VACCINIUM GAULTHERIOIDES	76
2030.	10500.	6050.	47.0	.391	117.	66.			86.	SE	GENTIANA CAMPESTRIS	77
4000.	11100.	9300.	91.0	.125	53.	123.			60.	OP	GENTIANA CAMPESTRIS	78
1230.	12600.	2590.	102.0	.477	150.	21.			102.	SI	GENTIANA CAMPESTRIS	79
1597.	10500.	34300.	81.0	1.050	222.	49.			73.	CA	GENTIANA CAMPESTRIS	80
7250.	11000.	15100.	185.0	.250	59.	350.			40.	SE	THYMUS POLYTRICHUS	81
12500.	13400.	11900.	155.0	.425	45.	281.			53.	OP	THYMUS POLYTRICHUS	82
1597.	12300.	6960.	93.0	.893	75.	29.			139.	CA	THYMUS POLYTRICHUS	83
4210.	14800.	15400.	94.0	.375	67.	168.	33.6	2.96	46.	SE	LINARIA ALPINA	84
14500.	8500.	23300.	300.0	.375	31.	375.			38.	OP	LINARIA ALPINA	85
1600.	14500.	7000.	88.0	.350	56.	61.			25.	OP	LINARIA ALPINA	86
1240.	16700.	2760.	143.0	.476	190.	10.	28.6	2.67	67.	SI	LINARIA ALPINA	87
1050.	12900.	12600.	128.0	4.750	70.	31.			45.	CA	SCABIOSA LUCIDA	88
7000.	10600.	18600.	170.0	.500	44.	281.			35.	SE	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	89
13800.	11100.	16100.	300.0	.500	43.	338.			38.	OP	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	90
615.	11000.	19800.	108.0	3.846	135.	115.			50.	CA	CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	91
9600.	11500.	10000.	213.0	.125	96.	263.			108.	SE	ANTENNARIA DIOECA	92
5300.	14000.	2950.	325.0	.200	114.	93.			200.	SI	ANTENNARIA DIOECA	93
7250.	14800.	12300.	183.0	.375	108.	196.			60.	SE	SOLIDAGO ALPESTRIS	94
3300.	17300.	11800.	73.0	.250	56.	145.			55.	OP	SOLIDAGO ALPESTRIS	95
2700.	12500.	2440.	110.0	.300	87.	8.			38.	SI	SOLIDAGO ALPESTRIS	96

ANNEXE 7 : LISTE FLORISTIQUE DES PLANTES VASCULAIRES ALPINES DE DAVOS

SE	serpentine pure	X	espèce présente
SI	silicates et carbonates décalcifiés	I	espèce rare, limitée à peu de lieux, ou seulement rencontrée en dehors des relevés (pour la serpentine, présente moins de 2 fois dans les relevés).
CA	carbonates, surtout dolomite dans la région		
SH	calcschistes ou roches silicatées influencées par des bases, d extension restreinte, donc à stations peu diversifiées (par exemple quasi pas de combes à neige ni promontoires exposés, aucun lieux marécageux etc.). Les calcschistes livrent souvent des sols décalcifiés en surface.		(élaboration de la liste voir p. 61)

