

Écologie, biologie et conservation des populations de *Drepanocladus turgescens* de Vanoise

Master 2 Gestion de la Biodiversité 2018

Nils AMBEC

-nils.ambec@gmail.com-

Sous la responsabilité de

Thierry DELAHAYE

Vincent HUGONNOT

Tuteur

André PORNON

Rapporteur

Monique BURRUS





CAHIER DES CHARGES DE LA MISSION PROFESSIONNELLE 2018

Ce cahier des charges est àagrafer impérativement à la convention de stage et doit être mentionné dans la convention comme une annexe.

Nom / prénom du stagiaire : Nils Ambec
Mel / N° portable : nils.ambec@univ-tlse3.fr // 07-69-74-35-89

Intitulé du stage : Écologie et fonctionnement des populations d'une bryophyte rare et menacée en Vanoise : *Drepanocladus turgescens*

Structure d'accueil / adresse : Parc national de la Vanoise – 135 rue du docteur Julliard – 73000 Chambéry

Nom du maître de stage / qualité : Thierry Delahaye – chargé de mission flore et végétation

Coordonnées du maître de stage (mel / tél.) : thierry.delahaye@vanoise-parcnational.fr – 04 79 62 50 06

Dates de début et de fin (le stage doit durer 6 mois plein temps) : 12 mars 2015 – 14 septembre 2018

Problématique et objectifs du stage : Le Parc national de la Vanoise a une très forte responsabilité pour la conservation d'espèces rares de bryophytes, en particulier des relictés glaciaires. C'est le cas notamment de la mousse pleurocarpe *Drepanocladus turgescens*, dont toutes les populations connues en France sont localisées en Vanoise. La biologie et l'écologie de cette mousse sont mal connues, de même que ses capacités d'adaptation face aux modifications de ses habitats en particulier en lien avec le réchauffement climatique. Le stage a pour objectif de comprendre le fonctionnement des populations connues en Vanoise pour proposer des mesures de conservation adaptées.

Missions précises :

- Effectuer une synthèse bibliographique sur la biologie, l'écologie, la distribution, la conservation, la gestion... de *Drepanocladus turgescens*.
- Recenser et étudier les échantillons conservés dans les herbiers institutionnels, voire privés.
- Décrire la végétation, en incluant la strate bryophytique, des populations de Vanoise.
- Recenser et analyser les descripteurs physico-chimiques et les usages de ces stations.
- Étudier les modes de reproduction et de multiplication végétative.
- Rechercher et étudier les macro-restes présents dans la tourbe sous les populations vivantes.
- Analyser l'ensemble des données collectées pour proposer des mesures conservatoires.
- Présenter les propositions de conservation aux usagers et gestionnaires des sites.

Calendrier du déroulement du stage :

- mi-mars à mai : synthèse bibliographique, étude des herbiers, préparation des protocoles et structuration du recueil des données, organisation de la campagne de terrain ;
- juin-juillet : relevés des données sur le terrain ;
- août à mi-septembre : analyse des données, synthèse des résultats, propositions d'actions et restitutions.

Rendus à la structure :

- données naturalistes structurées dans les bases de données et SIG du Parc national de la Vanoise ;
- rapport technique ;
- documents (photos, dessins, graphiques) facilitant la communication et valorisation des résultats.

Compétences requises :

- bonnes capacités organisationnelles ;
- aptitude aux déplacements en montagne ;
- fort intérêt pour le travail naturaliste sur le terrain et au laboratoire ;
- bonnes connaissances des outils d'analyse et de structuration de données.

Conditions de travail particulières : Terrain en altitude

Évaluation des risques : la réalisation de l'étude de populations de *Drepanocladus turgescens* nécessitera des déplacements en montagne, le plus souvent sur sentiers. Le stagiaire devra fournir un certificat médical attestant de sa capacité aux déplacements en terrain accidenté. Les sites seront visités avec le maître de stage. Le stagiaire sera équipé, comme les agents de terrain du Parc national de la Vanoise d'une radio VHF, d'une trousse de soins et soumis aux mêmes règles de sécurité (informations sur les déplacements, appels de fin de mission).

Les sorties terrain seront systématiquement précédées d'une consultation météo et se feront dans le respect des consignes de sécurité (http://www.sports.gouv.fr/IMG/pdf/fiche_prevention_vtt_randonnee.pdf <http://www.preventionete.sports.gouv.fr/Memento-prevention>) Des déplacements seront à prévoir, notamment en début septembre 2018 pour la soutenance du master à l'UPS Toulouse. Ils feront l'objet d'ordres de missions au près de la structure

Conditions matérielles : mise à disposition d'un véhicule administratif selon disponibilité pour les déplacements sur le terrain, poste informatique fourni.

Avantages nature : Les déplacements, avec un véhicule personnel, autorisés par la directrice du Parc, sont indemnisés suite à la production d'un état de frais de déplacement visé par le responsable du stage. Possibilité d'hébergements lors des déplacements de plusieurs jours, en fonction de la disponibilité des locaux du Parc.

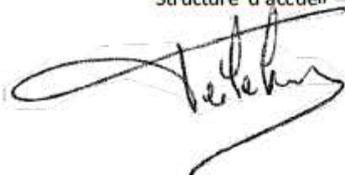
Confidentialité du rapport et de la soutenance : ~~oui~~ NON (rayer la mention inutile)

Signatures :

Étudiant



Structure d'accueil



Remerciements

Ce stage de 6 mois a été une expérience très enrichissante au sein d'une structure accueillante et dynamique.

Je tiens à remercier en premier lieu mes deux maîtres de stage : Thierry Delahaye et Vincent Hugonnot. Je les remercie pour leur disponibilité, leur patience et leur implication dans mon travail où leurs conseils avisés et leurs points de vue ont permis d'apporter une objectivité à cette étude. J'ai aussi pu, grâce à eux, progresser en bryologie et en écologie des zones humides. Sans leur association sur ce projet, le stage n'aurait pas pu avoir lieu.

Je remercie tous nos partenaires pour le partage des données actuelles et d'herbiers. Les institutions nous ayant fourni des spécimens d'herbiers anciens pour leur confiance et disponibilité, à savoir les herbiers du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et du Jardin Botanique de Genève.

Les Conservatoires Botanique Nationaux (CBN) de Franche-Comté et des Alpes pour leur partage de données, d'échantillons et les échanges enrichissants sur le sujet, plus particulièrement Mr Thomas Legland, Mr Gilles Bailly et Mr Jean-Claude Vadam, pour leur partage d'informations et d'échantillons.

Je remercie chaleureusement Mr Heribert Koeckinger, bryologue autrichien, pour nos nombreux échanges ayant permis de discuter des habitats, et leur régression, ainsi que de mettre à jour de façon précise les données connues de *Drepanocladus turgescens* en Autriche.

Je remercie finalement les bryologues d'hier et d'aujourd'hui ayant travaillé sur cette espèce et ses habitats, pour leur apport conséquent sur cet organisme qui reste, malgré tout, encore assez énigmatique quant à sa sexualité.

Je remercie l'université Savoie Mont-Blanc, et plus particulièrement Mr Étienne Dambrine, pour son partage de matériel de carottage et de tri des macro-restes.

Je remercie Mme Chloé Tardivet pour son petit reportage sur mon travail, j'ai pris beaucoup de plaisir à communiquer et tenter de rendre attractif ce sujet avec Thierry et elle.

Enfin, je remercie Mme Laure Civeyrel et Mr André Pornon pour leurs conseils, si justes, et leur disponibilité pour m'aider dans la rédaction de ce document.

Je tiens ensuite à remercier de façon moins professionnelle tous les gens qui m'ont côtoyé durant ce stage.

Toute l'équipe du Parc National de la Vanoise pour sa bonne humeur et gentillesse, Karim pour sa jovialité de tous les jours, Florine et Vincent pour m'avoir si aimablement hébergé durant une semaine dans leur magnifique village, Thierry (encore!) pour ce merveilleux week-end dans le Jura avec Vincent. Je remercie aussi mes amis Martin, William et Cyrille pour les nombreuses balades (naturalistes) dans la région ! Et ma famille, pour leur soutien malgré la distance.

Finalement, je remercie Caroline, tout simplement d'être elle-même tous les jours.

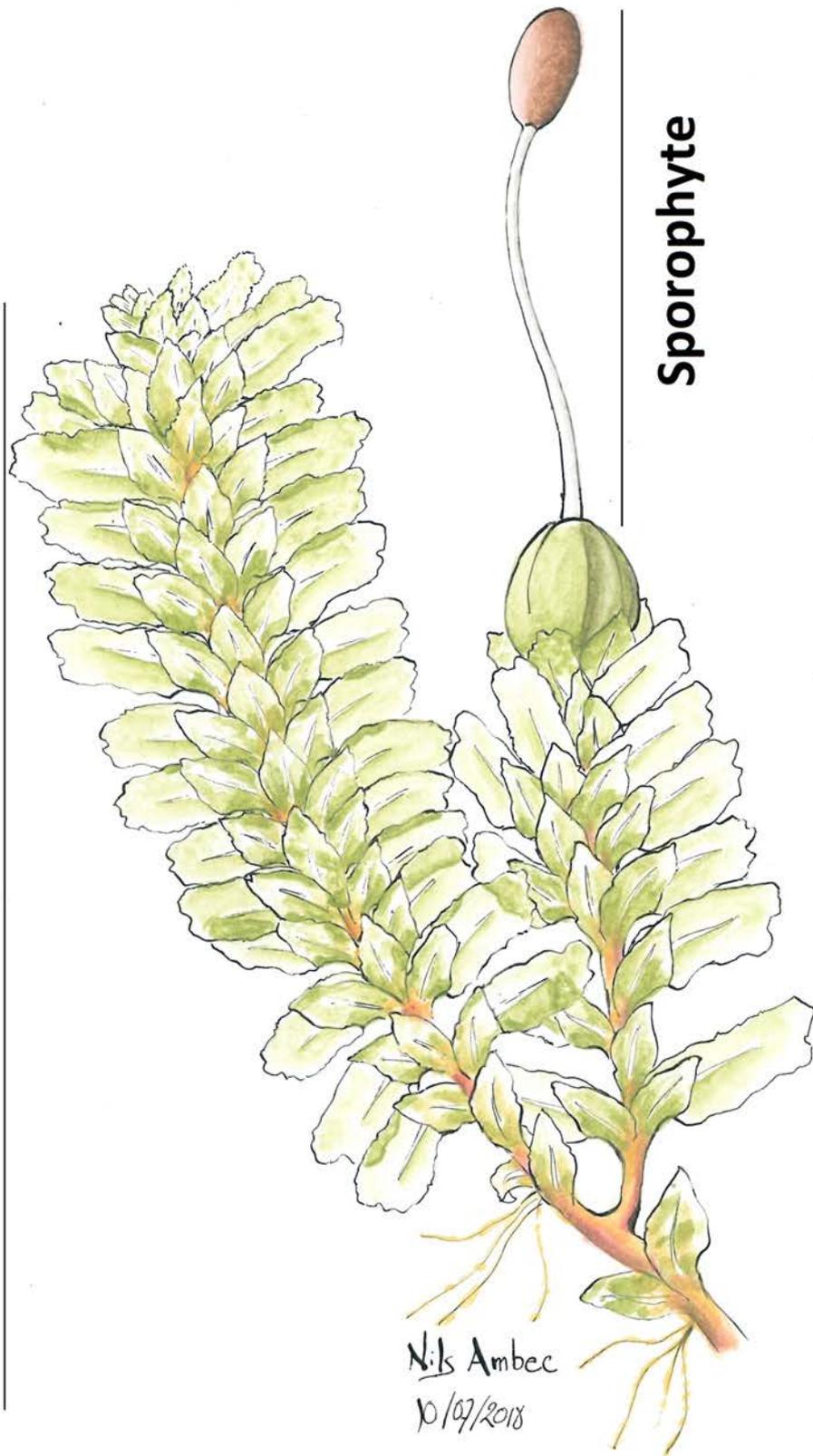
Table des matières

I. <u>Introduction</u>	1
II. <u>Matériels et méthodes</u>	5
1. Exploitation de la bibliographie	5
2. Étude de spécimens d'herbiers	5
3. Phase de terrain	7
a. Détection et délimitation des populations.....	7
b. Relevés par unité.....	7
c. Prélèvements des macro-restes.....	9
d. Prélèvements d'eau.....	11
4. Phase de laboratoire	11
a. Sexualité, ramifications et robustesse.....	11
b. Macro-restes.....	13
III. <u>Résultats</u>	15
1. Répartition et régression apparente dans le Jura français	15
2. Écologie	17
a. Habitat.....	17
b. Physico-chimie de l'eau.....	17
c. Cortège.....	19
d. Compétition.....	19
e. Sexualité.....	21
f. Macro-restes.....	21
g. Eutrophisation potentielle du milieu.....	23
IV. <u>Discussion</u>	25
1. Répartition et régression sur l'arc alpin	25
2. Écologie et sexualité	26
3. Menaces en Vanoise	28
4. Protocole	29
V. <u>Conclusion</u>	29

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

Gamétophyte



Sporophyte

Figure 1 : illustration des deux stades de développement d'une hépatique à feuilles : *Diplophyllum albicans* (© Nils Ambec).

I. Introduction

L'étude des espèces d'altitude, souvent relictuelles des dernières ères glaciaires, est devenue une problématique particulière en biologie de la conservation. Ces espèces, qu'elles soient animales ou végétales, ont une chorologie fortement conditionnée par la température faisant qu'elles se retrouvent dans des milieux très spécifiques (Körner, 2003). Elles sont qualifiées d'arctico-alpines, ce qui signifie qu'elles se retrouvent sous les hautes latitudes ainsi qu'isolées dans les hauts reliefs jusque dans les zones tropicales.

Dans un contexte de réchauffement global des températures moyennes à l'échelle du globe, exacerbé en altitude (Mountain Research Initiative EDW Working Group, 2015), leurs habitats se voient souvent repoussés vers de plus hautes latitudes et/ou altitudes (Chen *et al.*, 2011).

Les groupes d'arctico-alpines les plus étudiées sont la faune et la flore vasculaire mais il en va tout autrement pour un groupe d'organisme : les bryophytes.

