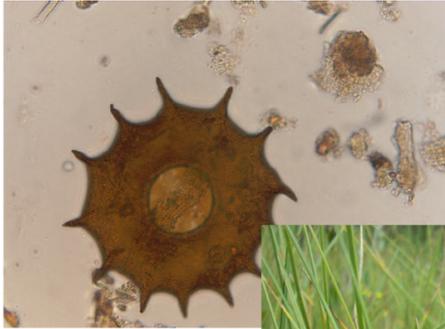


Etude de marais favorables et défavorables à la réintroduction de *Saxifraga hirculus* dans le Jura



VOLUME I - Texte

Thierry Arnet

Mai 2012

Université de Neuchâtel, Laboratoires Sol et Végétation et Biologie du Sol
Université de Lausanne, département d'Ecologie et d'Evolution

Sous la direction de
Edward Mitchell (UniNE, Biologie du Sol), Jean-Michel Gobat (UniNE, Sol et Végétation)
et de Pascal Vittoz (Unil, DEE)

Sommaire

Résumé/Abstract

1. Introduction	1
1.1 Contexte général	1
1.2 <i>Saxifraga hirculus</i> L.....	1
1.3 Les bioindicateurs.....	6
1.3.1 Les indicateurs biologiques chlorophylliens.....	7
1.3.2 Les amibes à thèque.....	7
1.4 Problématique et objectifs de l'étude.....	9
1.5 Hypothèses.....	10
2 Matériel et méthodes.....	11
2.1 Démarche générale de la recherche	11
2.2 Zone d'étude : la Haute-Chaîne du Jura	12
2.2.1 Contexte géologique et climatique	12
2.2.2 Description des sites d'étude	13
2.3 Première étape : végétation et microtopographie.....	24
2.3.1 Choix des zones étudiées	24
2.3.2 Les relevés de végétation	25
2.3.3 La microtopographie	25
2.3.4 Prétraitement statistique : choix des emplacements pour échantillonner les sols et microsynusies	26
2.4 Deuxième étape : échantillonnage du substrat.....	27
2.4.1 Prélèvement et description des monolithes de tourbe.....	27
2.4.2 Prélèvement de la strate muscinale pour l'étude thécamoebienne de surface	28
2.5 Troisième étape : analyses au laboratoire	28
2.5.1 Analyses pédologiques	28
2.5.2 Analyse thécamoebienne	30
2.6 Analyses statistiques	32
2.6.1 Analyses multivariées non contraintes.....	32
2.6.2 Analyses canonique de redondances (RDA).....	32
2.6.3 Analyse factorielle multiple (MFA)	33
3. Résultats.....	34
3.1 Analyses phytosociologiques.....	34
3.1.1 Analyse des plantes vasculaires	34

3.1.2 Analyse de la strate muscinale	36
3.2 Analyses pédologiques	37
3.3 Analyse thécamoebienne	39
3.4 Influence des variables environnementales sur les relevés	41
3.5 Influence des variables environnementales sur les microsynusies	43
3.6 Comparaison des marais favorables ou non à <i>S. hirculus</i> en fonction d'une analyse regroupant tous les jeux de données obtenus au cours de cette étude	47
3.7 Étude paléoécologique des différents marais	49
3.8 Description de la microtopographie	52
4. Discussion	54
4.1 La végétation	54
4.1.1 La communauté vasculaire	54
4.1.2 La communauté bryophytique	56
4.2 Les variables environnementales	57
4.2.1 Le groupe favorable	58
4.2.2 Le groupe séchard	59
4.2.3 Le groupe acide	59
4.2.4 Résumé des variables environnementales	61
4.3 Distribution des communautés thécamoebienne de surface	61
4.3.1 Positionnement des différentes microsynusies	62
4.3.2 Dynamique des relevés qui prêtent à une attention particulière	63
4.3.3 Informations dégagées par l'analyse multifactorielle	65
4.3.4 Le reflet des conditions environnementales par les organismes	67
4.4 Espèces compagnes/bioindicatrices	67
4.4.1 Espèces de plantes vasculaires	67
4.4.2 Espèces thécamoebiennes	67
4.5 Synthèse des conditions écologiques	69
4.6 Tentative(s) de réintroduction	70
4.7 Paléoécologie	71
4.7.1 Caractéristiques des différentes communautés paléoécologiques	71
4.7.2 Causes de disparition de <i>S. hirculus</i> selon la bioindication des amibes	72
4.7.3 Evolution des différents marais	74
4.7.4 Raisons de l'assèchement des relevés	76
5. Conclusion et perspectives	77
5.1 Conclusion	77

5.2 Perspectives	78
6. Bibliographie	80

Résumé

En Suisse comme dans pratiquement toute l'Europe, la pression exercée sur les terres est extrêmement forte. En effet, l'agriculture ainsi que beaucoup d'autres pratiques anthropiques modifient et perturbent les zones sensibles comme les bas-marais, les haut-marais, ou encore les prairies maigres. A force de nuire à ces écosystèmes, ceux-ci finissent par disparaître. Avec la raréfaction, ou la disparition de ces milieux particuliers, la biocénose qui lui est associée disparaît également. *Saxifraga hirculus* .L, aussi communément appelé saxifrage œil-de-bouc ou saxifrage dorée, est une espèce végétale faisant partie du cortège d'espèces vivant dans ces milieux rares que sont les bas-marais.

La saxifrage œil-de-bouc est aujourd'hui une espèce menacée en Suisse et dans toute l'Europe. Elle a toutefois été beaucoup plus abondante par le passé. En effet, au début du XX^e siècle, cette espèce était présente dans plus d'une vingtaine de marais situés pour la plupart dans la haute chaîne jurassienne ainsi que le long des Préalpes. Aujourd'hui, le marais des Amburnex, également appelé sèche de Gimel, est le dernier marais de Suisse abritant encore cette espèce.

La saxifrage dorée est une espèce vivant dans les bas-marais alcalins, ou idéalement dans les marais de sources. Bien qu'elle ne supporte pas d'être totalement immergée, elle nécessite un milieu humide durant son développement. L'humidité nécessaire à sa survie est notamment apportée par une nappe d'eau proche de la surface. De plus, contrairement à d'autres espèces de marais qui s'enracinent dans la tourbe, *S. hirculus* à la particularité de s'enraciner dans la couche inférieure, morte, de la strate bryophytique, ce qui la rend particulièrement vulnérable aux fluctuations de la nappe d'eau.

Les objectifs de ce travail sont divisés en trois parties : 1) identifier les sites favorables à la réintroduction de *S. hirculus* dans le Jura, 2) définir de façon précise l'écologie de cette espèce rare à l'aide de différents types de bioindicateurs 3) étudier la paléoécologie, à l'aide des amibes à thèque, les différents marais qui abritaient jadis *S. hirculus*. Les espèces de plantes vasculaires, les espèces bryophytiques ainsi que la communauté thécamoebienne constituent les trois types de bioindicateurs utilisés afin de caractériser et d'identifier les marais les plus favorables à la saxifrage dorée.