	SE	SI	CA	SH			SE	SI	CA	SH	
1	X		X	I	ACHILLEA ATRATA	72		X	X	I	CARLINA SIMPLEX
2		X		I	ACHILLEA MILLEFOLIUM	73			I	I	CENTAUREA ALPESTRIS
3		I			ACHILLEA MOSCHATA	74		I			CERASTIUM ALPINUM
4		I			ACHILLEA NANA	75	I	I	I	X	CERASTIUM FONTANUM
5			X	X	ACONITUM COMPACTUM	76	X		X		CERASTIUM LATIFOLIUM
6	X	X	X	X	AGROSTIS ALPINA	77		I			CERASTIUM PEDUNCULATUM
7			I		AGROSTIS GIGANTEA	78		I		X	CERASTIUM STRICTUM
8	X	X		X	AGROSTIS RUPESTRIS	79	X	X			CERASTIUM TRIGYNUM
9	I	X		X	AGROSTIS SCHRADERIANA	80		X			CERASTIUM UNIFLORUM
10	I	X		X	AGROSTIS TENUIS	81			X		CHAMORCHIS ALPINA
11			X	X	ALCHEMILLA CONJUNCTA	82				I	CHAEROPHYLLUM VILLARSII
12		X		I	ALCHEMILLA DECUMBENS	83			X	I	CHRYSANTHEMUM ADUSTUM
13		I	I		ALCHEMILLA EXIGUA	84	I	X		X	CHRYSANTHEMUM ALPINUM
14		X	I		ALCHEMILLA FISSA	85			X		CHRYSANTHEMUM HALLERI
15				I	ALCHEMILLA FLABELLATA	86			X	I	CIRSIIUM ACAULE
16		I		I	ALCHEMILLA MONTICOLA	87		X	X	X	CIRSIIUM SPINOSISSIMUM
17			X	X	ALCHEMILLA NITIDA	88		X	I		COELOGLOSSUM VIRIDE
18				I	ALCHEMILLA UNDULATA	89			I		CREPIS ALPESTRIS
19		I	I		ALLIUM SCHOENOPRASUM	90		X	X	X	CREPIS AUREA
20		I			ANDROSACE ALPINA	91			X		CREPIS JACQUINII
21			X	X	ANDROSACE CHAMAEJASME	92			X		CREPIS TERGLOUENSIS
22		X	I	X	ANDROSACE OBTUSIFOLIA	93		X	X	I	CROCUS ALBIFLORUS
23	X		X	X	ANTENNARIA CARPATICA	94		I	I	I	CYSTOPTERIS FRAGILIS
24	X	X	I	I	ANTENNARIA DIOECA	95	X	X	X	I	DAPHNE STRIATA
25	X	X		X	ANTHOXANTHUM ALPINUM	96			X	X	DESCHAMPSIA CAESPITOSA
26	X		X	X	ANTHYLLIS ALPESTRIS	97	X	X			DESCHAMPSIA FLEXUOSA
27	X		X	I	ARABIS ALPINA	98				I	DIANTHUS GLACIALIS
28			X	I	ARABIS COERULEA	99		X	I		DORONICUM CLUSII
29			X	I	ARABIS CORYMBIFLORA	100		X	X		DORONICUM GRANDIFLORUM
30		I	I	I	ARABIS JACQUINII	101			X		DRABA AIZOIDES
31			X		ARABIS PUMILA	102			X	I	DRABA CARINTHIACA
32		I	I		ARCTOSTAPHYLOS ALPINA	103			X		DRABA DUBIA
33		I			ARCTOSTAPHYLOS UVA-URSI	104	I	I	X		DRABA FLADNIZENSIS
34	X	X			ARENARIA BIFLORA	105			X		DRABA TOMENTOSA S.L.
35		I			ARENARIA MARSCHLINII	106	X	I	X	I	DRYAS OCTOPETALA
36		X			ARNICA MONTANA	107			I	X	ELLYN MYOSUROIDES
37	X	I			ASPLENIUM VIRIDE	108	X	X			EMPETRUM HERMAPHRODITUM
38		I	X	X	ASTER ALPINUS	109			I		EPILOBIUM ALPINUM
39			X	I	ASTRAGALUS ALPINUS	110			I		EPILOBIUM ALPINIFOLIUM