Les bryophytes *sensu lato* sont considérées comme comprenant trois phylums distincts, les bryophytes *sensu stricto* (les mousses), les marchantiophytes (les hépatiques) et les anthocérotophytes (les anthocérotes) (Hugonnot, 2010). Contrairement aux autres végétaux terrestres, elles ont comme singularité la dominance du gamétophyte sur le sporophyte (Fig. 1).

Elles sont en grande partie à l'origine de la création d'une atmosphère terrestre (Lenton *et al.*, 2016) et le rôle pionnier de certaines espèce a permis l'émergence de la vie terrestre.

Représentées par environ 20000 espèces sur terre, elles ont colonisé la quasi totalité des habitats terrestre et dulçaquicoles du globe (Leblond & Boucher, 2011). La France compte à elle-seule environ 1300 espèces, ce qui en fait un des pays d'Europe les plus riches pour sa bryoflore (Hugonnot, 2010).

La France est malheureusement très en retard dans ce domaine de recherche en comparaison de nombreux pays limitrophes. Les lacunes au sujet de la répartition et du recensement des bryophytes sont importantes, probablement parce qu'il s'agit d'organismes considérés comme difficiles à identifier et peu attractifs au vu de leur taille et apparence simple.

Les Alpes françaises sont toutefois engagées dans un projet visant à mieux connaître la bryoflore de ce territoire : BryoAlp. Les partenaires sont les Conservatoires Botaniques Nationaux ainsi que les gestionnaires des milieux concernés.

C'est dans cette dynamique que le Parc national de la Vanoise, Parc français comportant le plus grand nombre d'espèces arctico-alpines en général, s'est engagé dans une étude sur une espèce de bryophyte arctico-alpine relictuelle : *Drepanocladus turgescens* (T.Jensen) Broth., 1908 (Fig. 2.a page suivante).

L'enjeu est conséquent car le Parc englobe plus de 80 % des stations françaises connues, quelques rares vestiges persistant dans le Jura. Le choix de cette espèce repose sur la relative facilité d'identification, d'accès à la plupart de ses stations ainsi que sur le fait qu'un certain nombre de stations est déjà connu.

Figure 2.a : illustration représentant *Drepanocladus turgescens* (© Nils Ambec)



Figure 2.b : photographie d'un dense tapis de *Drepanocladus turgescens* observé dans des vasques rocheuses au lac Rond sous le Col de la Vanoise (73) à 2500 m d'altitude (© Nils Ambec).

Cette mousse pleurocarpe (Fig. 2.b) (où les sporophytes se développent de façon latérale en opposition à acrocarpe) calcicole est reconnaissable à son apparence vermiforme robuste de 5-20 cm de long (Crum & Anderson, 1981), son apex doré et turgide devant un cordon de feuilles mortes n'étant jamais teinté de rouge (Frey *et al.*, 2006). Les feuilles sont fortement concaves, obtuses, peu ou pas acuminées (Grout, 1928), à simple ou double nervure, fourchée ou non, n'atteignant jamais plus de la moitié de la feuille et ces dernières sont réparties tout autour de l'axe de croissance où l'on peut voir survenir des axes secondaires. Les cellules alaires des feuilles sont peu différenciées du reste de la feuille si ce n'est un épaississement de la paroi, un écrasement des cellules et une coloration jaune plus marquée (Hedenäs, 1992 ; Hedenäs, 2003b). Couplé à tous ces éléments, la présence d'un cordon central dans les parties mûres des tiges permet de l'identifier.

Une synthèse et actualisation de la répartition de *Drepanocladus turgescens* à l'échelle du globe et de l'arc alpin est nécessaire. Le premier objectif est, à travers l'étude bibliographique et d'échantillons d'herbiers anciens ou récents, de vérifier si les populations ne sont pas en régression et, si tel est le cas, d'en connaître la raison.

L'espèce est relativement peu étudiée si ce n'est pour les problématiques liées à sa sexualité. En effet, étant dioïque, les populations sont le plus souvent stériles, plus rarement femelles et l'expression de structures mâles et de sporophytes est extrêmement rare à l'échelle du globe. Un second objectif est d'évaluer la situation reproductive des populations de Vanoise.

D'autre part la présente étude tentera de synthétiser et vérifier les observations empiriques relatives à l'écologie et la dynamique de cette espèce à travers l'analyse statistique de nombreuses données de terrain pour mieux définir ses habitats. Les objectifs étant multiples : pourquoi disparaît-elle à certains endroits ? Est-ce une véritable pionnière ? Supporte-t-elle la compétition ?

L'étude de toutes ces problématiques permettra d'avancer dans la connaissance de cette espèce, ses besoins, son comportement et ses menaces. L'objectif est de proposer des mesures de conservation, voire de gestion, adaptées pour protéger cette espèce et son fragile habitat de façon durable.

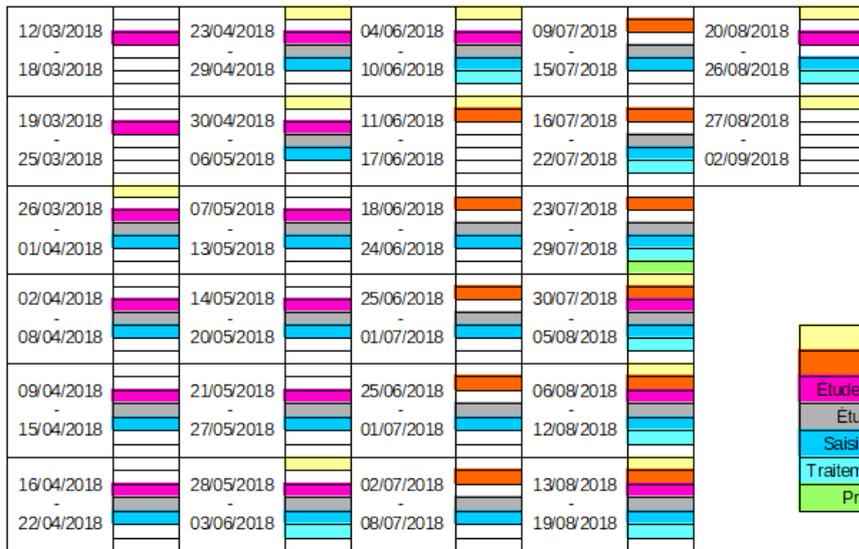


Figure 3 :
chronogramme de répartition des différentes actions effectuées durant l'étude avec la légende en bas à droite (© Nils Ambec).



Figure 4 : préparation de la mesure de cinq feuilles d'un individu d'herbier (©Nils AMBEC).

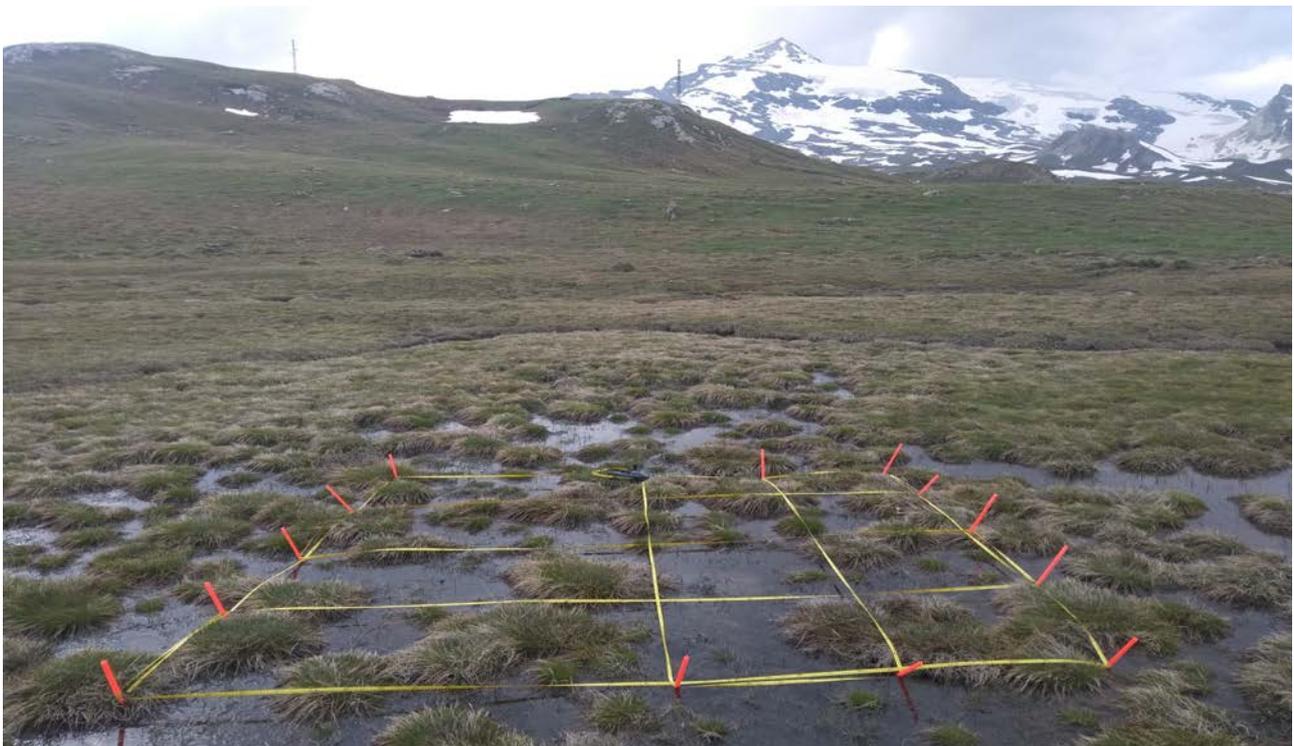


Figure 5 : photo de la mise en place d'un quadrillage au mètre ruban sur une station de Drepanocladus turgescens à Termignon (73) (© Nils Ambec).

II. Matériels et méthodes

Un chronogramme permet d'avoir un aperçu du déroulement de cette étude au cours du printemps et de l'été 2018 (Fig. 3).

1. Exploitation de la bibliographie

Les 90 documents utilisés ont été compilés dans des dossiers informatiques ordonnés, pour faciliter la recherche d'informations par la suite.

Ces documents proviennent des bibliothèques des deux responsables de l'étude ou des partenaires (CBN, bryologues indépendants).

2. Étude de spécimens d'herbiers

Des demandes d'échantillons d'herbiers à étudier sont formulées auprès de différentes structures et instances : le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN) et le Conservatoire et Jardin botanique de la ville de Genève (CJB) ainsi qu'auprès de particuliers, actifs ou à la retraite, travaillant ou non au sein de Conservatoires Botaniques Nationaux (CBN alpin (CBNA), CBN Massif central (CBNMC) et CBN Franche-Comté ORI (CBNFC-ORI)). Au total :

- 102 échantillons du MNHN (l'holotype n'ayant pas pu être fourni)
- 24 échantillons du CJB (tous les échantillons ne pouvant être expédiés en une fois)
- 1 échantillon du CBNFC-ORI
- 4 échantillons du CBNA
- 2 échantillons de Thierry Delahaye (Parc national de la Vanoise)
- 1 échantillon de Vincent Hugonnot (bryologue indépendant)
- 1 échantillon du CBNMC

L'étude des spécimens d'herbiers nécessite la réhydratation d'une part de l'échantillon dans de l'eau claire. Pendant le temps nécessaire à la plante pour se réhydrater, les informations relatives à l'échantillon sont relevées dans un tableur numérique :

- Numéro d'identification de l'échantillon
- Nom du propriétaire de l'herbier
- Nom du collecteur et du déterminateur
- Nom de l'espèce sur l'enveloppe
- Date de la récolte
- Commune et pays où a eu lieu la récolte
- Création d'un pointage GPS lorsque les indications le permettent
- Commentaire sur la description du lieu de prélèvement
- La confirmation de l'identification de l'espèce (des erreurs sont possibles)