Selon les résultats obtenus, il existe encore des marais favorables à la réintroduction de *S. hirculus* dans le Jura. Le nombre de sites favorables varie selon le type de bioindicateur utilisé. Il s'avère que la communauté thécamoebienne reflète de manière plus précise les conditions environnementales que ne le fait les espèces de plantes vasculaires. Selon la communauté thécamoebienne, cinq marais présentent actuellement des conditions environnementales favorables au développement de *S. hirculus*. Seul les marais de la Trélasse, marais n'abritant actuellement pas *S. hirculus*, présente des conditions favorables à sa réintroduction. D'autres marais, tels que le marais des Verrières, de la Vraconnaz et de la Chaux-d'Abel sont potentiellement favorables à l'écologie de *S. hirculus*, mais se trouvent pour l'instant dans une certaine dynamique qui ne permet pas d'affirmer clairement s'ils sont favorables ou non à une réintroduction. Cependant une éventuelle réintroduction dans ces marais en transition pourrait être envisagée. Les espèces d'amibes à thèques permettront peut-être suite à cette étude, d'identifier de manière plus précise les marais favorables à la réintroduction de l'espèce.

L'étude paléoécologique des marais n'a pas, ou du moins que partiellement, permis de mettre en évidence les raisons de la disparition de *S. hirculus*. En revanche, elle a permis d'avoir un bref aperçu des conditions écologiques passées ainsi que de l'évolution générale des différents marais étudiés.

Mots clés : *Saxifraga hirculus*, arc jurassien, bas-marais, relevé phytosociologique, bioindication, HISTOSOL espèces vasculaires, communauté thécamoebienne, bryophytes, paléoécologie.

Abstract

In Switzerland as everywhere in Europe, the pressure on the land is extremely intense. Agricultural practices as well as other human activities disturb delicate zones such as fens, peat bogs poor grasslands or other rare and endangered ecosystems. These ecosystem often disappear as a consequence of the disturbance they endure. Along with the rarefaction of this habitat the associated fauna becomes rare or extinct. *Saxifraga hirculus* also known as golden saxifrage is one of this species (vascular species) that live in fens, one of these rare endangered ecosystems.

S. hirculus is considered a threatened species in Switzerland and in entire Europe. However, in the past this plant was more abundant. At the beginning of the 20th century, the species was found in more than twenty sites, located along the Jura and Préalpes Mountains. Today, this plant is present only in a single fen located near the col du Marchairuz : le marais des Amburnex.

S. hirculus is a species that lives in fens, ideally in spring fens. This species needs an environment with a high percentage of humidity, but it doesn't bear to be totally immersed. For this reason, this plant needs a high water table, and an important bryophytic carpet that preserves humidity. In addition, contrary to other species that live in the fen, *S. hirculus* takes root in the lower level of the stratum of the bryophytic carpet, which makes it particularly vulnerable to high fluctuations in the water table.

The objectives of this work are divided into three parts: 1) the identification of favorable sites for the reintroduction of *S. hirculus* in the Jura, 2) the detailed definition of the ecology of this rare species with the use of different types of bioindicators and the comparison of their precision, 3) the paleoecological study using testate amoebae of sites where *S. hirculus* was present in the past.

Three types of bioindicators were used to characterize and identify the fens that are most suitable for the development of *S. hirculus*: the vascular plants, bryophytes and testate amoebae.

The obtained results suggest there are still favorable fens for the reintroduction of *S. hirculus* in the Jura Mountains. The number of favorable sites varies as a factor of the applied bioindicators. The community of testate amoebae reflect the environmental conditions more precisely than the vegetation. Based on the testate amoeba community results there are 4 fens that could be suitable for the reintroduction of *S. hirculus*.

The paleoecological study of the fens has not confirmed the hypothesis, precisely, the disappearance of *S. hirculus* cannot be explained or at least not entirely.

However, this study has given an insight into the past ecological conditions and the general evolution of the different fens. It has laid a ground work for using testate amoeba to identify suitable fens for a future reintroduction of *S. hirculus*.

Key words: *Saxifraga hirculus*, Jura Mountains, fen, peatbog, vegetation, bioindication, HISTOSOL, vascular plants, bryophyte, testate amoebae, paleoecological analysis.

1. Introduction

1.1 Contexte général

Avec l'augmentation de la population (habitations, pression humaine, etc.) ainsi que de la pression agricole, certains milieux caractérisés par des conditions écologiques très particulières (oligotrophie, eau stagnante) sont devenus rares et menacés. Les bas-marais et les hauts-marais sont des milieux qui ont été par le passé fortement perturbés par l'Homme. Étant donné que ces milieux ne sont que peu rentables du point de vue agricole et « considérés comme dépourvus de valeurs » (Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009a), ils ont été assainis et aménagés afin de créer de nouvelles surfaces utilisables pour l'agriculture. En effet, une fois drainés et asséchés, les sols des marais deviennent très fertiles suite à la minéralisation de la matière organique, et sont donc propices à l'agriculture. En plus de la conversion en terrains agricoles, les hauts-marais ont aussi été fortement exploités pour la tourbe de chauffage durant les deux guerres mondiales, puis pour la tourbe horticole jusque dans les années 70 (Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009a; Gobat *et al.*, 2010). Ces éléments contribuent encore actuellement à la raréfaction de ces milieux. En détruisant ces biotopes, les biocénoses souvent relativement rares qui leurs sont associées, dont l'espèce végétale très spécialisée *Saxifraga hirculus*. L fait partie, sont par la même occasion amenées à disparaître.

1.2 *Saxifraga hirculus* L.

Biologie de l'espèce

S. hirculus est une espèce végétale menacée de disparition en Suisse (Käsermann & Moser, 1999; Lauber *et al.*, 2001; Vittoz *et al.*, 2006). Selon l'UICN (Union internationale pour la conservation de la nature), cette espèce est non menacée dans le monde, mais est en danger d'extinction en Suisse comme en France.

Cette espèce est aussi connue sous le nom de saxifrage dorée ou saxifrage œil-de-bouc. Il s'agit d'une espèce pérenne. A l'état végétatif, ce chaméphyte se distingue des autres petites espèces comme *Epilobium palustre* par ses feuilles alternes lancéolées. Elle est rampante en phase végétative, puis lorsque la période de floraison survient, une tige florifère s'élève à une quinzaine de centimètres du sol et permet aux boutons de fleurir (figure 1.1). La floraison se déroule de mi-juillet à mi-septembre. A l'extrémité de cette tige feuillée se trouvent 1 à 3 fleurs. Celles-ci possèdent des pétales jaunes vifs, ponctués de petites taches orange. La pollinisation se fait par la faune entomophile, principalement par des diptères (Warncke *et al.*, 1993; Dehondt & Ferrez, 2004). La dissémination des graines se fait principalement par barochorie, bien que d'autres moyens de dispersion existent comme la zoochorie ou l'hydrochorie. La saxifrage dorée est une espèce qui peut également se reproduire de façon asexuée par l'intermédiaire de stolons (Vittoz *et al.*, 2006).



Figure 1.1 : Pieds et fleurs de saxifrage dorée. Ces photographies mettent en évidence la longueur de la tige florifère (Photos : Thierry Arnet, 2010).