40			X	I	ASTRAGALUS FRIGIDUS	111			I	X	EPILOBIUM NUTANS
41	X	X	X	I	BARTSIA ALPINA	112	X	I	X		ERICA CARNEA
42	X	I	X	X	BELLIDIASTRUM MICHELII	113			I	I	ERIGERON ALPINUS
43	X	I	X	I	BISCUTELLA LEVIGATA	114	I	I	X		ERIGERON UNIFLORUS
44		I	X	X	BOTRYCHIUM LUNARIA	115			X		ERIOPHORUM ANGUSTIFOLIUM
45			X	X	BRIZA MEDIA	116			X		ERIOPHORUM SCHEUCHZERI
46		X			CALLUNA VULGARIS	117			I	I	EUPHORBIA CYPARISSIAS
47	X	X		I	CAMPANULA BARBATA	118	X	X	I	X	EUPHRASIA MINIMA
48	X		X		CAMPANULA COCHLEARIFOLIA	119			X	I	EUPHRASIA SALISBURGENSIS
49	X	X	X	X	CAMPANULA SCHEUCHZERI	120	I		I		FESTUCA ALPINA
50		X	I		CARDAMINE ALPINA	121	I	X		X	FESTUCA HALLERI
51		I		I	CARDAMINE AMARA	122	I	I	I		FESTUCA INTERCEDENS
52	X	X		X	CARDAMINE RESEDIFOLIA	123			I	I	FESTUCA PULCHELLA
53		X			CARDUUS CARLINAEFOLIUS	124	X		X	X	FESTUCA PUMILA
54	X		X	I	CARDUUS DEFLORATUS	125	I	X	I	I	FESTUCA RUBRA
55		I			CAREX ATRATA	126			I	X	FESTUCA RUPICAPRINA
56	I	I	X		CAREX CAPILLARIS	127	X	X	X	X	FESTUCA VIOLACEA
57	X	X			CAREX CURVULA	128			I		GAGEA FISTULOSA
58	X	I	I		CAREX ERICETORUM	129	I	X	X	X	GALIUM ANISOPHYLLUM
59	X		X	I	CAREX FERRUGINEA	130			I	X	GENTIANA BAVARICA
60	X		X		CAREX FIRMA	131				X	GENTIANA BRACHYPHYLLA
61		I			CAREX FOETIDA	132	X	X	X	X	GENTIANA CAMPESTRIS
62		I			CAREX FRIGIDA	133				X	GENTIANA CLUSII
63		X			CAREX FUSCA	134	X	X		X	GENTIANA KOCHIANA
64		X			CAREX LACHENALII	135			X	X	GENTIANA NIVALIS
65			X		CAREX MUCRONATA	136			X	I	GENTIANA ORBICULARIS
66	X		X	I	CAREX ORNITHOPODA	137		X		I	GENTIANA PUNCTATA
67	X		X		CAREX ORNITHOPODIODES	138	I		I	I	GENTIANA TENELLA
68		I			CAREX PALLESCENS	139	X		X	X	GENTIANA VERNALIS
69	X	X	X	I	CAREX PARVIFLORA	140			I	I	GERANIUM SILVATICUM
70			X		CAREX RUPESTRIS	141	X	X	I	X	GEUM MONTANUM
71	X	X	X	X	CAREX SEMPERVIRENS	142			I		GEUM REPTANS

SE SI CA SH					SE SI CA SH				
143			X	GLOBULARIA	CORDIFOLIA	236	X	X	POLYGONUM VIVIPARUM
144			X	I	GLOBULARIA	NUDICAULIS	237	X	POTENTILLA AUREA
145	X	X	I		GNAPHALIUM	HOPPEANUM	238		POTENTILLA CRANTZII
146	X		I		GNAPHALIUM	NORVEGICUM	239	X	POTENTILLA DUBIA
147			I		GNAPHALIUM	SILVATICUM	240	X	POTENTILLA ERECTA
148	X	X	X		GNAPHALIUM	SUPINUM	241	I	POTENTILLA GRANDIFLORA
149			X		GYMNADENIA	ODORATISSIMA	242		PRIMULA AURICULA
150			I	I	GYPSOPHILA	REPENS	243	X	PRIMULA ELATIOR