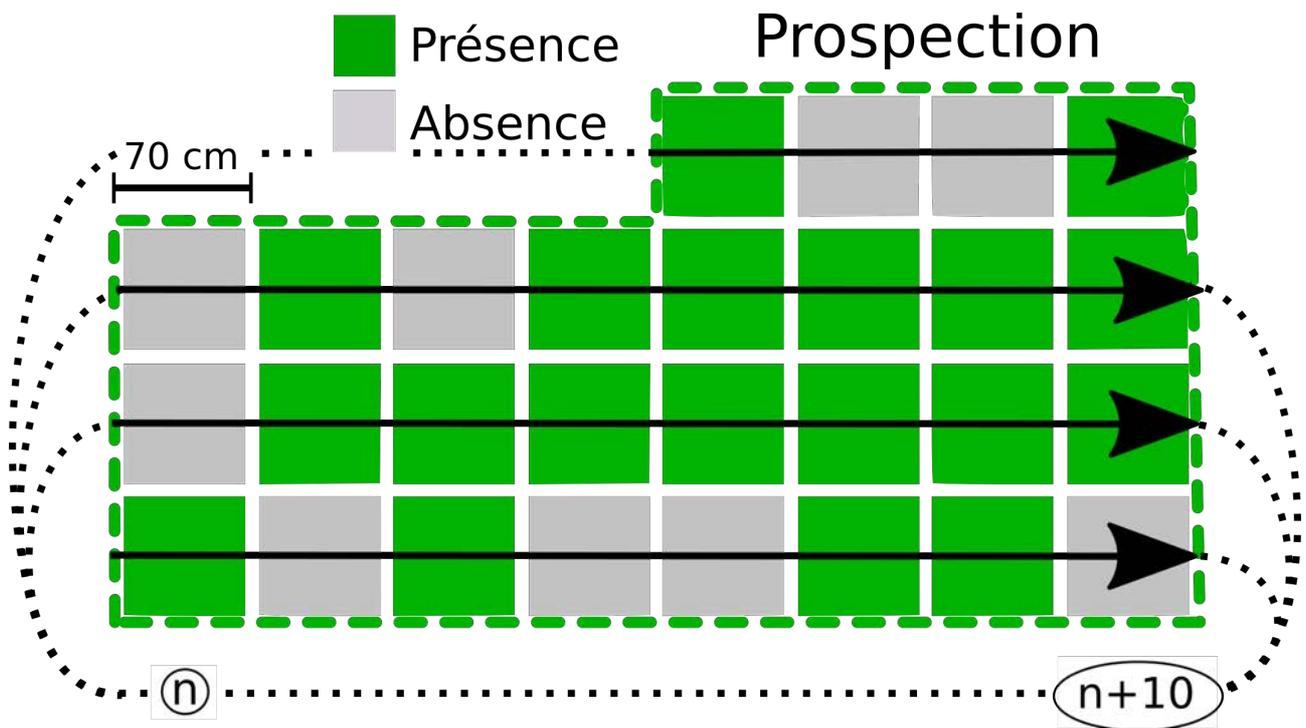
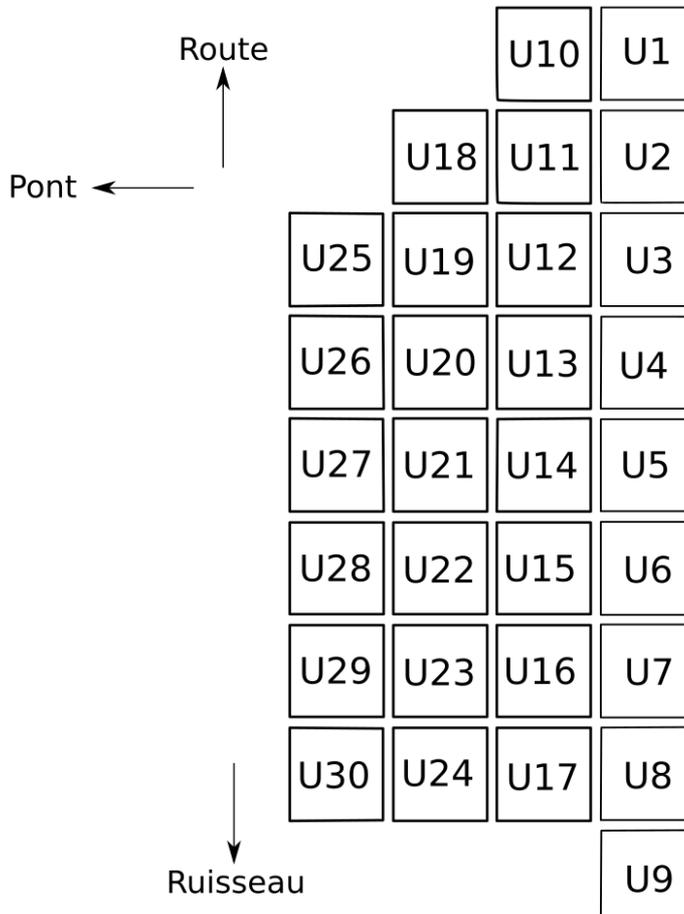


Figure 6: exemple d'un schéma de l'organisation des relevés au sein de la station définie au préalable. Une unité correspond à une maille de 70 x 70 cm. Les unités d'absence de l'espèce ciblée sont relevées à moins qu'un milieu totalement différent y soit rencontré (fort niveau topographique, rocher, etc.). Les unités sont numérotées par ordre croissant (n+1) en suivant les déplacements (© Nils Ambec).

Pont de la Neige 1 (PN1)



Figure 7 : exemple de schéma des unités de relevés au Pont de la Neige (Bonneval-sur-Arc (73)) (© Nils Ambec).



L'étude du spécimen permet ensuite d'enregistrer :

- La présence d'individus sexués (archégones (structures femelles), anthéridies (structures mâles) ou sporophyte)
- La présence d'une ligne d'abscission colorée à l'apex
- La robustesse des échantillons (mesure de la largeur de 5 feuilles de la partie médiane de la tige par étalement des feuilles sous loupe binoculaire sur un papier millimétré plastifié (Fig. 4 page 8).)

Enfin, une colonne du tableur est réservée aux remarques relatives à l'échantillon (échantillon collé sur son support, etc.)

Un grand soin est porté à la manipulation des échantillons et au rangement des enveloppes lors de cette phase.

3. Phase de terrain

a. Détection et délimitation des populations

Que ce soit en recherchant une population déjà localisée ou lors de prospections opportunistes, la première étape est la détection puis la confirmation de la présence de l'espèce sur le terrain. Il faut ensuite délimiter l'aire de présence de l'espèce sur le terrain à l'aide de piquets et procéder à un pointage GPS au centroïde du polygone créé.

L'aire de présence, ou station, est matérialisée à l'aide d'un mètre ruban de 50 m. Certaines stations (exemple : Fig. 5 page 8) étant trop étendues, une zone représentative est délimitée et échantillonnée afin d'avoir au minima 30 unités à étudier par la suite (cf. ci-après).

La dernière étape à l'échelle de la station est l'inventaire des plantes vasculaires accompagnant *Drepanocladus turgescens*. L'échelle d'abondance-dominance (Braun-Blanquet *et al.*, 1952) est employée pour préciser au mieux l'habitat de l'espèce.

b. Relevés par unité

La station délimitée est ensuite quadrillée en mailles de 70 x 70 cm à l'aide d'un mètre ruban de 50 m et de piquets (Fig. 5 page 8). Les relevés sont effectués de façon linéaire et chaque unité est numérotée dans l'ordre (Fig. 6). Un schéma des unités inventoriées est dessiné sur le terrain pour conserver une trace de l'organisation spatiale des relevés (Fig. 7).

Chaque unité est définie par un code unique permettant de ne pas avoir de doute quant à son identité. Le code débute par l'identifiant de la station (exemple « PN1 » de la Fig. 7) suivi de l'unité (exemple « PN1U1 » pour la première unité de la station du Pont de la Neige 1).

Chaque unité est représentée par une ligne dans le tableur de saisie des données.

Date 17/07/2018
 Nom station Pont de la Neige 1 (PN)
 WGS 84 45.406764, 7.028228

Unité n°	Topographie			Prf Sol	Rcv vasc	Bryophytes										
	1	2	3			Aneura p.	Aulacomnium p.	Blindia sp.	Brachythecium t.	Bryum p.	Calliergon g.	Campyllum s.	5%			
18	1	10%		Aneura p.	Aulacomnium p.	Blindia sp.	Brachythecium t.	Bryum p.	Calliergon g.	Campyllum s.	5%					
	2	90%	20	Cinclidium s.	Cratoneuron f.	Ditrichum f.	Drepanocladus a.	Drepanocladus t.	Fissidens o.	Meesia u.						
	3	0%		Palustrinella sp.	Scorpidium c.	Timmia n.	Tomentypnum n.	Tortella f.								
19	1	15%		Aneura p.	2%	Blindia sp.	Brachythecium t.	Bryum p.	Calliergon g.	Campyllum s.	20%					
	2	85%	17	Cinclidium s.	Cratoneuron f.	Ditrichum f.	Drepanocladus a.	Drepanocladus t.	Fissidens o.	Meesia u.						
	3	0%		Palustrinella sp.	Scorpidium c.	70%	Tomentypnum n.	Tortella f.								
20	1	20%		Aneura p.	Aulacomnium p.	Blindia sp.	Brachythecium t.	Bryum p.	Calliergon g.	Campyllum s.	30%					
	2	80%	20	Cinclidium s.	Cratoneuron f.	Ditrichum f.	Drepanocladus a.	Drepanocladus t.	Fissidens o.	Meesia u.						
	3	0%		Palustrinella sp.	Scorpidium c.	60%	Tomentypnum n.	Tortella f.	Acrocarpe 1	10%						

Figure 8 : extrait d'une fiche de terrain remplie. Le numéro d'unité englobe 3 lignes permettant de renseigner le pourcentage de recouvrement de chaque niveau topographique, la profondeur du sol, le taux de recouvrement global vasculaire ainsi que le taux de recouvrement de chaque espèce de bryophyte.

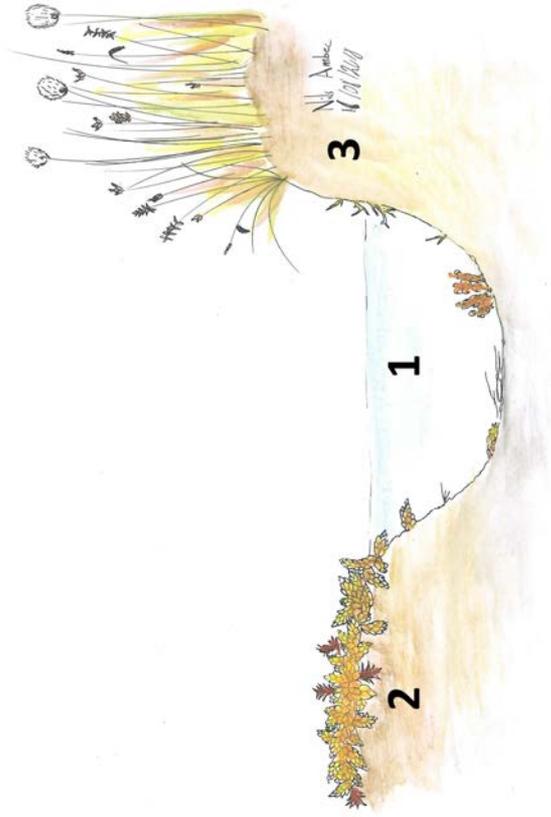


Figure 9 : schéma représentant les niveaux topographiques relevés sur les stations. 1 : chenal, 2 : banquette et 3 : butte. La banquette est représentée en début de colonisation car elle va se densifier et commencer à combler le chenal au fil des années (© Nils Ambec).

Sont relevés sur chaque unité de 70 x 70 cm (Fig. 8) :

- Un pourcentage de représentation (taux de recouvrement) des niveaux topographiques : chenaux (1), banquettes (2) et buttes (3) de la maille (Fig. 9).
- Le taux global de recouvrement des plantes vasculaires
- La profondeur de sol avant de rencontrer de la roche (mesurée à l'aide d'une tige métallique graduée ; au moins deux sondages sont répétés pour éviter des artefacts liés à la présence de cailloux).
- Le taux de recouvrement des différentes espèces de bryophytes (identifiées à l'aide d'une loupe botanique x10). Sur la fiche de relevés, deux cases vides sont disponibles pour les espèces non reconnues sur le terrain et qui seront déterminées au retour au laboratoire (exemple « Acrocarpe 1 » de la Fig. 8).

Des prélèvements systématiques de *Drepanocladus turgescens* sont effectués dans des enveloppes annotées de la date, du numéro de l'unité et du nom de code de la station.

Toutes ces informations sont ensuite saisies dans le tableur de saisie des données.

c. Prélèvements des macro-restes

C'est à l'aide d'un carottier russe (Fig. 9 page 10) d'une longueur d'échantillonnage de 50 cm et d'un diamètre de 52 mm que les prélèvements sont effectués. Ce type de matériel est tout à fait adapté au prélèvement de sédiments meubles, saturés en eau, grâce à un système de gouge munie d'un clapet.

Après chaque carottage (Fig. 10 page 10), la carotte extraite est découpée en plusieurs sections, de 5 à 25 cm de texture et de couleur homogène. Les sections de carottes sont placées dans des sacs de congélation sur lesquels figurent plusieurs informations : la profondeur du tronçon et le code de la station. Les carottes sont conservées au frais jusqu'à leur analyse

Une datation réelle ne pourra être effectuée dans le cadre de cette étude mais le degré d'enfouissement des restes donne toutefois une idée de l'ancienneté d'événements pouvant être intéressants. Seules deux stations étudiées étaient éligibles pour cette expérience, toutes deux au Fond d'Aussois (A1 et A3 et A4).



Figure 9 : prélèvement de tourbe sur une station jurassienne de *Drepanocladus turgescens* (© Thierry Delahaye).



Figure 10 : carotte prélevée au fond d'Aussois à proximité de populations de *Drepanocladus turgescens* actuelles (au milieu à gauche) (© Nils Ambec).



Figure 11 : les trois flacons nécessaires à l'analyse d'eau d'une station de *Drepanocladus turgescens* (© Nils Ambec).

Localite	Idst	Unite	Y	X	Barts	Robustesse	Reiterations	Remarque
Aussois	A1	A1C1U1	45.269980	6.710110	0	0.96	2	NA
Aussois	A1	A1C1U2	45.269990	6.710110	0			Trop peu de matiere a recolter
Aussois	A1	A1C1U3	45.270000	6.710110	0			NA
Aussois	A1	A1C1U4	45.269980	6.710120	0	0.96	1	NA
Aussois	A1	A1C1U5	45.269990	6.710120	0	1.02	1	NA
Aussois	A1	A1C1U6	45.270000	6.710120	0	0.98	1	NA
Aussois	A1	A1C1U7	45.269980	6.710130	0	0.92	1	NA
Aussois	A1	A1C1U8	45.269990	6.710130	0			NA
Aussois	A1	A1C1U9	45.270000	6.710130	0	1.04	0	NA
Aussois	A1	A1C1U10	45.269980	6.710140	0	1.02	3	NA

Figure 12 : données relevées relatives aux échantillons prélevés lors des phases de terrain. Les informations liées à la localité et à l'unité concernée sont aussi affichées sur la figure. Les espaces blancs sont liés à l'absence de l'espèce ou à l'impossibilité d'en prélever au regard de sa densité. Le logiciel Rstudio permet de remplacer ces cases par un NA (Non Available) numérique.

d. Prélèvements d'eau

Une analyse de l'eau baignant *Drepanocladus turgescens* sur chaque station est effectuée. Chaque station nécessite un prélèvement d'1,5 L réparti en trois flacons (Fig. 11). Tous les flacons sont annotés d'un code et associés à une fiche de prélèvement où celui de la station est renseigné. Les analyses sont confiées à un laboratoire d'analyses au maximum 24h après le prélèvement, qui est stocké à moins de 5°C en glacière puis au frigidaire.