Écologie de *S. hirculus*

Selon les valeurs de Landolt, *S. hirculus* est une espèce vivant dans un climat subocéanique ($K=2$), ne supportant que peu d'être dans des lieux ombragés ($L=4$), elle se trouve en contact permanent avec la nappe d'eau ($F=4.5^{\wedge}$). Cette espèce nécessite également une humidité constante ($W=1$). Son optimum écologique se trouve à pH acide à neutre ($R=3$) et se situe dans le domaine mésotrophe ($N=3$) (Landolt & Bäumlér, 2010).

La saxifrage dorée est une espèce qui croît dans les marais de transition méso et oligotrophiques, ou idéalement dans les marais de source. Cette espèce se développe la plupart du temps sur de micro buttes formées par des bryophytes, surélevées d'une dizaine de centimètres au dessus de la nappe phréatique (figure 1.2). Bien qu'elle ne supporte pas d'être totalement immergée, elle nécessite un milieu constamment humide, d'une part grâce à la présence d'une nappe d'eau située à une dizaine de centimètres de profondeur et constante tout au long de l'année et d'autre part grâce à la remontée d'eau par capillarité dans le tapis bryophytique (Vittoz *et al.*, 2006).

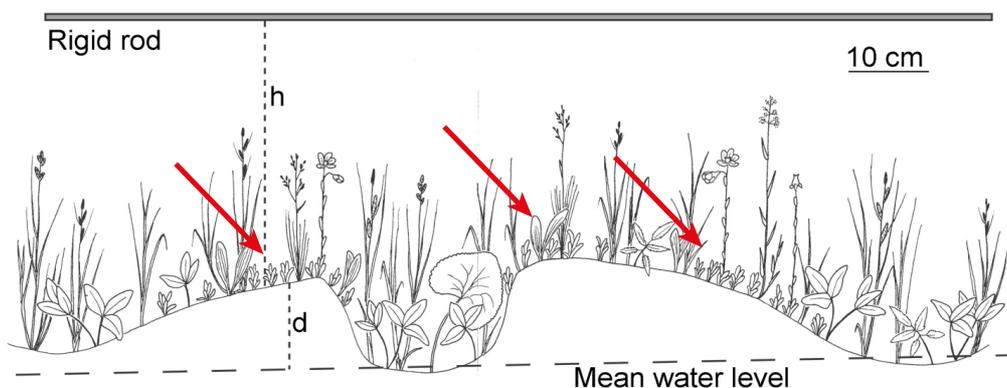


Figure 1.2 : Coupe transversale de deux buttes à l'intérieur d'un marais abritant la saxifrage dorée. Les pieds de *S. hirculus* sont illustrés par des flèches rouges, et se situent à une dizaine de centimètres de hauteur par rapport à la nappe phréatique (d). Le trou situé au centre de l'image pourrait être le résultat d'une pression exercée par le sabot d'une vache (Vittoz *et al.*, 2006).

Introduction

De plus, il semble qu'une eau oxygénée et fraîche soit également favorable au développement de cette espèce rare (Vittoz *et al.*, 2006). Selon Vittoz *et al.* (2006), le pH de la nappe d'eau est proche de la neutralité, voir légèrement alcalin, se situant entre 5,9 et 7,5. La conductivité fluctue entre 60 et 300 $\mu\text{s}/\text{cm}$.

L'enracinement de *S. hirculus* est particulier. En effet, cette espèce ne s'enracine pas directement dans la tourbe comme la majorité des espèces des marais, mais se trouve « enracinée » dans la couche des mousses mortes. La saxifrage œil-de-bouc semble donc « flotter » dans la couche bryophytique morte (figure 1.3).



Figure 1.3 : Photographie illustrant la distribution horizontale des racines de *S. hirculus* à l'intérieur du tapis de mousse (Photographie T. Wyss).

Un recouvrement important de la strate muscinale est nécessaire au développement et à la survie de cette espèce.

Bien qu'elle ne s'enracine pas directement dans la tourbe, il semble que la texture de celle-ci joue un rôle sur le développement de *S. hirculus*. En effet, étant donné que la saxifrage dorée a besoin d'une eau circulante et oxygénée, un HISTOSOL FIBRIQUE permet une meilleure circulation d'eau que la tourbe très humifiée et très dense d'un HISTOSOL SAPRIQUE par exemple (Vittoz, 1998; Vittoz *et al.*, 2006; Baize *et al.*, 2009). Cependant, peu de données existent à ce jour quant au type de substrat idéal au développement de *S. hirculus*.

La saxifrage dorée est une espèce héliophile, petite et peu compétitive. Pour ces raisons, un faible recouvrement de la strate herbacée est indispensable à son développement, sans quoi, cette espèce rare ne peut plus percevoir suffisamment de lumière et finit par s'éteindre. C'est notamment pour cette raison de compétition entre espèces que les conditions trophiques doivent être mésotrophes ou oligotrophes. Olde Venterink (2008) a démontré qu'à de faibles concentrations d'azote, *S. hirculus* est plus compétitrice que d'autres espèces de marais, telles que les laïches, pour métaboliser cet élément. Les espèces de bryophytes présentes ont également leur importance, puisqu'il semble que les bryophytes du genre *Sphagnum* sont de redoutables concurrentes à *S. hirculus* de par leur croissance plus rapide (Welch, 1964 in Vittoz *et al.*, 2006).

Phytosociologie

L'appartenance de *S. hirculus* à un groupement végétal précis n'est pas claire. En effet, (Käsermann & Moser, 1999) soulignent le fait qu'il s'agit d'une espèce caractéristique de l'alliance du *Caricion*

Introduction

lasiocarpae. D'autres auteurs mentionnent également le fait qu'elle peut se trouver dans l'association du *Caricetum fuscae comaretosum* variante à *Carex diandra*, ainsi que dans le *Caricetum davallianae* (Gallandat, 1982). Une autre étude (Gillet, 1980 in Guyonneau, 2011) met en évidence le rattachement de cette espèce au *Caricetum diandrae*.

Dans le marais des Amburnex (Vaud, Suisse), la saxifrage dorée se trouve dans le groupement du *Caricetum diandrae* (Käsermann & Moser, 1999). Au marais de l'Ecouland (département du Doubs, France) la saxifrage œil de bouc se trouve à la fois dans l'association du *Sphagno-Caricetum dioicae* (Royer et al., 1978 in Guyonneau, 2011), et dans le *Caricetum diandrae* (Dehondt & Ferrez, 2004).

Gillet (1982) a créé une nouvelle alliance dans laquelle se trouve la saxifrage dorée : le *Sphagno-Tomenthygnion*, groupement dans lequel se trouve l'association du *Sphagno (warnstorffii)-Caricetum dioicae*. Cette association représente le groupement de transition entre les bas-marais alcalins et les hauts-marais acides. Cette association est formée par quatre sous-associations (*saxifragetosum*, *paludelletosum*, *typicum*, *polytrichum*) qui sont schématiquement présentées ensemble (figure 1.4), mais qui sont dans la réalité rarement présentes sur la même butte. *Saxifraga hirculus* trouve son optimum écologique dans la sous-association portant son nom (figure 1.4).