151			I		HEDYSARUM	OBSCURUM	244	X	PRIMULA FARINOSA
152			X		HELIANTHEMUM	ALPESTRE	245	I	PRIMULA HIRSUTA
153	X	X	I		HELIANTHEMUM	GRANDIFLORUM	246	X	PRIMULA INTEGRIFOLIA
154	X	X	X		HELICTOTRICHON	VERSICOLOR	247	I	PRIMULA LATIFOLIA
155	X	X	I		HIERACIUM	ALPINUM	248	X	PULSATILLA SULPHUREA
156	I				HIERACIUM	AURICULA	249	X	PULSATILLA VERNALIS
157		X			HIERACIUM	BIFIDUM	250	I	PYROLA MINOR
158	I		I		HIERACIUM	GLACIALE	251	I	RANUNCULUS ACER
159	X				HIERACIUM	GLANDULIFERUM	252		RANUNCULUS ALPESTRIS
160	X	X	X		HIERACIUM	HOPPEANUM	253	X	RANUNCULUS GLACIALIS
161	I	I			HIERACIUM	INTYBACEUM	254	X	RANUNCULUS GRENIERIANUS
162	I				HIERACIUM	MURORUM	255	X	RANUNCULUS MONTANUS
163	I	X			HIERACIUM	VILLOSUM	256	I	RANUNCULUS PYRENAEUS
164		X	I		HIPPOCREPIS	COMOSA	257		RHAMNUS PUMILA
165	X	X	X		HOMOZYNE	ALPINA	258	I	RHINANTHUS ANGUSTIFOLIUS
166	X		X		HUTCHINSONIA	ALPINA	259	X	RHODODENDRON FERRUGINEUM
167	I				HYPERICUM	MACULATUM	260	I	RHODODENDRON HIRSUTUM
168	X	X			HYPOCHOERIS	UNIFLORA	261	I	RUMEX ARIFOLIUS
169	X	X	X		JUNCUS	JACQUINII	262	X	RUMEX NIVALIS
170	X	X			JUNCUS	TRIFIDUS	263	X	SAGINA LINNAEI
171	X				JUNCUS	TRIGLUMIS	264	X	SALIX BREVISERRATA
172	I	I			JUNIPERUS	NANA	265	I	SALIX HASTATA
173		X			KERNERIA	SAXATILIS	266	X	SALIX HERBACEA
174	I		I		KNAUTIA	SILVATICA	267	I	SALIX RETICULATA
175	X	I			LARIX	DECIDUA	268	X	SALIX RETUSA S.L.
176	I				LASERPITUM	HALLERI	269	I	SALIX SERPYLLIFOLIA
177	I		I		LEONTODON	AUTUMNALIS	270	I	SAXIFRAGA AIZOIDES
178	X	X	X		LEONTODON	HELVETICUS	271	I	SAXIFRAGA AIZOON
179	X	X	X		LEONTODON	HISPIDUS	272	X	SAXIFRAGA ANDROSACEA
180	X		X		LEONTODON	HYOSEROIDES	273		SAXIFRAGA APHYLLA
181		X			LEONTODON	INCANUS	274	I	SAXIFRAGA BRYOIDES
182	X	X			LEONTODON	MONTANUS	275	X	SAXIFRAGA CAESIA
183		X	I		LEONTOPODIUM	ALPINUM	276	I	SAXIFRAGA EXARATA
184	X	I			LEUCORCHIS	ALBIDA	277	I	SAXIFRAGA MOSCHATA
185	X	X	X		LIGUSTICUM	MUTELLINA	278	I	SAXIFRAGA MUSCROIDES
186	X	X	I		LIGUSTICUM	MUTELLINOIDES	279	I	SAXIFRAGA OPPOSITIFOLIA
187	X	X	I		LINARIA	ALPINA	280	I	SAXIFRAGA SEGUIERI
188	I		X		LLOYDIA	SEROTINA	281	X	SAXIFRAGA STELLARIS
189	X	X			LOISELEURIA	PROCUMBENS	282	I	SCABIOSA LUCIDA
190	X	X	X		LOTUS	ALPINUS	283	I	SEDUM ALPESTRE
191	X	X	X		LUZULA	LUTEA	284	I	SEDUM ATRATUM
192	I	X	I		LUZULA	MULTIFLORA	285	X	SELAGINELLA SELAGINOIDES