Les paramètres analysés sont :

- Ammonium (NH₄)
- Azote Kjeldahl (N)
- Azote total (N_{tot})
- Calcium (Ca)
- Conductivité à 25°C (Conduc)
- Hydrogénocarbonates (HCO₃)
- Nitrates (NO₃ en N)
- Nitrites (NO₂ en N)
- pH (pH)
- Phosphore (P)
- Titre Alcalimétrique Complet (TAC)

4. Phase de laboratoire

a. Sexualité, ramifications et robustesse

Les enveloppes annotées du code de la station et de leur numéro d'unité, regroupées par station dans des sacs en papier sont ensuite étudiées une à une. Le tableur permet de renseigner les informations sélectionnées pour l'étude (Fig. 12). Ces informations sont la présence de structures sexuées, la robustesse (largeur moyenne de cinq feuilles de la partie médiane de la tige) ainsi que le nombre de ramifications observées en moyenne sur cinq tiges :

- 0 : aucun
- 1 : rare (moins de ramifications que de tiges principales)
- 2 : moyen (autant de ramifications que de tiges principales)
- 3 : abondant (plus de ramifications que de tiges principales)
- 4 : très abondant (deux fois plus de ramifications que de tiges principales)

Toutes ces enveloppes sont ensuite rangées dans des enveloppes au format A4 annotées des informations relatives aux stations. La liste d'échantillons contenus à l'intérieur de l'enveloppe A4 ainsi que leur éventuelle sexualité sont renseignés, puis ces enveloppes sont classées dans des cartons de rangement eux-mêmes annotés de leur contenu.

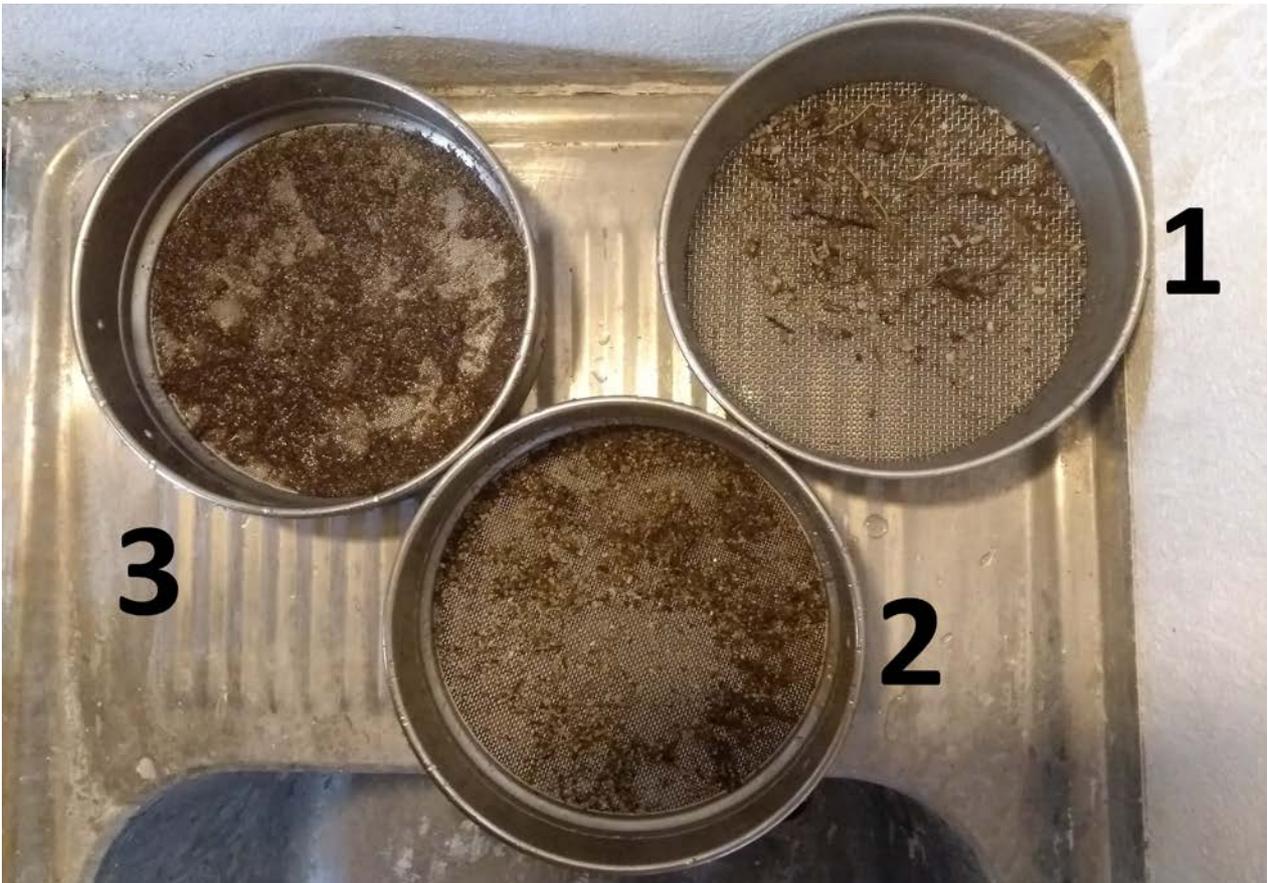


Figure 13 : détail des tamis utilisés pour trier les restes. Le numéro 1 : mailles de 2mm, le numéro 2 : mailles de 1mm, le numéro 3 : mailles de 0,5mm (© Nils Ambec).

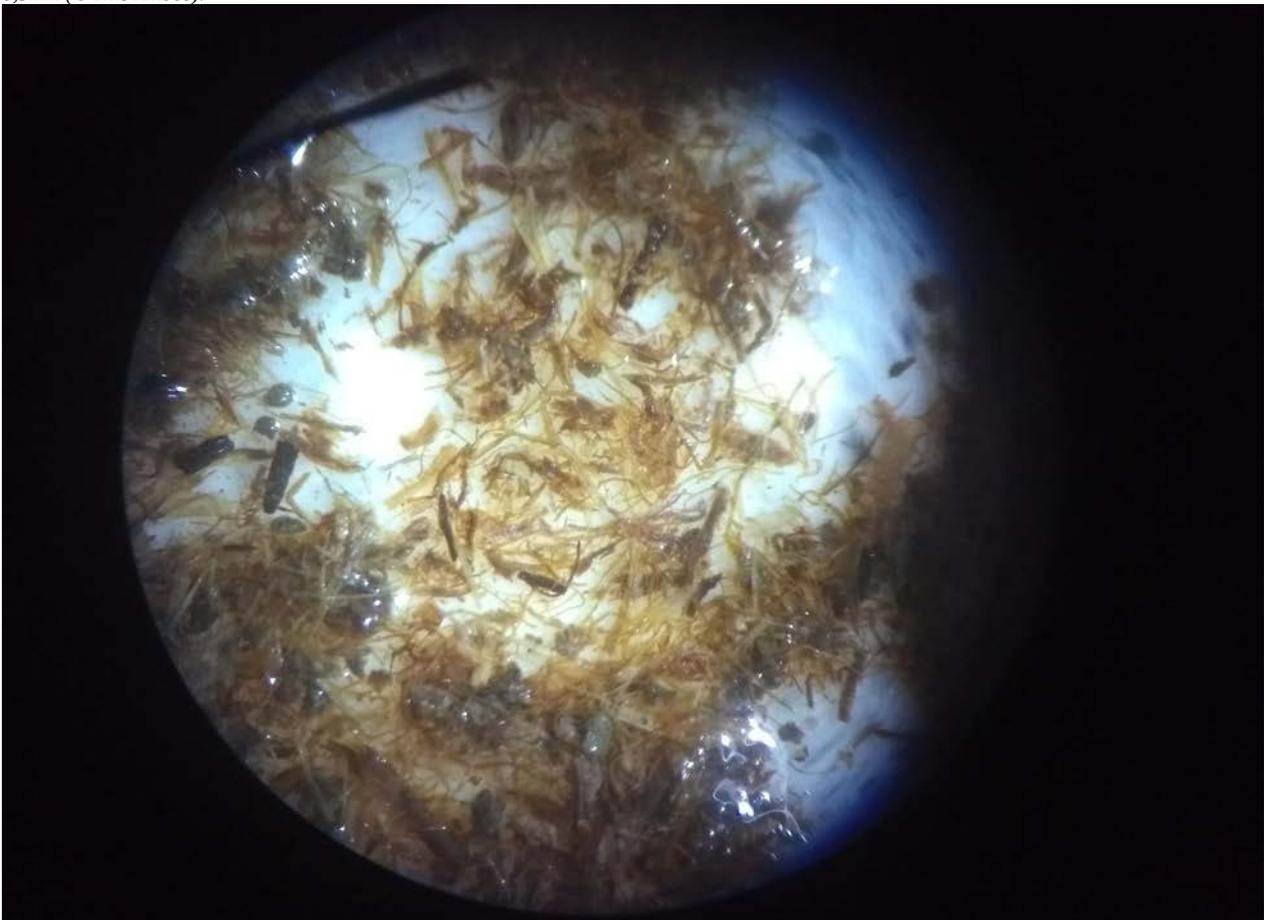


Figure 14 : exemple de débris observés sous loupe binoculaire. Ici ce sont en majorité des restes de graminoides (tronçon situé entre 50-40 cm de profondeur) (© Nils Ambec).

b. Macro-restes

Les analyses de la composition bryophytique des carottes de tourbe sont réalisées au laboratoire sans délai après la phase de terrain.

Chaque tronçon prélevé est passé dans un empilement de tamis (Fig. 13) sous une eau courante. Afin de n'en récupérer que les débris végétaux, les dépôts sont mis en suspension et déposés dans un récipient d'eau claire pour retirer tout minéral de la préparation. Le récipient est ensuite posé sous une loupe binoculaire pour procéder à l'observation des restes (Fig. 14). Les macro-restes bryophytiques sont alors séparés du reste pour être déterminés au microscope lorsque c'est possible.



Figure 15 : cartographie des 135 échantillons d'herbiers étudiés (© Nils Ambec).



Figure 16 : observation d'*Hygrohypnum luridum* immergé pouvant ressembler à *Drepanocladus turgescens* (© Nils Ambec).

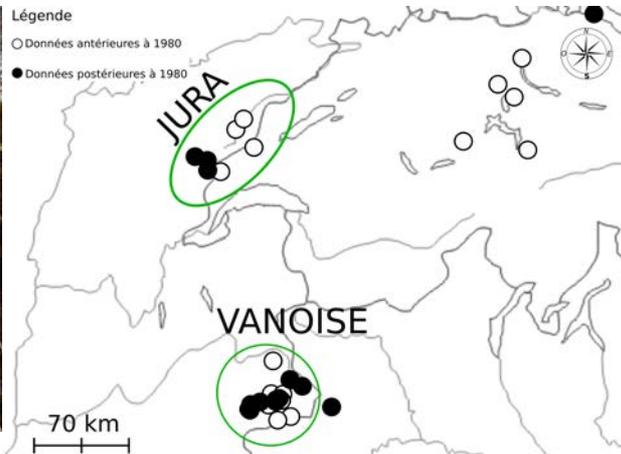


Figure 18 : répartition de *Drepanocladus turgescens* issue de l'exploitation de données d'herbiers et de terrain (extrait d'une carte de répartition effectuée sur une synthèse bibliographique personnelle).

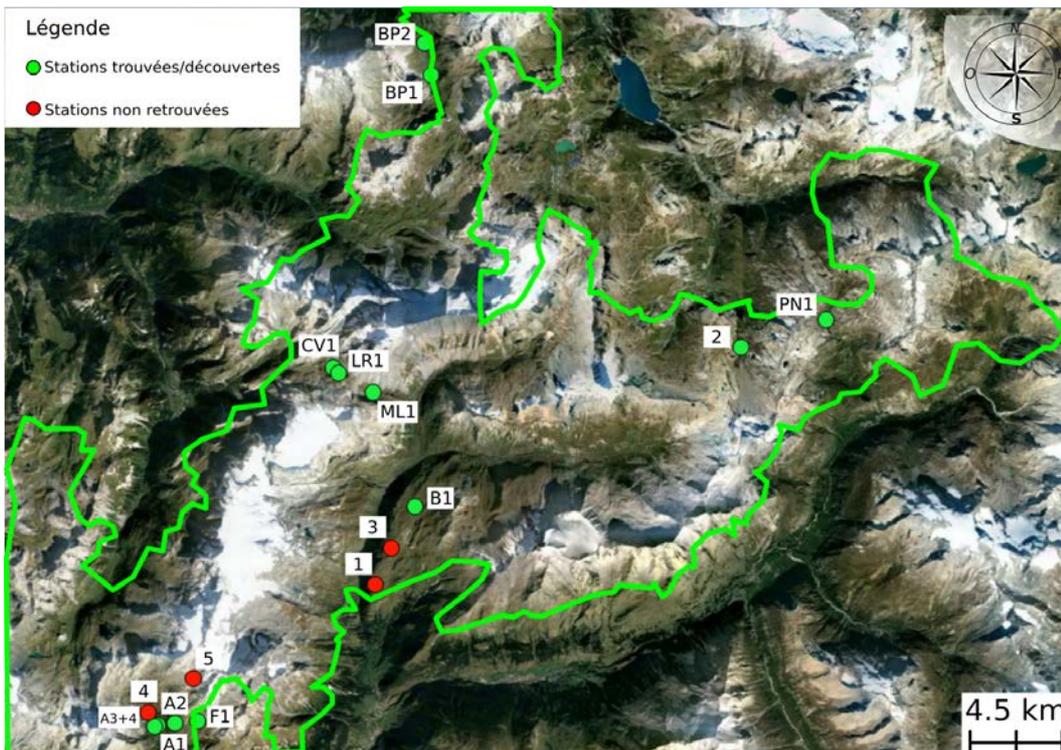


Figure 17 : détail des stations récentes (après 2012) recherchées lors de l'étude. En vert les stations retrouvées/découvertes et en rouge celles ne l'ayant pas été. Un code est attribué aux stations ayant fait l'objet de relevés. Les stations 2 et BP1 ont été retrouvées mais au vu de la présence de moins de 2m² de l'espèce, les relevés n'ont pas pu y être effectués (© Nils Ambec).