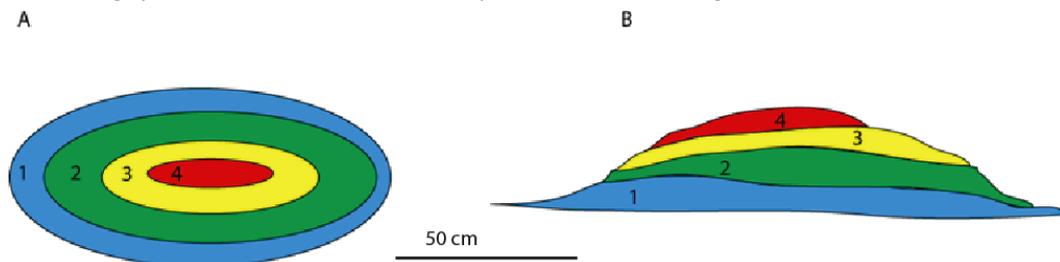


Figure 1.4 : Vue aérienne (A) et vue de profil (B) d'une butte de l'association du *Sphagno warnstorffii-Caricetum dioicae*. Les différentes couleurs représentent le gradient d'acidité, avec le pourtour de la butte basique (1), et le sommet acide (4). Les numéros correspondent respectivement au 1) *saxifragetosum*, 2) *paludelletosum*, 3) *typicum*, 4) *polytrichum*. Adapté d'après les propos de Gillet (1982).

Les quatre sous-associations représentent un gradient de pH, avec la sous-association la plus alcaline et la plus basse, correspondant au *Saxifragetosum* et la sous-association *polytrichum* correspondant au groupement le plus acide et le plus élevé.

L'association du *Sphagno warnstorffii-Caricetum dioicae* est souvent présente sous la forme de buttes, où les quatre sous-associations forment des cercles plus ou moins concentriques qui s'élèvent petit à petit pour aboutir à un haut-marais. Cette association peut se trouver sur les radeaux flottants, ou dans d'anciennes fosses d'exploitation. La présence de ce groupement dans un marais, signifie que le milieu est en évolution, et que le stade terminal n'est pas encore atteint et connu, mais sera vraisemblablement un haut-marais ombrotrophe. Une telle évolution est encore visible actuellement en France, au marais des Pontets (Gillet, 1982).

Chorologie de *S. hirculus*

La saxifrage dorée est une relique boréo-arctique qui se rencontre principalement aux latitudes extrêmes. Plus les latitudes s'éloignent du cercle polaire, plus sa répartition est fragmentée. Cette espèce n'est par ailleurs pas présente dans l'hémisphère sud (figure 1.5) (Vittoz *et al.*, 2006).

Actuellement, la saxifrage œil-de-bouc est présente en relativement grande quantité en Europe septentrionale (Islande, Norvège, Pologne), bien qu'il existe aussi quelques stations isolées dans l'avant pays alpin austral (Käsermann & Moser, 1999; Vittoz *et al.*, 2006). Aujourd'hui les populations de *S. hirculus* déclinent de manière générale en Europe. Il a disparu en Autriche, aux Pays-bas, au sud de la Pologne et en Allemagne. De plus, onze sites sur seize ont disparu en Ecosse et il ne reste plus qu'un site sur huit en France (Dehondt & Ferrez, 2004; Guyonneau, 2011). En Suisse, *S. hirculus* ne se

Introduction

rencontre plus que dans une seule station, au marais des Amburnex situé à proximité du col du Marchairuz, alors qu'elle se trouvait encore dans vingt-cinq marais au début du XX^e siècle. Ceux-ci se trouvaient pour la plupart le long du massif jurassien et le long les Préalpes (figure 1.6).

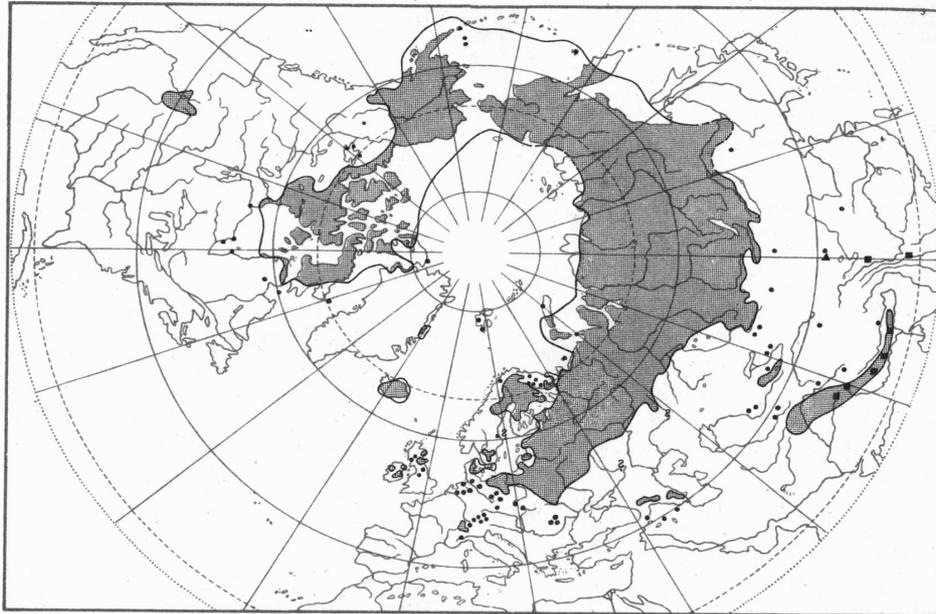


Figure 1.5 : Illustration de la répartition mondiale de *S. hirculus* (Meusel et al., 1965).

Les marais franco-suisses abritant encore S. hirculus

Le marais des Amburnex constitue la dernière grande population de saxifrage dorée d'Europe, puisqu'il abrite plus de 5000 pieds fleuris (Vittoz, 1997). En Plus d'abriter *S. hirculus*, ce marais d'importance nationale accueille d'autres espèces rares comme *Carex heleonastes*, *Meesia triquetra*, ou encore *Paludella squarrosa*. La saxifrage œil-de-bouc y prospère sans difficulté, et est même par endroit abondante. Les conditions écologiques de ce marais semblent taillées pour la saxifrage dorée. En effet, cette importante densité n'est pas le fruit du hasard puisque toutes les conditions environnementales semblent être optimales au développement de cette espèce : les conditions hydriques sont idéales et la strate herbacée est peu dense. Toutefois, en plus des conditions environnementales particulièrement favorables à cette espèce rare, le bétail joue probablement également un rôle majeur et positif dans l'abondance de cette espèce (Vittoz, 1997; Vittoz et al., 2006), puisqu'il 1) crée de petites buttes lors de l'enfoncement du sabot dans la tourbe particulièrement appréciées par les plants de saxifrage dorée (figure 1.2), 2) met à nu la tourbe favorisant la germination des graines (Meškauskaitė & Naujalis, 2006), 3) bloque l'évolution du bas-marais vers le haut-marais, 4) favorise la dispersion des graines et 5) ouvre la strate herbacée favorisant cette espèce héliophile.