193	I				LUZULA	SIEBERI	286	I	SEMPERVIVUM ALPINUM
194	X	X	I		LUZULA	SPADICEA	287	X	SEMPERVIVUM MONTANUM
195	I	X	X		LUZULA	SPICATA	288	I	SENECIO CARNIOLICUS
196	I				LUZULA	SUDETICA	289	X	SENECIO DORONICUM
197	X				LYCOPODIUM	ALPINUM	290	X	SESLERIA COERULEA
198	X	X			LYCOPODIUM	SELAGO	291	I	SESLERIA DISTICHA
199			I		MINUARTIA	BIFLORA	292	X	SIBBALDIA PROCUMBENS
200	I				MINUARTIA	RECURVA	293	X	SILENE ACAULIS
201		I			MINUARTIA	RUPESTRIS	294	X	SILENE EXSCAPA
202	X	X	X	I	MINUARTIA	SEDROIDES	295	X	SILENE RUPESTRIS
203	X	I	X	I	MINUARTIA	VERNA	296	X	SILENE VULGARIS
204	X		X		MOEHRINGIA	CILIATA	297	X	SILENE WILLDENOWII
205	X				MOLINIA	COERULEA	298	X	SOLDANELLA ALPINA
206	X	X	X		MYOSOTIS	ALPESTRIS	299	X	SOLDANELLA PUSILLA
207	I	X	X		NARDUS	STRICTA	300	X	SOLIDAGO ALPESTRIS
208	X	X	X		NIGRITELLA	NIGRA	301	X	TARAXACUM ALPINUM
209	I				OXYRIA	DIGYNA	302	X	THESIUM ALPINUM
210			I		OXYTROPIS	CAMPESTRIS	303	X	THYMUS POLYTRICHUS
211			I		OXYTROPIS	JACQUINII	304		TOFIELDIA CALYCVLATA
212		X	I		PARNASSIA	PALUSTRIS	305	X	TRICHOPOPHORUM CAESPITOSUM
213	X				PEDICULARIS	TUBEROSA	306	X	TRIFOLIUM ALPINUM
214	I	X	X		PEDICULARIS	VERTICILLATA	307		TRIFOLIUM BADIUM
215		X			PETASITES	PARADOXUS	308	I	TRIFOLIUM NIVALE + PRATENSE
216	X	X	X		PHLEUM	ALPINUM	309	I	TRIFOLIUM PALLESCENS
217		X			PHLEUM	HIRSUTUM	310		TRIFOLIUM THALII
218	I	X			PHYTEUMA	BETONICIFOLIUM	311	I	TRISETUM DISTICHOPHYLLUM
219	X				PHYTEUMA	GLOBULARIIFOLIUM	312	I	TROLLIUS EUROPAEUS
220	X	X			PHYTEUMA	HEMISPHERICUM	313		TUSSILAGO FARFARA
221		X	X		PHYTEUMA	ORBICULARE	314	I	URTICA DIOECA
222	I				PICEA	EXCELSA	315	X	VACCINIUM GAULTHERIOIDES
223	I	I	X		PINGUICULA	ALPINA	316	X	VACCINIUM MYRTILLUS
224	X				PINUS	MONTANA	317	X	VACCINIUM VITIS-IDAEA
225	X	X	X		PLANTAGO	ALPINA	318		VALERIANA SUPINA
226	I	X	X		PLANTAGO	ATRATA	319	I	VALERIANA MONTANA
227	X	X	X		POA	ALPINA	320	X	VERONICA ALPINA
228			I		POA	HYBRIDA	321	I	VERONICA APHYLLA
229	I				POA	LAXA	322	X	VERONICA BELLIDIOIDES
230	X				POA	MINOR	323	I	VERONICA FRUTICANS
231		X			POA	SUPINA	324	I	VERONICA TENELLA
232	I				POA	VIOLACEA	325	I	VIOLA BIFLORA
233	X	I	X	I	POLYGALA	ALPESTRIS	326	X	VIOLA CALCARATA
234	X	X	X		POLYGALA	CHAMAEBUXUS	327	I	VIOLA PALUSTRIS
235		I	I		POLYSTICHUM	LONCHITIS			