III. Résultats

1. Répartition et régression apparente dans le Jura français

Les 135 échantillons d'herbiers étudiés s'étalent de l'Alaska au nord du lac Baïkal en passant par le Canada, les Alpes, la Scandinavie, l'Estonie et l'Asie centrale (Fig. 15). La plupart des échantillons provient d'Europe, et en particulier de l'arc alpin. Leur répartition permet d'avoir une idée globale de la répartition de cette mousse arctico-alpine sur le globe.

À l'échelle mondiale, deux erreurs de détermination ont été corrigées dans les herbiers dont une (cf. *Porella arboris-vitae*) très probablement due à un mélange entre un échantillon et son étiquette. Pour les échantillons de France, deux spécimens d'herbier récents (2012 et 2014) ont aussi pu être corrigés : il s'agit d'*Hygrohypnum luridum*, dont les morphologies amphibies peuvent être confondues avec *Drepanocladus turgescens* (Fig. 16).

En Vanoise, *Drepanocladus turgescens* a été trouvé lors de l'étude à des altitudes allant de 2050 à un peu plus de 2600 m, sur cinq communes différentes :

- Aussois : A1, A2, A3+4 et F1, sur le fond d'Aussois et ses alentours immédiats
- Peisey-Nancroix : BP1 et BP2, sur les berges du Ponturin au Nord du lac de la Plagne
- Pralognan-la-Vanoise : CV1 au Col de la Vanoise, à proximité du refuge du Col
- Termignon : B1+2 à proximité du refuge du Plan du Lac et LR1 et ML1 à l'Est du Col de la Vanoise
- Val-d'Isère : 2 sur une falaise au Sud du fond des Fours

Toutes les stations, exceptées BP1 et 2 ainsi que F1, se situent en zone cœur du Parc national de la Vanoise (Fig. 17). Leur implantation générale est similaire puisqu'il s'agit presque exclusivement de stations situées dans des fonds de vallons d'altitude, exception faite pour F1, A2 et B1+2 que l'on retrouve sur des plateaux ou de grandes zones ouvertes d'altitude ainsi que 2, sur une falaise suintante en versant Nord. Ces populations se trouvent réparties de façon assez homogène dans la zone cœur du Parc.

Le nombre de stations semble se maintenir (Fig. 18) entre les disparitions présumées et les nouvelles mentions, dont deux ont été découvertes durant l'étude, ainsi que la redécouverte probable d'une station découverte par M. Castelli au lac Rond en 1945 (échantillon PC0008172).

Dans le Jura, les trois stations actuelles renseignées sont situées entre 850 et 1150 m d'altitude mais de nombreuses mentions anciennes sont localisées sur des zones où elle n'a pas été retrouvée depuis (Fig. 18), dont certaines à des altitudes légèrement inférieures (~700 m).

Le Parc national de la Vanoise concentre la quasi-totalité des stations françaises de *Drepanocladus turgescens* et endosse donc une très forte responsabilité vis-à-vis de sa conservation à l'échelle nationale.

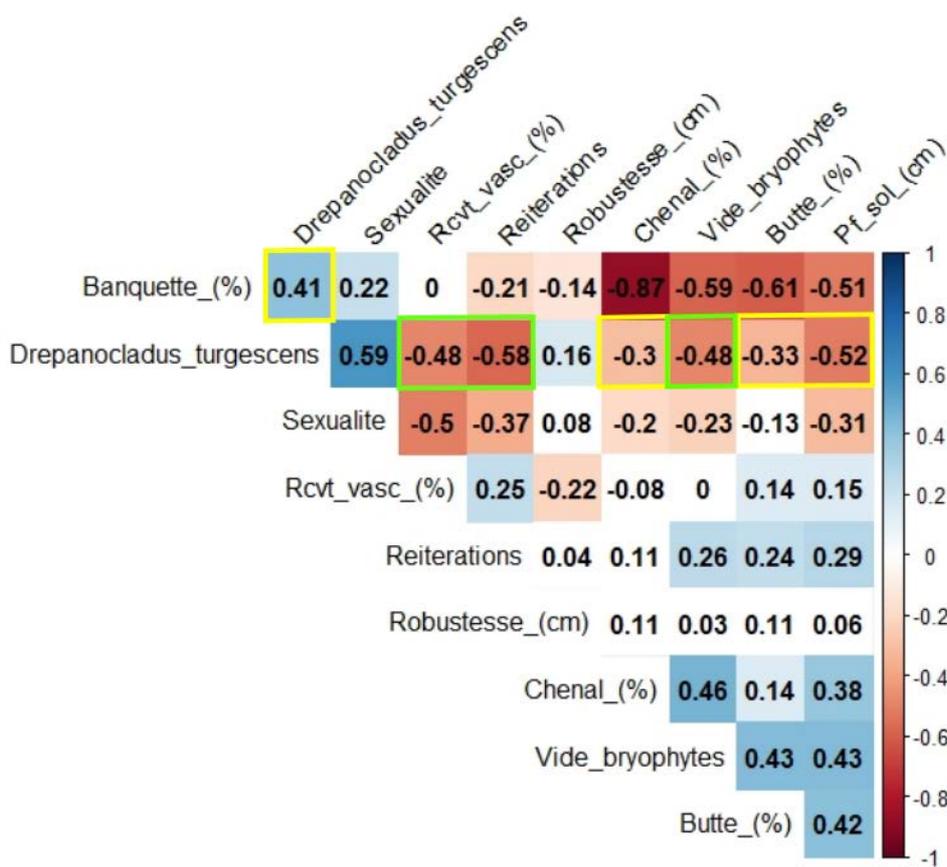


Figure 19 : Tableau de corrélation entre paramètres relevés sur le terrain ou en laboratoire avec en vert les paramètres liés à la compétition, et en jaune ceux étant directement liés à l'habitat. La sexualité sera traitée à part. Toutes les intersections restant blanches sont non significatives au niveau statistique.

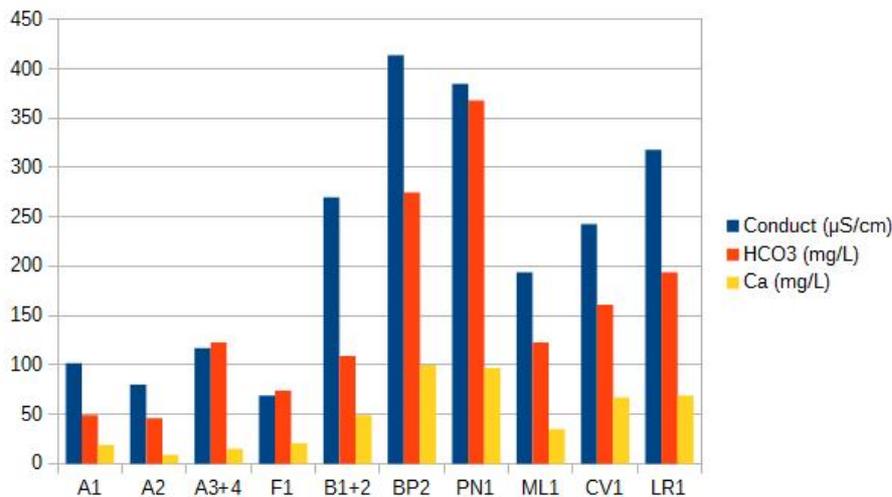


Figure 20.a : diagramme des taux de concentration en hydrogéocarbonates (HCO3) et calcium (Ca) en mg/L de chaque station étudiée ainsi que la conductivité électrique de l'eau (Conduct) en µS/cm. Le code des stations est donné en abscisse

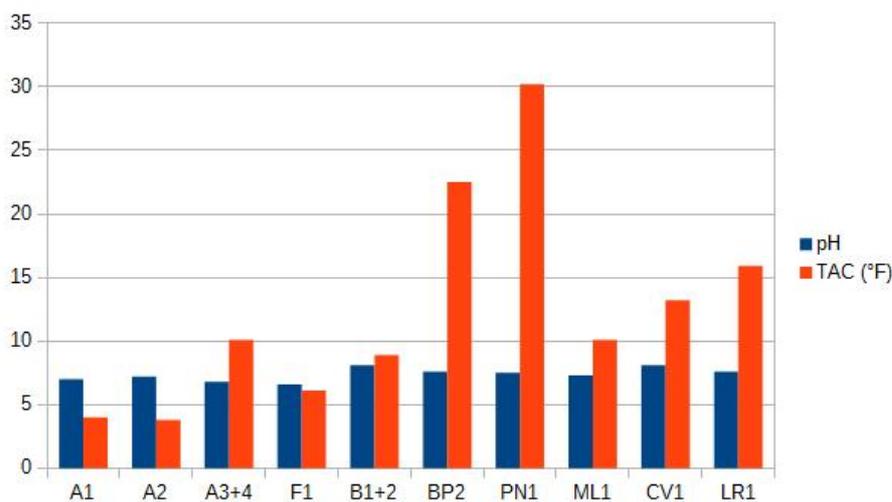


Figure 20.b : diagramme des valeurs de pH et du Titre Alcalimétrique Complet (TAC) de chaque station étudiée. Le code des stations est donné en abscisse

2. Écologie

a. Habitat

L'espèce se développe dans deux types de milieux très différents.

La majorité des localités connues consiste en des zones humides ouvertes et peu profondes subissant souvent des assèchements estivaux. L'eau, faiblement courante ou non, circule dans des dépressions de sol ou de roche, au sein de tourbières isolées ou en bord de lacs.

Une autre partie des localités concerne des falaises et pentes rocheuses suintantes, souvent exposées au Nord. En Vanoise, seules deux mentions, récentes de surcroît, de l'espèce sur ces milieux existent, une seule a pu être retrouvée lors de l'étude.

Les relevés de terrain ont permis de mettre en avant différentes caractéristiques d'habitat semblant favorables ou non à la présence, et au développement en populations denses, de *Drepanocladus turgescens* (Fig. 19).

Sur les stations étudiées, il ressort que l'espèce serait positivement corrélée à des micro-habitats de type banquette, lesdites banquettes étant généralement composées exclusivement de bryophytes. Les buttes et chenaux étant, eux, anti-corrélés à de fortes densités de l'espèce.

La profondeur de sol est un autre paramètre semblant fortement anti-corrélé à de fortes densités de l'espèce.

b. Physico-chimie de l'eau

Drepanocladus turgescens évolue dans des eaux ayant une conductivité électrique moyenne de 219 $\mu\text{S}/\text{cm}$, une concentration moyenne en hydrogéocarbonates de 152 mg/L et en calcium de 48 mg/L. Les valeurs sont très fluctuantes, les plus faibles étant observées sur les stations de la commune d'Aussois (Fig. 20.a).

Les valeurs de pH sont comprises entre 6.6 et 8.1 avec une moyenne de 7.4 indiquant des eaux légèrement alcalines (Fig. 20.b). Le pH et le Titre Alcalimétrique Complet (TAC) (Fig. 20.b) indiquent, après utilisation de la balance de Taylor (Fig. 20.c), que *Drepanocladus turgescens* se développe dans des eaux dures avec un TH de 23°F.

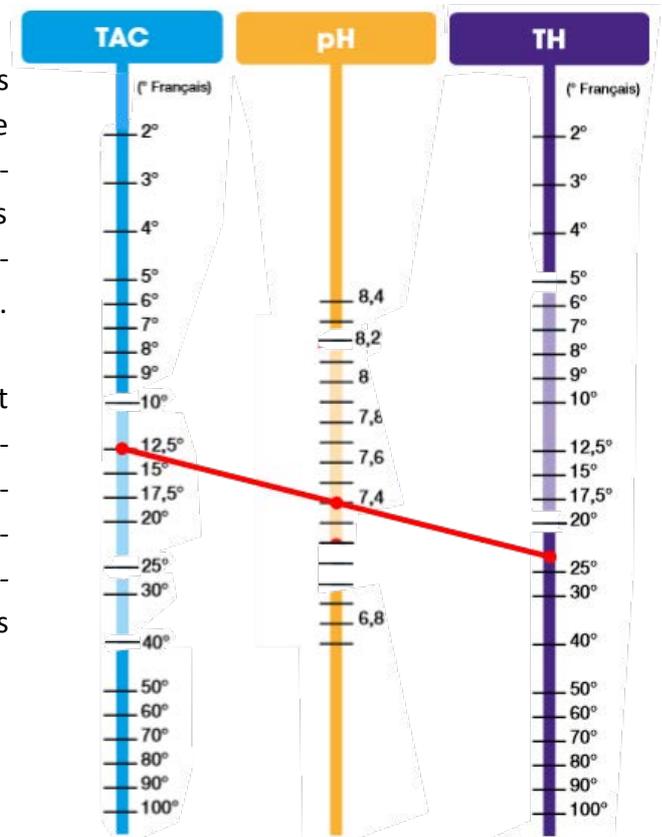


Figure 20.c : utilisation de la balance de Taylor avec les valeurs moyennes obtenues pour le pH et le TAC.