Éloignée de 40km à vol d'oiseau du marais des Amburnex, se trouve la station de Bannans. Celle-ci correspond à la dernière station française abritant encore la saxifrage œil de bouc. Ce marais est un ancien haut-marais exploité où se développe actuellement un groupement de bas-marais, le *Caricion diandrae*. *S. hirculus* a été observée pour la première fois dans cette station en 2005. La population de saxifrage dorée est nettement inférieure à celle des Amburnex, la population fluctue entre 51 et 336 pieds fleuris (entre 2005 et 2009) (Guyonneau, 2011). La saxifrage dorée croît sur d'imposantes buttes d'apparence plus sèches que celles présentes au marais des Amburnex. La zone dans laquelle *S. hirculus* se trouve est par ailleurs considérée, selon le plan national d'action, comme inadéquate à cette espèce (Guyonneau, 2011).

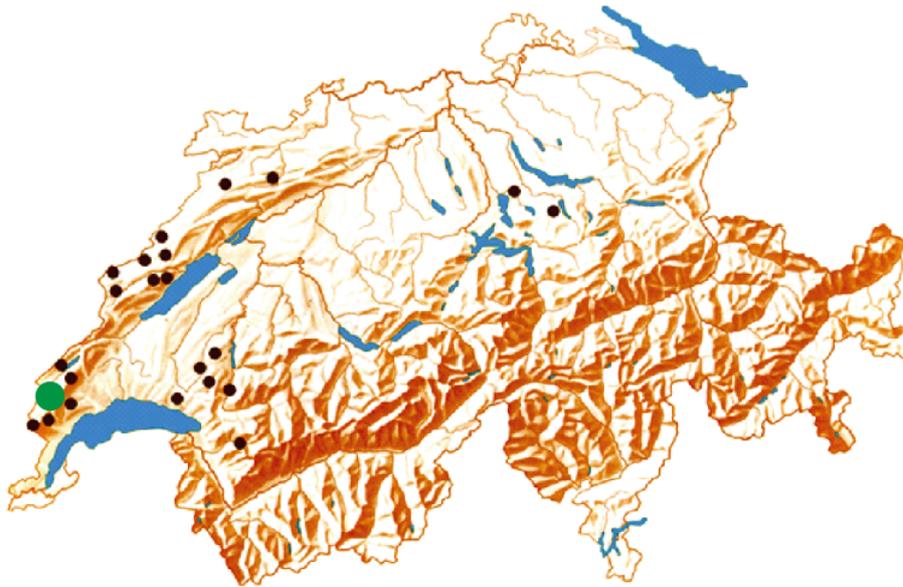


Figure 1.6 : Cette figure montre les anciens sites qui abritaient *S. hirculus* au début du XX^{ème} siècle. Le cercle vert correspond à la station des Amburnex (P.Vittoz, adapté de Welten et Sutter 1982).

*Raisons de la raréfaction de *S. hirculus**

Plusieurs facteurs ont causé la disparition de cette espèce. 1) L'eutrophisation à proximité des marais favorise la croissance d'espèces plus grandes et notamment celles du *Filipendulion* qui ombragent et étouffent la saxifrage dorée. De plus, la litière engendrée par une production primaire trop importante est également nocive à cette espèce, puisqu'elle recouvre la strate muscinale empêchant par la même occasion la saxifrage dorée de percevoir la lumière (Vittoz *et al.*, 2006). 2) Le drainage nécessaire à l'assainissement des zones humides et largement utilisé lors de l'exploitation des tourbières est également néfaste au développement de *S. hirculus*. En effet, étant donné que cette espèce rare a besoin d'être dans un milieu très humide, le drainage pratiqué pour l'assainissement des zones humides a eu un immense impact sur les populations de cette espèce. 3) La cueillette excessive a également eu un impact sur les populations de saxifrage œil de bouc par le passé. Il semble que certains botanistes prélevaient en masse des individus de cette espèce rare, afin de pouvoir les échanger contre d'autres espèces également rares (Käsermann 1995, Vittoz com. pers.). L'impact est néanmoins difficilement quantifiable pour cette espèce. Finalement, 4) le drainage et le captage de sources calcaires n'ont sans doute pas avantagé le développement de cette espèce, même si ces raisons sont probablement les moins influentes des quatre. L'eutrophisation et le drainage semblent donc être les principales raisons ayant conduit à la perte de cette espèce (Vittoz *et al.*, 2006).

1.3 Les bioindicateurs

Un bioindicateur est un organisme qui indique par sa présence des conditions écologiques précises (Blandin, 1986 *in* Gobat *et al.*, 2010). Chaque organisme possède une niche écologique qui lui est propre. Sa présence fournit donc certaines informations sur les conditions écologiques du milieu. Cependant, seules les espèces ayant une amplitude écologique restreinte et précise (espèces sténoïques) sont de véritables indicateurs biologiques.

1.3.1 Les indicateurs biologiques chlorophylliens

Vittoz *et al.* (2006) ont mis en évidence, à l'aide de plusieurs relevés de végétation effectués dans des marais abritant encore la saxifrage œil de bouc, la présence de plusieurs espèces compagnes, indicatrices de milieux humides, qui se trouvent fréquemment à proximité de *S. hirculus*. Ces espèces sont *Carex rostrata*, *Carex diandra*, *Valeriana dioica*, *Galium palustre* et *Caltha palustris*. Certaines autres espèces telles que *Carex limosa*, *Carex nigra*, *Succisa pratensis* et *Menyanthes trifoliata* se trouvent également souvent à proximité des pieds de saxifrage dorée, mais dans une moindre mesure.

Étant donné que *S. hirculus* se développe sur des buttes surélevées à une dizaine de centimètres de la nappe phréatique, et qu'elle s'enracine dans la partie morte de la strate muscinale, une bonne connaissance taxonomique et écologique des espèces bryophytiques présentes dans ces milieux est indispensable à la compréhension du système écologique. De plus, puisque la strate muscinale est directement soumise aux fluctuations ainsi qu'à la qualité chimique de la nappe phréatique, la strate bryophytique devrait refléter très précisément les conditions écologiques du milieu et être par la même occasion un indicateur biologique de premier choix pour la recherche de marais favorables à *S. hirculus*. Un inventaire des espèces bryophytiques prélevées au pied de la saxifrage œil de bouc (sur ces petites buttes) a par ailleurs déjà été réalisé dans le marais des Amburnex (Vittoz, 1998). Ces espèces, comme *Plagomnium elatum*, *Caliergon giganteum*, *Drepanocladus revolvens* et *Calliergonella cuspidata* (liste non exhaustive), sont pour la plupart indicatrices de conditions humides et riches en bases.

1.3.2 Les amibes à thèque

Caractéristiques générales

Les amibes à thèque sont des microorganismes cosmopolites qui se rencontrent dans pratiquement tous les écosystèmes, bien qu'ils soient plus abondants dans les écosystèmes humides. Comme leur nom l'indique, les amibes à thèque sont des organismes qui ont la particularité d'être entourés d'une coquille appelée thèque. Celle-ci peut être formée de calcaire, de silice, ou encore de polymères protéiniques (Mitchell *et al.*, 2008a). Il existe deux types de thèque : les thèques d'origine endogène, dont les constituants sont sécrétés par l'amibe même, ou les thèques d'origine exogène, dont les constituants proviennent du matériel à disposition dans le milieu (particules organiques et minérales, écailles d'autres amibes, frustules de diatomées, etc.). Des thèques formées de la combinaison des deux types existent également (Meisterfeld, 2000b; Mitchell *et al.*, 2008b).