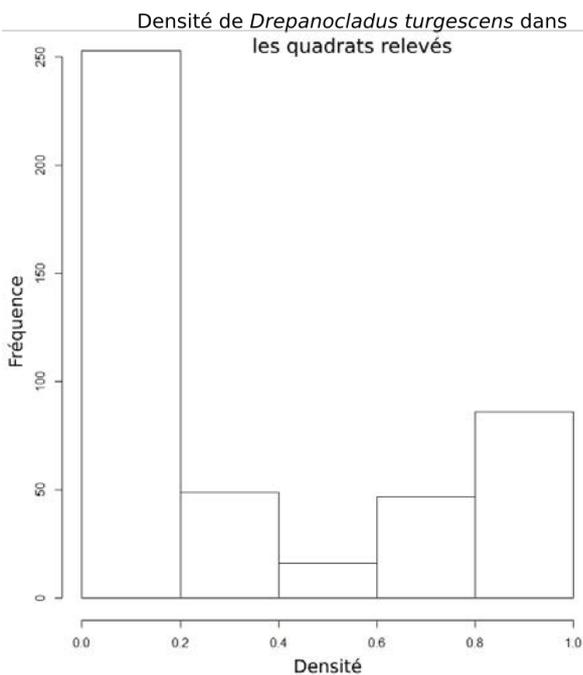
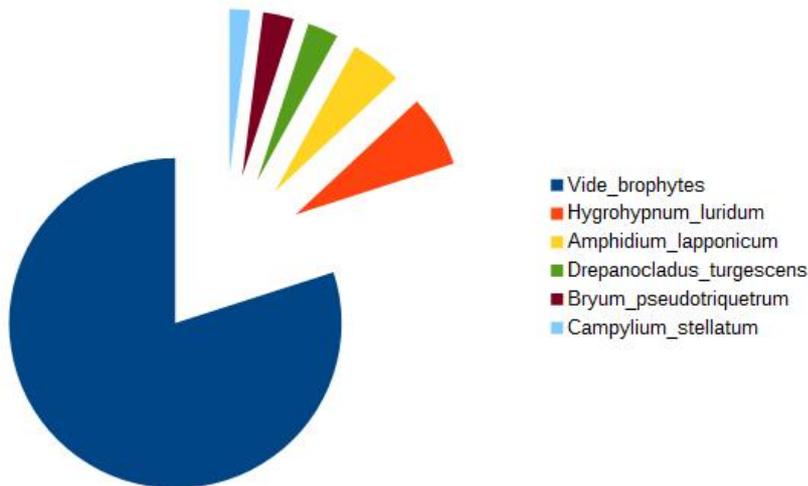
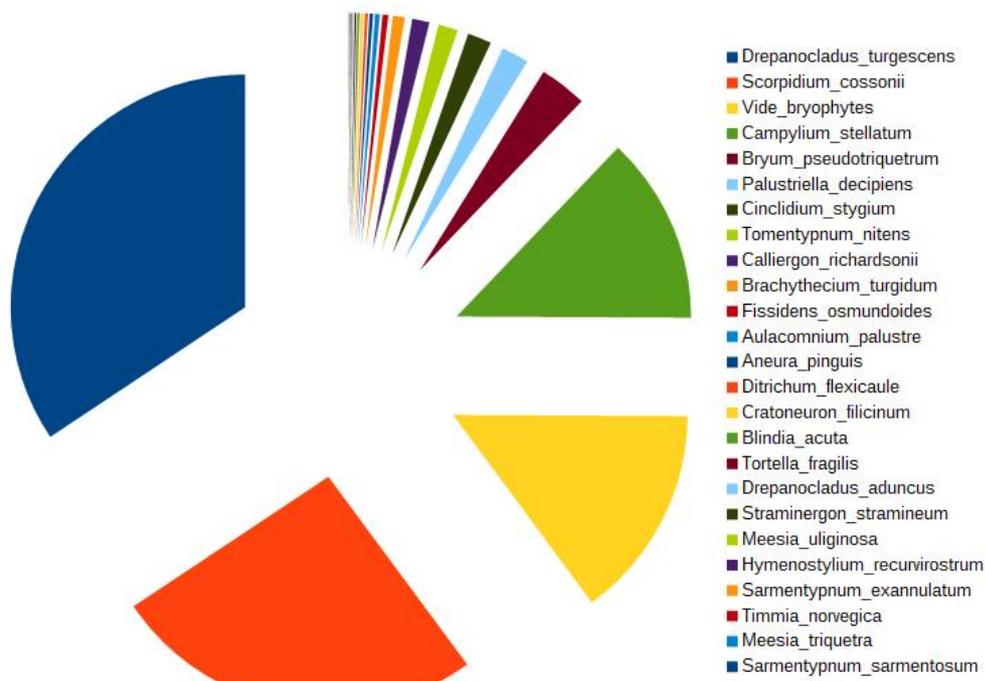


Figure 23 : histogramme montrant la répartition des densités de *Drepanocladus turgescens* relevées dans tous les quadrats de l'étude.

c. Cortège

Drepanocladus turgescens évolue dans des bas-marais alcalins en contextes plus ou moins évolués des *Caricetalia davalliana*, depuis des stades pionniers de torrents alpins à *Ranunculus glacialis* et *Juncus triglumis* jusqu'à des faciès plus évolués dominés par *Trichophorum cespitosum*.

Sur plus de 450 quadrats de 70 x 70 cm analysés, les taux de recouvrement des différentes espèces de bryophytes rencontrées ont permis de produire un graphique à secteurs synthétisant le « quadrat type » où *Drepanocladus turgescens* se développe (Fig. 21). Il est important de remarquer que l'espèce couvre à elle seule 1/3 de la surface. *Drepanocladus turgescens* est très rarement présent en densité intermédiaire mais plutôt avec des densités supérieures à 80 % ou alors inférieures à 20 % de recouvrement. Les autres bryophytes avec un recouvrement moyen d'environ 25 % sont *Scorpidium cossonii* et *Campylium stellatum*, deux espèces communes dans les bas-marais de Vanoise. Les espaces dépourvus de toutes bryophytes représentent en moyenne 1/5 de la surface. À noter *Cinclidium stygium*, une espèce assez rare en Vanoise, retrouvée en proportion non négligeable sur certaines stations, ce qui conduit à une valeur moyenne de presque 2 % de recouvrement.

La localité du fond des Fours, sur pente rocheuse, possède un cortège sensiblement différent, qui est donc décrit à part (Fig. 22). Ce cortège est de densité très faible, au vu de la quantité de vide en bryophytes retrouvé sur le quadrat, qui est de plus de 75 %. *Hygrohypnum luridum* est assez bien représenté, ainsi qu'*Amphidium lapponicum*, une espèce plutôt rare à l'échelle de la Savoie et encore plus en France.

d. Compétition

Les résultats de l'étude semblent abonder dans le caractère pionnier de *Drepanocladus turgescens*. En effet, le recouvrement en plantes vasculaires est anti-corrélé à de fortes densités de l'espèce, de même que le vide en bryophytes (Fig. 19). Cette dernière constatation, mise en relation avec la distribution des valeurs de densités rencontrées (Fig. 23), montre que *Drepanocladus turgescens* se développe soit en fortes densités sur ce milieu de banquettes ou bien en très faibles densités. Les densités intermédiaires sont rares.

Un fait intéressant est la corrélation négative très forte entre le nombre de ramifications et la densité d'individus (Fig. 19). En effet, moins il y a de *Drepanocladus turgescens* et plus les tiges ont tendance à produire ces ramifications. Ce phénomène est bel et bien lié à la densité d'autres espèces car les populations denses et quasi-monospécifiques de *Drepanocladus turgescens* ne montrent pas autant de ramifications.

Finalement, le caractère de robustesse des individus semble difficile à interpréter, les forts recouvrements en plantes vasculaires lui seraient défavorables mais rien ne vient appuyer cette observation à travers d'autres paramètres ayant des valeurs de corrélation importantes.

e. Sexualité

Seuls 14 échantillons, d'herbiers ou de stations étudiées cette année, présentaient des structures femelles (archégonies) (Fig. 24). Les structures mâles (anthéridies) n'ont jamais été observées même en présence d'un sporophyte (Fig. 25), détecté sur un seul échantillon : à savoir le n° PC0786589, d'Ontario (Canada) provenant de la péninsule de Bruce à la frontière entre le lac Huron et la baie Géorgienne, où des archégonies ont été retrouvés.

8 échantillons du Jura et de Vanoise portent des archégonies. Curieusement, il n'a pas été possible de retrouver, en 2018, des archégonies sur deux populations de Vanoise qui en présentaient dans des échantillons d'herbiers récoltés il y a moins de cinq ans. Une hypothèse est que les individus ne produiraient pas de structures sexuées tous les ans.

Toujours est-il que les trois stations du Col de la Vanoise ont toutes développé des archégonies en 2018, ce sont des stations sur un sol très peu profond (en moyenne < 20 cm de profondeur) et avec des densités très importantes (en moyenne > 80 % par quadrat). La distribution des individus exprimant leur sexualité est cependant très variable, allant d'une quasi totalité au Molard de la Loza (ML1) à un peu moins de la moitié du couvert au lac Rond (LR1) (Fig. 26).

L'analyse des relevés tend à montrer que la sexualité a une forte tendance à suivre les variations liées à la densité de *Drepanocladus turgescens* (Fig. 19) ce qui amène à penser que la production d'archégonies est liée à de fortes densités de l'espèce. Les stations sexuées sont d'ailleurs les plus denses et celles où la compétition est la moins importante : les recouvrements en plantes vasculaires, réitérations ainsi que la profondeur de sol y sont effectivement fortement anti-corrélés.

f. Macro-restes

Les deux carottes prélevées sur les stations A3 et A4 au fond d'Aussois sont en grande partie composées de restes de graminoides, de terre et de quelques horizons de boues calcaires. Cependant, il est encore possible d'identifier par les restes de feuilles plusieurs espèces de bryophytes et d'estimer grossièrement leur abondance respective (Fig. 27). L'horizon le plus profond ne contenait plus de restes bryophytiques identifiables mais *Drepanocladus turgescens* et *Scorpidium cossonii* sont reconnaissables sur la totalité des carottes. Par ailleurs, *Calliergon richardsonii* n'est retrouvé qu'au fond, mais en grande quantité, alors que *Campylium stellatum* ne se trouve que dans les strates récentes. Des archégonies ont été retrouvées dans le tronçon de 40-30 cm, malheureusement il est impossible d'être sûr de savoir à quelle espèce il a pu appartenir.

Cette recherche de macro-restes démontre que *Drepanocladus turgescens* est capable d'occuper une station pendant de longues périodes, sans doute plusieurs siècles.



Figure 28.a : berges du Ponturin colonisées par *Rumex alpinus* en quantité conséquente plus haut sur les berges (© Nils Ambec).

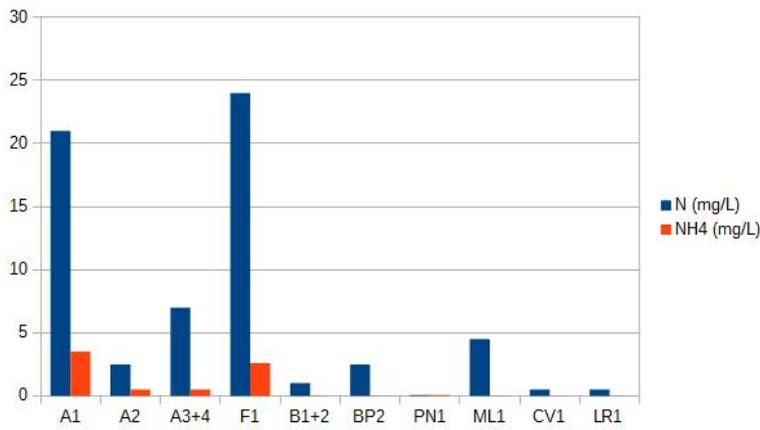


Figure 28.b : diagramme représentant les concentrations de N : azote global (mg/L) et NH4 : ammonium (mg/L) dans le milieu de toutes les stations étudiées.

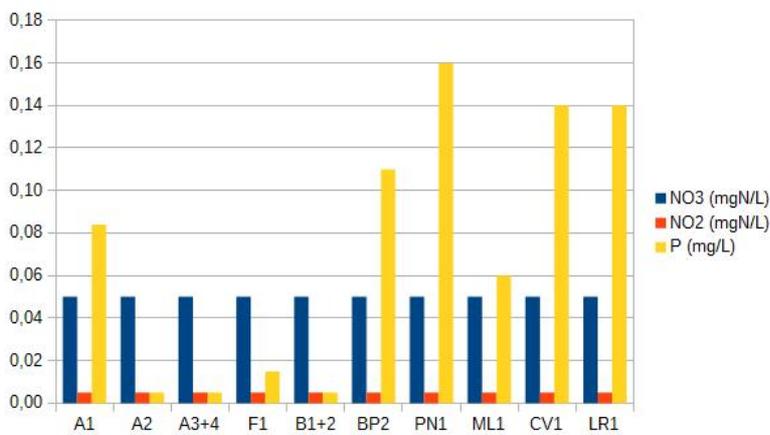


Figure 28.c : diagramme représentant les concentrations de P : phosphore (mg/L), N : azote global (mg/L), NH4 : ammonium (mg/L), NO3 : nitrates (mgN/L), NO2 : nitrites (mgN/L) dans le milieu de toutes les stations étudiées.

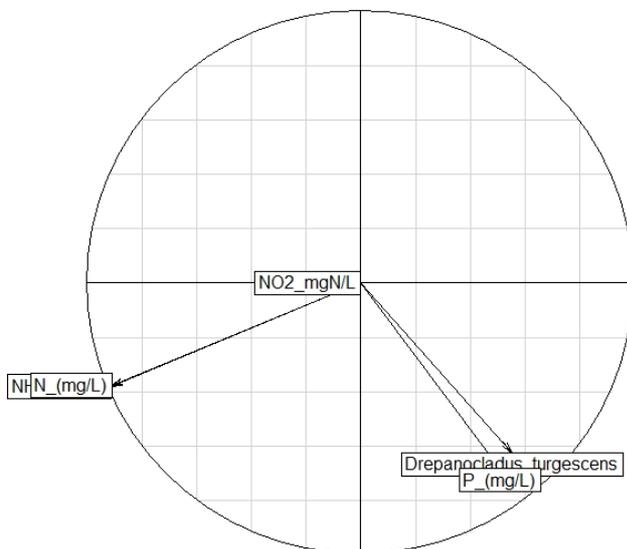


Figure 28.d : ACP mettant les paramètres de physico chimie associées à l'eutrophisation des milieux de l'eau au regard des densités de *Drepanocladus turgescens*.

g. Eutrophisation potentielle du milieu

En Vanoise, le pâturage est la principale activité d'origine anthropique susceptible d'impacter le développement de *Drepanocladus turgescens*.

Le pâturage est absent sur les stations où les densités sont les plus importantes et où la sexualité est exprimée (ML1, CV1, LR1) ainsi que d'une station en densité légèrement inférieure mais ayant produit des archéogones récemment (PN1).

Au lac de la Plagne (Peisey-Nancroix, 73), seules deux petites stations ont été retrouvées le long du Ponturin. En 1935, Mr Guillaumot cite *Drepanocladus turgescens* comme « abondant dans les petits bassins » le long du Ponturin : quelques récoltes dans les herbiers témoignent de l'abondance de cette mousses sur le site au début du XX^e siècle. En 2018, environ 280 génisses pâturent les berges du Ponturin et on y retrouve des milieux fortement eutrophisés (*Rumex alpinus* en masse, Fig. 28.a) à moins de 100 m du cours d'eau, mais les berges sont peu pâturées.

À Bellecombe (Termignon, 73) il n'y a pas d'anciennes mentions mais la station découverte, très étendue et en densité très faible, est fortement piétinée et est couverte de *Nostoc sp.*. Plus de 400 ovins séjournent sur le site, comportant de nombreux habitats favorables mais non colonisés par *Drepanocladus turgescens*.

Le fond d'Aussois est une zone exempte de mention historique alors que plusieurs populations sont présentes. La quasi totalité de la zone semble favorable à l'installation de l'espèce si ce n'est qu'un pâturage localement intensif est effectué sur d'importantes surfaces.

Les analyses d'eau pour l'azote total et ses dérivés (Fig. 28.b) relèvent des valeurs d'azote total moyennes de 6 mg/L, avec des valeurs supérieures à 1 mg/L pour toutes les stations de la commune d'Aussois (A1, A2, A3+4, F1), la station de Bellecombe (B1+2), celle des berges du Ponturin (BP2) et enfin celle du Mollard de la Loza (ML1). Les taux sont supérieurs à 20 mg/L à A1 et F1.

Les taux de NO₃ sont inférieurs à 0,1 mg/L et ceux de NO₂ inférieurs à 0,01 mg/L. Les taux de phosphore sont de 0,07 mg/L en moyenne avec des valeurs comprises entre <0,01 et 0,16 mg/L (Fig. 28.b).

Il n'y a pas de lien probant entre les concentrations d'azote et les densités de *Drepanocladus turgescens* (Fig. 28.d) au vu de l'angle proche de 90° entre *Drepanocladus turgescens* et ces derniers mais les taux de phosphore semblent corrélés à des densités plus importantes de *Drepanocladus turgescens*. Le nombre de stations différentes comparées (10) ne permet pas de faire un test de corrélation sur ces données.



Figure 29 : photographie prise lors d'un repérage le long des berges du Ponturin à Peisey-Nançois, le 11 juin 2018 (© Christophe GOTTI).

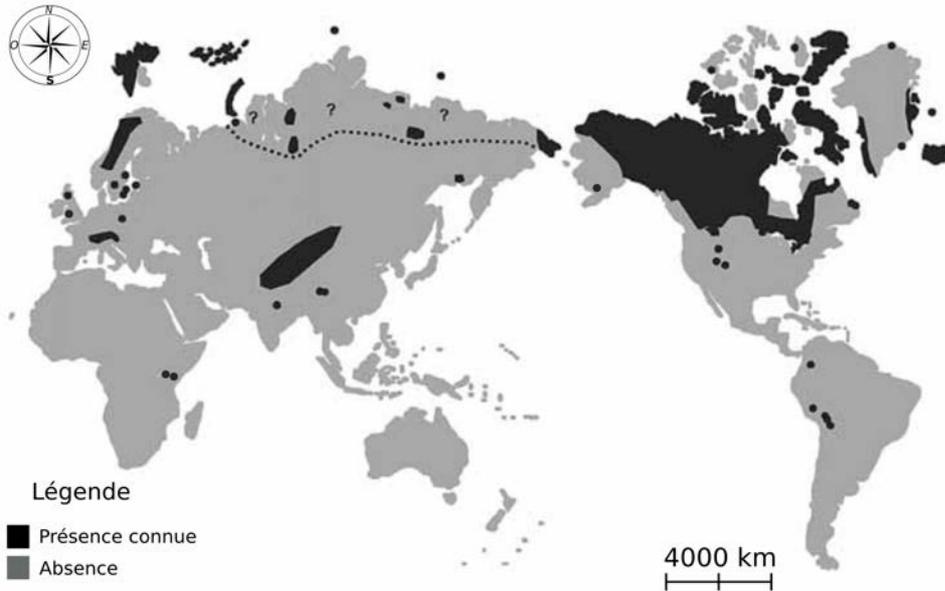


Figure 30 : Carte révisée de la répartition mondiale connue de *Drepanocladus turgescens* (d'après Hedenäs, 2002 ; Karczmarz, 1971)

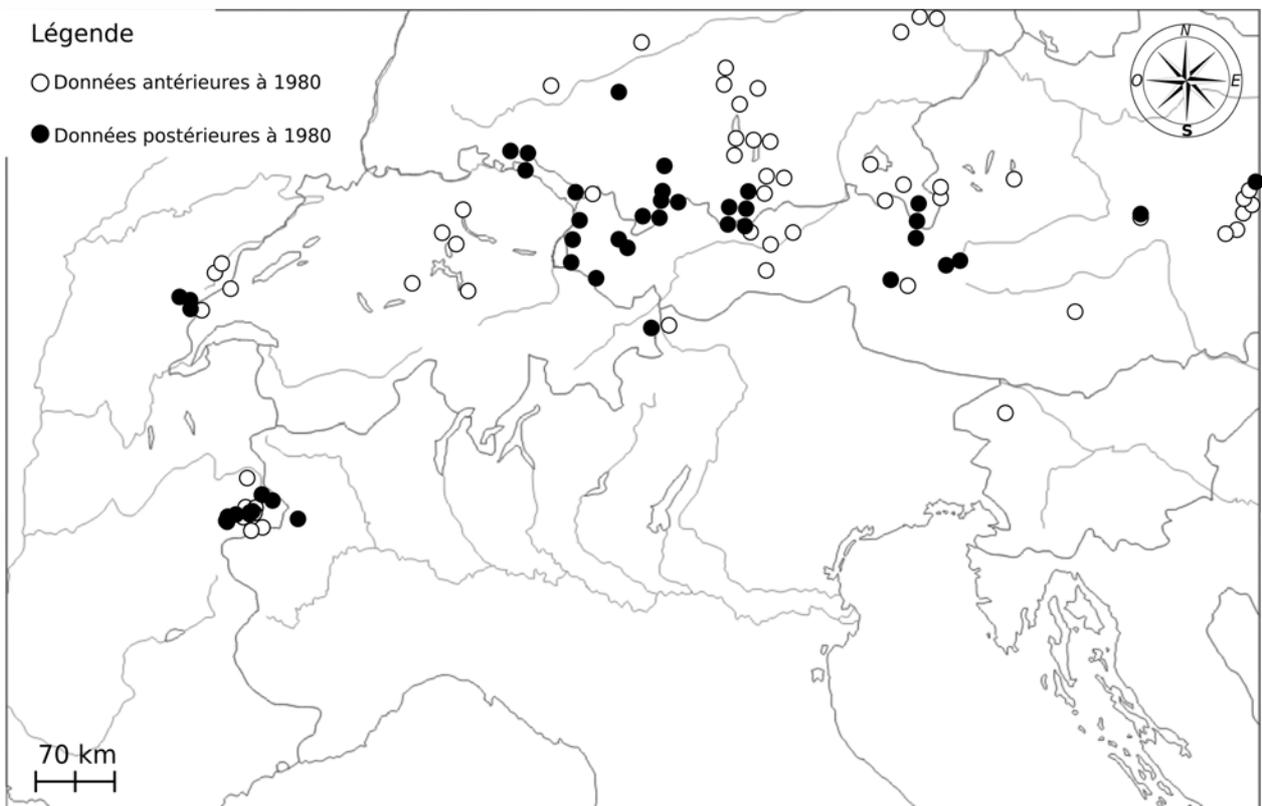


Figure 31 : répartition de *Drepanocladus turgescens* sur l'arc alpin et le Jura (données disponibles). Avec (retravaillé) en noir les données postérieures à 1980 et en blanc antérieures à 1980.

IV. Discussion

La principale difficulté rencontrée pour les relevés de terrain a été le déneigement tardif en cette année 2018 (Fig. 29) des stations à prospecter : la phase de terrain n'a pu commencer que le 15/06/2018. Les résultats d'analyses d'eau ont, par ailleurs, été reçus très tard : le 22/08/2018.

1. Répartition et régression sur l'arc alpin

Pour cette partie de l'étude, les échantillons d'herbiers n'ont malheureusement pas tous pu être consultés, notamment ceux du Conservatoire et Jardin Botanique de la ville de Genève, qui n'autorise pas l'envoi de la totalité des spécimens en une seule fois. Les herbiers de villes comme Strasbourg ou Dijon n'ont pas pu être consultés du fait que les collections bryologiques n'y sont pas entièrement classées et exploitables. L'étude des échantillons disponibles a cependant permis de couvrir de façon correcte l'arc alpin et d'étudier des plantes provenant de localités variées à l'échelle du globe.

La répartition à l'échelle mondiale est assez bien connue si ce n'est quelques rares pays (Turquie et Papouasie Nouvelle-Guinée) où les mentions n'ont pas pu être vérifiées

L'état actuel des connaissances (Fig. 30) permet de préciser que *Drepanocladus turgescens* est bien représenté en Europe du Nord, au Groenland et en Amérique du Nord (Hedenäs, 2002) ; sa répartition est discontinue en Asie du Nord. Il est intéressant de noter « quelques occurrences à forte altitude dans les régions tropicales de l'Amérique du Sud et d'Asie » (Chavoutier & Hugonnot, 2013) ainsi que deux mentions kényanes situées dans la partie australe du complexe de la Vallée du Grand Rift (Karczmarz, 1971). En Amérique du Sud cette mousse est présente en Colombie, au Pérou et en Bolivie (Hedenäs *et al.*, 2003a ; Karczmarz, 1971) jusqu'à 4600 m d'altitude (Hedenäs, 2003a). En Asie du Sud elle est retrouvée dans les montagnes de l'Alatau, et une partie de l'Himalaya (Hedenäs *et al.*, 2003 ; Karczmarz, 1971).

À l'échelle de l'arc alpin (Fig. 31), des stations existent ou ont existé en France, en Suisse, en Italie, en Allemagne, en Autriche et en Slovénie (Hedenäs, 2003b) avec des altitudes allant de 400 m (Hedenäs *et al.*, 2003) à plus de 2850 m.

Les données disponibles au sujet de la distribution de l'espèce en Allemagne mettent en évidence un recul apparent du nombre de stations de plaine et de moyenne altitude. L'espèce était par exemple autrefois commune à moins de 600 m dans la région de Munich (Holler, 1879) alors qu'aujourd'hui la quasi totalité des stations allemandes sont situées dans les contreforts des Alpes.

En Suisse, cette espèce était considérée comme éteinte sur la Liste Rouge (Schnyder *et al.*, 2004), une station a été retrouvée depuis la publication de cette Liste Rouge, à 2360 m d'altitude (Bisang & Hedenäs, 2017).

En Italie, l'espèce était déclarée éteinte jusqu'à sa redécouverte en 1996, dans un marais à 1960 m d'altitude (Buffa *et al.*, 1998).

En Autriche, les Listes Rouge de Lands la considère vulnérable (Schröck *et al.*, 2013), en danger critique d'extinction (Zechmeister *et al.*, 2013) ou même disparue (Köckinger & Schröck, 2017). En dehors du milieu alpin, l'espèce est considérée comme en danger critique d'extinction, alors qu'elle y était auparavant relativement commune (communication personnelle de Heribert Köckinger), notamment autour de Vienne. Sa forte régression est imputée aux pratiques de foresterie et évolutions des techniques agricoles (Zechmeister *et al.*, 2013).

En Slovénie elle est en déclarée en danger critique d'extinction avec une seule mention, datant de 1967 (Martinčič, 2016).

En Vanoise, *Drepanocladus turgescens* n'a pas été retrouvé sur les bordures des lacs de Tignes et du Mont-Cenis, a priori à cause de la construction de barrages. Ces mentions historiques n'ont pas pu être recherchés dans le cadre de cette étude par manque de temps. Elle a cependant été découverte sur plusieurs localités ces quinze dernières années (fond d'Aussois, Bellecombe, fond des Fours). L'hypothèse d'une régression généralisée des populations de Vanoise ne peut pas être confirmée.

Dans le Jura, à une altitude bien plus faible mais dans un contexte climatique différent, il est constaté que les stations connues à ce jour sont bien moins nombreuses qu'auparavant, notamment sur des zones qui ont été drainées/boisées (le complexe tourbeux de Frasné notamment) ainsi que sur des bordures de lacs actuellement cultivées (Lac de l'Abbaye, Saint-Point, Remoray, etc.). L'espèce aurait apparemment disparu du Jura suisse, où elle était connue auparavant, les raisons ne sont pas citées (Hedenäs *et al.*, 2003a).

2. Écologie et sexualité

Les flores sont des outils précieux mais ce sont les articles, prospections de terrain et échantillons d'herbiers qui ont permis le plus d'analyses sur ces thématiques. La sexualité de *Drepanocladus turgescens* est assez étudiée mais tout ce qui concerne la description fine de son écologie et de la dynamique des populations est moins bien documenté.

En Vanoise, *Drepanocladus turgescens* évolue en grande partie en banquettes sur des sols peu profonds de divers faciès du *Caricetalia davallianae*, habitat considéré peu commun pour cette espèce à l'échelle mondiale (Dierßen, 2001). En Italie l'apport en eaux de sources et de fonte des neiges dans un environnement calcaire semble similaire aux stations de Vanoise (Buffa *et al.*, 1998). En Suisse, l'habitat en bordure de cuvettes sur une zone modérément pâturée est similaire à certaines stations de Vanoise (Bisang & Hedenäs, 2017). Les configurations d'habitats sont similaires à d'autres descriptions comme en Scandinavie (Hedenäs, 1993) ou Pologne (Krajewski, 2017) mais l'étude a permis de mieux caractériser le fonctionnement des stations, au moins pour la Vanoise.