La morphologie de la thèque est à la base de la taxonomie chez ces organismes. Cependant les critères actuels caractérisant certains taxons ne sont pas forcément tous définis. Le manque d'informations morphologiques, écologiques et moléculaires fait qu'il existe encore un important flou à l'intérieur de certains taxons, ce qui rend d'autant plus difficile l'identification et la détermination de certaines espèces (Mitchell *et al.*, 2008b).

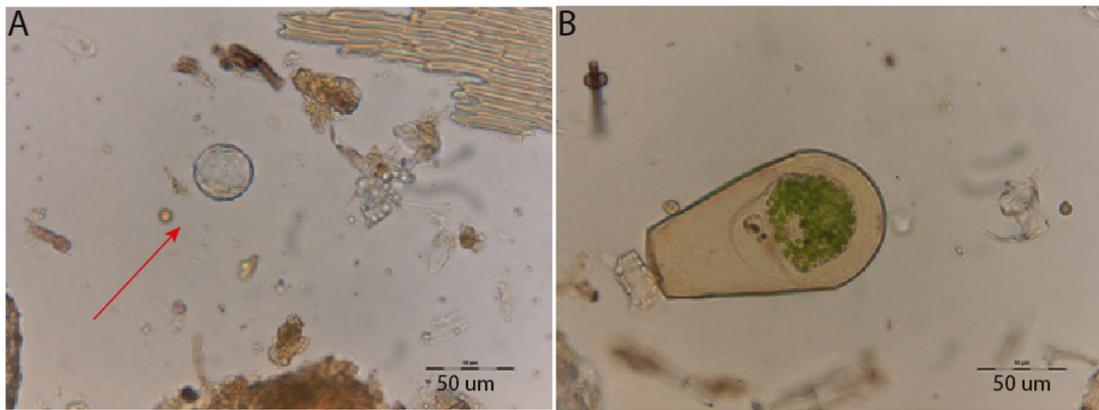


Figure 1.7 : Illustration de deux espèces thécamoebiennes. La photographie A illustre *Paraquadrula irregularis*, et la B *Hyalosphenia papilio*. Les deux espèces indiquent respectivement des conditions basiques (minérotrophes) et acides (oligotrophes), (photo Thierry Arnet, 2011).

De plus, la morphologie de la thèque peut également varier en fonction des conditions écologiques (biotiques et abiotiques) du milieu dans lequel se trouve l'organisme (Foissner & Korganova, 2000; Mitchell *et al.*, 2008a). Cette variation ajoute une difficulté supplémentaire dans l'identification des espèces ainsi que dans la compréhension des renseignements écologiques qu'elles fournissent. Néanmoins, certaines études ont démontré que certains morphotypes étaient liés à des conditions environnementales précises, et qu'une identification même floue, entre deux espèces proches du point de vue morphologique par exemple, permet quand même de définir certaines conditions écologiques (Bobrov *et al.*, 2002). Bien que certains taxons thécamoebiens ne soient pas définis du point de vue systématique, d'autres en revanche le sont. Cependant, il est nécessaire d'évoquer ce problème, puisqu'une importante partie de ce travail est basée sur l'information écologique fournie par la communauté thécamoebienne.

Indications biologiques de la communauté thécamoebienne

Les amibes à thèques sont des bioindicateurs écologiques et paléocologiques très précieux pour plusieurs raisons. **La première** est liée au fait que les populations thécamoebiennes réagissent très rapidement aux changements des conditions écologiques du milieu (Buttler *et al.*, 1996), et la communauté présente aujourd'hui ne sera peut-être pas la même que celle de demain suivant les perturbations. **Deuxièmement**, leur importante distribution et le grand nombre d'espèces de ce groupe en font un outil statistique fiable. **Troisièmement**, leurs thèques se conservent bien (notamment dans les zones anoxiques) même après la mort de l'individu (cela pour un grand nombre d'espèces, mais pas le 100%), ce qui permet de retracer les conditions actuelles et passées du lieu. En effet, étant donné que chaque espèce possède un type de thèque qu'il lui est propre, l'identification d'une thèque, même après la mort de l'organisme permet de connaître l'espèce à l'origine de la thèque. Comme chaque espèce possède une niche écologique qui lui est caractéristique avec son amplitude plus ou moins grande, l'identification des thèques permet donc de reconstituer les conditions écologiques du milieu. La bioindication des amibes à thèques a déjà fait l'objet de plusieurs recherches (Mitchell *et al.*, 1999; Meisterfeld, 2000b; a; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Mazei & Tsyganov, 2006; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011; Qin & Xie, 2011).

Dans de précédentes études, les amibes à thèque ont déjà été mises en relation avec différents types de végétation (Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011). Cependant, aucune étude connue à ce jour n'a mis en évidence la relation qui existe entre des espèces de thécamibes, ou une communauté thécamoebienne, et *S. hirculus*. La relation entre cette espèce vasculaire et la communauté thécamoebienne a pu être établie étant donné que les amibes à thèques sont des

organismes particulièrement abondants à l'intérieur de la strate muscinale (Mazei & Tsyganov, 2006) dans laquelle *S. hirculus* s'enracine. L'indication biologique des espèces thécamoebiennes se trouvant dans la strate d'enracinement va être le reflet des conditions écologiques nécessaires au développement de la saxifrage dorée. Les informations obtenues à l'aide de ces bioindicateurs doivent a priori permettre de définir plus précisément et plus facilement les zones à l'intérieur des marais les plus propices au développement de *S. hirculus*.

Paléoécologie

Une carotte de tourbe prélevée dans une tourbière représente en quelque sorte un livre traitant de l'histoire même de la tourbière et des conditions climatiques qui y régnaient. Au cours de l'expansion de la tourbière, et au fur et à mesure que la tourbe s'accumule, les thèques des espèces thécamoebiennes se trouvant dans la strate muscinale s'y accumulent également. La bonne conservation des thèques après la mort de l'organisme permet de retracer les conditions écologiques passées grâce à la bioindication des espèces retrouvées à différentes profondeurs (Mitchell *et al.*, 2008b).

L'information écologique délivrée par les communautés thécamoebiennes sur les conditions écologiques passées, peut a priori fournir de plus amples informations quant aux raisons de la disparition de *S. hirculus*. En effet étant donné que les amibes à thèque sont fortement influencées par le régime hydrique et le pH (Mitchell *et al.*, 1999; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011), tout changement du niveau de la nappe (condition si importante au développement de la saxifrage dorée) se remarquera, et permettra d'affirmer ou d'infirmer si la disparition de l'espèce est liée à un changement des conditions environnementales.

1.4 Problématique et objectifs de l'étude

Saxifraga hirculus est actuellement une espèce menacée de disparition, en Suisse et dans toute l'Europe. La problématique de cette étude est de déterminer si des marais favorables à *S. hirculus* sont encore présents dans la chaîne du Jura, afin de tenter une réintroduction de l'espèce. De cette problématique découle trois objectifs.