Les variables physico-chimiques les plus pertinentes à récolter sur des stations de mousses pleurocarpes aquatiques restreintes à des milieux alpins ou frais étaient le pH et la conductivité électrique de l'eau (Štečová *et al.*, 2008 ; Hedenäs & Kooijman, 1996). La valeur moyenne de pH de 7,4 ainsi que les valeurs extrêmes correspondent aux données récoltées en Suisse (Hedenäs *et al.*, 2003a). Il n'y a pas de comparaison disponible pour les autres paramètres relevés mais ils in-

diquent que les populations de Vanoise évoluent dans des eaux dures et peu chargées en ions. Les valeurs de calcium et d'hydrogéocarbonates s'échelonnent depuis des quantités négligeables jusqu'à des valeurs importantes comparé à des données d'autres cours d'eau du département (Recherche|Naiades, 2018). Les valeurs les plus faibles étant relevées à Aussois et Bellecombe, stations pâturées, mais aussi sur la plus grosse station connue, au Mollard de la Loza. L'espèce, reconnue comme calcicole (Dierßen, 2001), semblerait, de fait, pouvoir se contenter d'eaux dures à défaut d'être chargées en ces éléments.

D'après la bibliographie et les résultats de l'étude, le schéma de la dynamique de l'espèce serait une installation sur des milieux minéraux de type berges de torrents alpins pour ensuite décroître lentement avec l'évolution de l'habitat : la profondeur de sol augmentant (Tyler, *et al.* 2018), le milieu est colonisé par des espèces plus compétitrices de la classe des *Caricetalia davaliana*.

En Vanoise, *Drepanocladus turgescens* et les muscinées compagnes se développent en général sur un milieu qu'elles créent, les banquettes (Fig. 9). Dans l'unique station visitée dans le Jura, *Drepanocladus turgescens* pousse sur les parois de hauts touradons de *Cyperaceae*.

Les cortèges décrits en Scandinavie (Hedenäs, 2002) ou dans des carottages d'Europe de l'Est (Žmuda, 1914) sont très différents de ceux découverts en Vanoise. Des descriptions des cortèges bryophytiques qui accompagnent *Drepanocladus turgescens* sont disponibles pour deux pays limitrophes de l'arc alpin.

En Suisse le cortège muscinal associé est bien décrit (Bisang & Hedenäs, 2017), l'espèce est associée à *Brachythecium mildeanum*, *Oncophorus integerrimus*, *Palustriella falcata*, *Scorpidium cossonii*, *Tomentypnum nitens*, *Tortella fragilis*, *T. tortuosa* et *T. densa*. Il y a donc quelques espèces en commun mais il est intéressant de relever que plus de la moitié ne sont pas retrouvées sur une seule des stations de Vanoise.

En Italie, il semble que l'espèce se développe dans des communautés vasculaires similaires à celles de Vanoise, la description des bryophytes fait état de nombreuses *Amblystegiaceae* (*Drepanocladus* et *Calliergon*) compagnes. Ce cortège s'éloigne des strates muscinales d'un certain nombre de stations de Vanoise mais s'apparente, de fait, plutôt aux configurations des populations du Jura français.

Les seules études sur la sexualité de cette mousse ont été faites en grande partie sur la base d'échantillons d'herbiers. Cette situation peut engendrer des interprétations erronées du fait qu'un individu n'est pas toujours collecté aléatoirement et qu'il ne représente pas forcément toute la population. Les résultats révèlent que les individus expriment très rarement une sexualité à travers la présence d'anthéridies ou d'archégonies (5 %) et il n'y a qu'un petit nombre d'individus où l'on retrouve des sporophytes (3,6%), quasi exclusivement sur des localités de plaine (Bisang & Hedenäs, 2005).

Sous nos latitudes, les seules notes disponibles à propos de la fertilité de cette espèce indiquent que la synthèse des données disponibles à l'époque sur le territoire des Alpes ont uniquement permis de découvrir des individus femelles alors que les populations sont en général stériles (Limpricht, 1904), comme en Vanoise. L'absence d'anthéridies serait due à l'absence de mâles ou alors à des facteurs génétiques, peu compris, empêchant leur expression. La thèse d'un coût plus

élevé pour la production d'anthéridies par le gamétophyte est rejetée, d'ailleurs si cela avait été le cas elles auraient dû être détectées en faible quantité (Bisang & Hedenäs, 2005). Un développement tardif des anthéridies ne peut être évoqué suite à l'examen de nombreux échantillons de l'arc alpin prélevés aux alentours de septembre et octobre, la neige arrivant juste après.

En Vanoise, les stations exprimant des archégonies sont d'ailleurs uniquement des stations avec un sol très peu profond, un couvert de plantes vasculaires faible et une très forte densité de *Drepanocladus turgescens*. Il est possible de suggérer qu'aux stades pionniers les organismes utilisent une part des ressources à la production d'archégonies mais que, compétition faisant, les ressources soient finalement allouées à la production de ramifications pour tenter de conserver une surface d'habitat.

Son moyen de dispersion est ainsi végétatif à travers la scission les bourgeons cassants de l'apex rendus extrêmement fragiles après dessiccation (Limpricht, 1904), mécanisme constaté sur le terrain. Ces bourgeons apicaux seraient ensuite disséminés via le vecteur aquatique du milieu. Les lignes d'abscissions sont observées sur toutes les stations relevées mais pas sur toutes les tiges, il semble plus que probable qu'il s'agisse d'un mécanisme commun chez cette espèce. Ce mécanisme est connu chez des acrocarpes mais jusqu'alors non documenté chez les pleurocarpes.

Les données de robustesse n'ont pas pu être exploitées. En effet, les échantillons français contemporains ont des valeurs très similaires aux anciens, il n'y a qu'une part des échantillons de Norvège et d'autres localités nordiques qui font état d'une robustesse plus importante. Il ne faut pas négliger la sélection des spécimens d'herbiers par les collectionneurs, qui sont souvent de beaux individus, parfois non représentatifs de la population. Enfin, au niveau statistique les valeurs de corrélation sont faibles et les mesures donnent des résultats très homogènes, il serait hasardeux de donner des pistes sur ces analyses.

3. Menaces potentielles en Vanoise

De nombreux milieux favorables de la classe du *Caricetalia davallianae* ne sont pas colonisés, notamment sur les zones pâturées : ces sites sont dominés par *Drepanocladus aduncus*, *Palustriella falcata/decipiens*, *Sarmentypnum sarmentosum/exannulatum*, *Campylium stellatum*, *Calliergon richardsonii* et des *Nostoc sp.*.

Le caractère « patrimonial » de certaines stations est à relever avec des espèces comme *Eriophorum vaginatum*, *Cinclidium stygium*, *Amphidium lapponicum*, *Carex dioïca*. Ces milieux sont dynamiques et donc vulnérables face à des perturbations

Le phosphore, l'azote et ses dérivés sont un signe d'enrichissement connu du milieu. Les écarts sont importants : les taux d'azote total et de phosphore peuvent être environ vingt fois plus élevés selon les stations, les dérivés de l'azote ne représentent, eux, que des taux très faibles.

Le phosphore étant l'élément limitant la croissance des plantes dans le milieu (Carpenter, 2005), ses variations sont très intéressantes. Vis-à-vis de ce paramètre (Phosphore et eutrophisation - Encyclopédie de l'environnement, 2018), *Drepanocladus turgescens* semble en effet préférer des eaux mésotrophes plutôt qu'oligotrophes voire ultra-oligotrophes. Les plus belles stations, non pâturées et sexuées, sont toutes classées légèrement mésotrophes vis-à-vis des taux de phosphore avec une exception pour A1 et BP2, faisant toutefois cas de beaux couverts malgré le pâturage. F1 est cependant une exception : de belles densités s'y trouvant.

4. Protocole

Les relevés des couverts muscinaux lors de la phase terrain sont très proches des recouvrements réels et d'une bonne exhaustivité, les espèces en densité très faible influencent peu les résultats de l'analyse de plus de 450 quadrats.

La quantification de la reproduction végétative par scission des apex n'a pas pu être étudiée sur le terrain du fait des aléas liés à l'humidité voire l'immersion des tiges.

Les carottages auraient permis d'appuyer l'hypothèse de la production d'archégonies au stade pionnier du milieu mais ils nécessitent une profondeur de sol importante sous des stations contemporaines, ce qui ne correspond pas à l'écologie de l'espèce. Une campagne de carottage des zones humides de Vanoise permettrait sûrement la découverte de nombreuses « paléo-localités » de *Drepanocladus turgescens*, éventuellement avec des archégonies.

V. Conclusion

Malgré une phase de terrain très tardive, l'étude a pu être effectuée dans son intégralité.

L'étude des populations de Vanoise a permis de mieux appréhender le comportement de *Drepanocladus turgescens* et sa dynamique au sein des milieux où elle s'installe ainsi que ses exigences écologiques à l'étage alpin. Le descriptif qui suit s'établit sur la base de tendances statistiques significatives voire très significatives mais ne permet d'avancer que des hypothèses.

L'espèce évolue dans des eaux dures, légèrement alcalines, ultra-oligotrophes à mésotrophes avec une préférence pour ces dernières, les taux d'hydrogéocarbonates et de calcium importent finalement peu.

Ainsi, la mousse s'installerait en premier lieu sur des torrents et ruisselets alpins. Ces milieux minéraux vont lui permettre de se développer librement, couvrant petit à petit toute la surface en denses banquettes et amoncelant de la matière organique sous ses tiges. Elle semble éviter les chenaux et buttes. Cette situation intermédiaire de banquette permet sûrement de limiter pour un temps la compétition avec d'autres bryophytes et ne pas rester immergée toute l'année. L'hypothèse proposée suite à ce travail est que c'est durant ce stade pionnier que l'espèce engage ses ressources dans la production de structures sexuées, étant donné que ce sont les uniques cas de figure où les archégonies sont observées. Les schémas de distribution des individus exprimant une sexualité sont toutefois très variables et les stations sexuées détectées dans les herbiers récents n'ont pas toutes été retrouvées dans cet état (PN1 et 2, au fond des Fours), il peut être suggéré que les archégonies ne sont pas forcément produits chaque année.

Suite à ce riche stade pionnier, la profondeur de sol augmentant permet l'arrivée de nombreuses plantes vasculaires et bryophytes qui vont, peu à peu, restreindre les patches de *Drepanocladus turgescens*. L'hypothèse est que, dans cette situation, les tiges n'allouent plus leurs ressources à la production d'archégonies mais plutôt à celle de ramifications, de plus en plus nombreuses lorsque la densité décroît. Ce phénomène permettrait à l'espèce de conserver, pour un temps, un espace qu'elle remplit entièrement. Cette dynamique pourrait être relativement efficace pour la pérennité d'une population comme le suggère les résultats des deux carottages et la

grande persistance des macro-restes dans les dépôts. Il serait intéressant de travailler sur la solidité de ces ramifications pour savoir s'il s'agit effectivement de ramifications ou si, au contraire, elles pourraient avoir un rôle de multiplication végétative en plus des apex fragiles.

En Vanoise, et au moins anciennement dans le Jura, les populations expriment uniquement des structures femelles quand elles ne sont pas stériles. Cependant, le fait que les structures sexuées puissent n'être présentes que certaines années pourrait sous-estimer le ratio réel entre stations stériles et sexuées (femelles).

La répartition de *Drepanocladus turgescens* à l'échelle du globe, mais aussi de l'arc alpin, semble bien connue notamment grâce aux pays fortement impliqués dans la bryologie. Il est toutefois important de préciser que chez cette espèce les individus produisant des structures mâles existent bien et que des sporophytes sont observés sur de rares localités de Scandinavie et d'Amérique du Nord.

La comparaison des données anciennes et récentes permet de dévoiler une régression globale des stations hors de l'étage alpin dans les Alpes.

Le caractère relictuel de *Drepanocladus turgescens* sur l'arc alpin est plus qu'accentué par la disparition des localités de basse altitude.

Dans le Jura, la disparition de nombreuses localités semble due à des activités anthropiques telles que des drainages (complexe de Frasné) ou encore des cultures intensives en bordure des lacs et bas-marais (comme par exemple au Lac de l'Abbaye).

En Vanoise, l'analyse de l'ensemble des données récoltées ne permet pas de confirmer ni d'infirmier l'hypothèse d'une régression : de nouvelles localités ayant été découvertes en parallèle de la disparition de certaines.

Le Parc national de la Vanoise endosse donc une très forte responsabilité pour la conservation de cette espèce qui devrait trouver dans le cœur du Parc un espace favorable à sa survie.

Dans le Jura, la préservation des habitats si particuliers de cette espèce pionnière, présente actuellement dans des stations aux caractéristiques différentes de celles de Vanoise, reste plus problématique.

Les taux d'azotes contenus dans l'eau de certaines stations sont importants mais l'élément limitant étant le phosphore, une piste solide est proposée au vu des résultats vis-à-vis de cet élément. Les stations les plus denses et sexuées, ainsi que BP2 et A1, sont toutes dans des eaux légèrement mésotrophes au regard de valeurs de phosphore supérieures 0,1 mg/L. Il semblerait donc que *Drepanocladus turgescens* nécessite des valeurs de phosphore non négligeables pour se développer pleinement dans la plupart des cas.

Un essai d'exclus pourrait être judicieux sur les populations de B1, sur une surface plus importante que la station. Une évolution des densités des bryophytes en général pourrait être testée après quelques années de gestion dans ce sens pour savoir si les apports en phosphore prévalent sur le piétinement ou pas. Les autres stations n'étant pas affectées par le pâturage ou quoi que ce

soit d'autre, aucune mesure de gestion ne peut être proposée si ce n'est de ne pas oublier leur présence et de proposer un suivi sur le long terme.

L'analyse des concentrations en phosphore de nombreuses stations des Alpes, mais aussi d'Europe du Nord, permettrait sûrement d'éclairer les interrogations persistant sur ce paramètre et son importance.

Une étude génétique (Hedenäs *et al.*, 2016) serait judicieuse pour savoir si la Vanoise, ou même l'arc alpin, abrite des individus mâles n'exprimant plus leurs structures sexuées ainsi que pour connaître le degré d'isolement génétique des populations.

C'est une chance que la plupart des stations françaises de *Drepanocladus turgescens* se situent dans le cœur d'un Parc national où les actions et suivis sont facilités.

Le bilan des populations de Vanoise est mitigé, de nouvelles stations ne manqueront pas d'être découvertes. Le fond des Fours, avec une seule touffe sur les rochers quasi nus, ainsi que la mention non retrouvée sous le Lac du Génepy, semblent indiquer que les efforts de colonisation existent toujours.