Le premier objectif de cette étude est de définir plus précisément la niche écologique de la saxifrage dorée, afin de pouvoir identifier plus facilement et plus précisément les marais favorables à une potentielle réintroduction. Cet objectif complète donc l'étude réalisée par Vittoz *et al.* (2006). La niche écologique de *S. hirculus* est définie dans ce travail, à l'aide des différents indicateurs biotiques et abiotiques suivants : la communauté d'espèces vasculaires, la communauté bryophytique, la communauté thécamoebienne, les variables environnementales, le pourcentage de recouvrement de différentes strates (la strate arbustive, herbacée et muscinale) ainsi que le pourcentage de recouvrement de la litière.

Le deuxième objectif correspond à l'identification de l'indicateur biologique (ou du type de bioindicateur) le plus précis et le plus fiable parmi ceux cités précédemment, indiquant au mieux les conditions écologiques favorables à la saxifrage dorée.

Le troisième objectif est de déterminer l'évolution passée des marais abritant la saxifrage œil de bouc à l'aide des bioindicateurs que sont les espèces thécamoebiennes. Cela afin de déterminer si l'extinction de cette plante aujourd'hui rare est due à un changement des conditions écologiques, comme un abaissement de la nappe phréatique, ou en raison d'une cause indétectable du point de vue des bioindicateurs, comme une cueillette excessive par exemple.

1.5 Hypothèses

Étant donné qu'il s'agit d'une étude inductive, il n'est pas forcément nécessaire d'énumérer des hypothèses. Toutefois, sur la base de l'étude réalisée précédemment par Vittoz *et al.* (2006), il est quand même possible d'évoquer 3 hypothèses :

1. Des marais favorables à la réintroduction de *S. hirculus* existent dans la chaîne du Jura.
2. L'indication biologique des espèces bryophytiques est plus précise que celle des espèces vasculaires et est mieux à même de définir la niche écologique de *S. hirculus* que les autres indicateurs étudiés.
3. L'indication biologique des espèces thécamoebiennes et des espèces bryophytiques reflètent de manière comparable les conditions écologiques de la niche écologique de *S. hirculus*.

2 Matériel et méthodes

2.1 Démarche générale de la recherche

La démarche utilisée dans cette étude est divisée en quatre étapes illustrées sur la figure 2.1. La première étape consiste à se rendre dans un bas-marais et de déterminer visuellement s'il convient ou non à l'écologie de *Saxifraga hirculus*. Si les conditions lui semblent favorables, un (ou plusieurs) relevé de végétation est réalisé et la microtopographie est relevée.

La deuxième étape correspond au prélèvement, à la description et au conditionnement des différents monolithes de tourbe, ainsi qu'au prélèvement des différents échantillons destinés à l'analyse des communautés thécamoebiennes.

La troisième étape correspond aux analyses pédologiques effectuées sur les monolithes de tourbe, ainsi qu'à l'étude de la répartition horizontale et verticale (paléoécologie) des amibes à thèque dans la tourbière.

La quatrième étape de ce travail correspond aux différentes analyses statistiques effectuées sur les données obtenues au cours de cette étude.

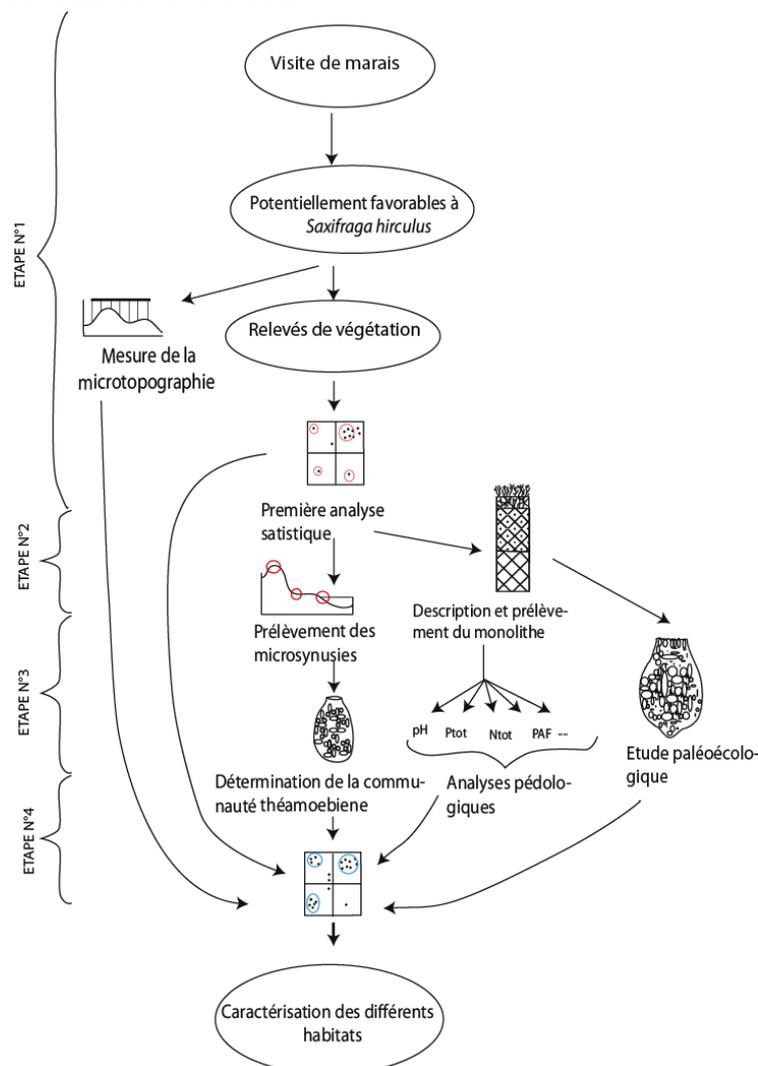


Figure 2.1 : Démarche générale de la recherche. Cette figure illustre les 4 étapes fondamentales de cette étude qui sont présentées dans ce chapitre.

2.2 Zone d'étude : la Haute-Chaîne du Jura

2.2.1 Contexte géologique et climatique

La chaîne du Jura a une forme de demi-lune dont la convexité est tournée vers le nord-ouest. Elle mesure environ 300 km de long et 70 km de large au maximum. Essentiellement composée de roches calcaires, elle se situe entre le bassin molassique suisse au sud, le fossé de Bresse à l'ouest et la vallée de la Saône au nord. La chaîne jurassienne se compose de quatre sous-unités (figure 2.2) : les Avant-Monts, les faisceaux, les plateaux, et la Haute-Chaîne. Les sites d'études se trouvent dans la Haute-Chaîne, caractérisée par un grand nombre d'anticlinaux et de synclinaux, qui forment la partie la plus plissée du Jura. C'est dans cette unité de la chaîne que se trouvent les plus hauts sommets (Blant & Blant, 2001; Bichet & Campy, 2009).

Lors de la glaciation du Würm (maximum atteint entre -25'000 et -18'000) (Bichet & Campy, 2009), la chaîne du Jura était recouverte par la calotte glaciaire jurassienne. Lors de son retrait, les glaciers ont laissé dans le fond des vallées une énorme quantité de matériaux fluvioglaciers et glacio-lacustres. Ces sédiments, ainsi que les moraines de fond, ont partiellement comblé certaines dépressions du Jura. Ils ont par la même occasion étanchéifié le fond de certaines vallées, favorisant l'installation de lacs et/ou de marais. Cependant, ces dépôts du Quaternaire ne sont pas la seule raison de la présence de marais dans le Jura. En effet, l'affleurement de marnes imperméables (Gallandat, 1982; Bartolomé, 1990) peut aussi engendrer des zones marécageuses, bien que ce cas de figure soit plutôt rare.

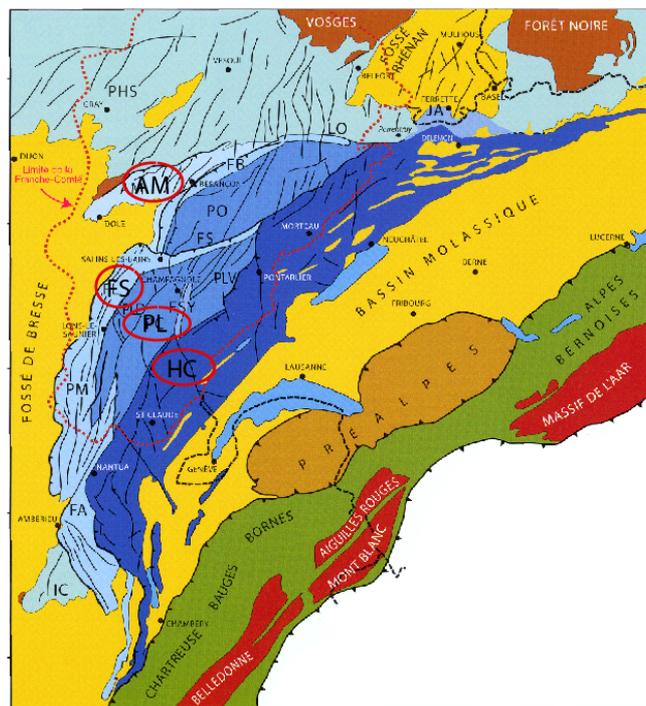


Figure 2.2 : Illustration structurale de la chaîne jurassienne. Celle-ci se divise en 4 sous-unités; les Avant-Monts (AM), les Faisceaux (FS), les Plateaux (PL) et la Haute-Chaîne (HC). C'est dans cette dernière unité que se trouvent tous les sites de cette étude (Bichet & Campy, 2009).

Les conditions climatiques du Jura peuvent varier suivant la topographie et l'orientation du synclinal, mais dans l'ensemble elles peuvent être caractérisées par un climat montagnard, rude. Deux facteurs influencent le contexte climatique de cette région : d'une part, la chaîne du Jura constitue la première barrière aux vents chargés d'humidité provenant de l'océan Atlantique, ce qui lui confère un climat tempéré humide, d'autre part, du fait de son éloignement de l'océan, un climat à tendance

continentale peut aussi lui être attribué (Blant & Blant, 2001). Ainsi, le Jura est caractérisé par une forte pluviosité et des températures annuelles basses, où le zéro degré peut être atteint tous les mois de l'année. A altitude égale, les températures des vallées jurassiennes sont plus basses que celles d'autres massifs montagneux (Gallandat, 1982).

Les fonds de vallée, et parfois les combes, colonisés par des marais représentent en quelque sorte de petites enclaves du biome boréal à l'intérieur du biome des forêts tempérées (Gobat, 2008-2009). En effet, les conditions sont « similaires » à celles retrouvées autour des latitudes septentrionales. Les tourbières se forment notamment dans la Haute-Chaîne jurassienne, car elles trouvent des conditions nécessaires à leur formation : un substrat imperméable et d'abondantes précipitations (Muhlethaler, 1932).

2.2.2 Description des sites d'étude

La description des différents sites comprend, d'une part les caractéristiques générales des marais qui sont établies sur la présence ou non de *S. hirculus* par le passé, ainsi que sur l'historique des marais, et d'autre part, une appréciation du potentiel écologique pour l'établissement de *S. hirculus* fondée sur la hauteur de la nappe phréatique, la densité de végétation, les espèces compagnes, ainsi que du type et du pourcentage de recouvrement de la strate muscinale.

Sur les extraits cartographiques présentés dans ce chapitre, le nord-est orienté vers le haut des figures. Les coordonnées des relevés de végétation sont données dans l'annexe 24. Les différents sites sont présentés dans ce chapitre en fonction de l'ordre chronologique de disparition de *S. hirculus*.

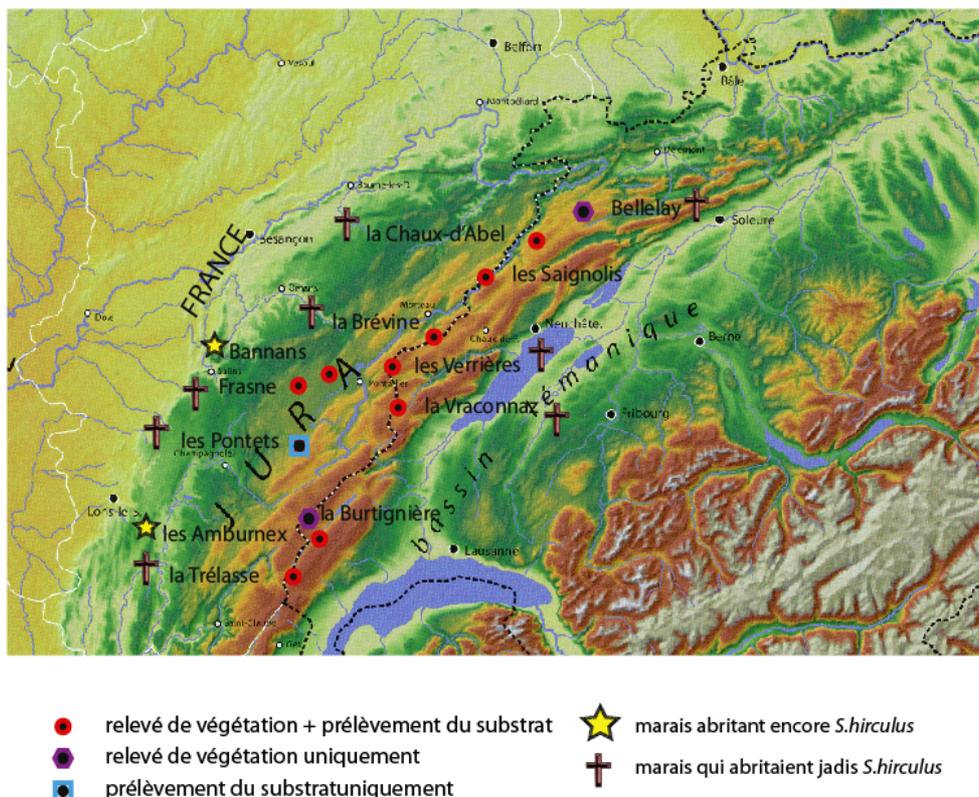


Figure 2.3 : Localisation géographique des sites échantillonnés lors de cette étude (Bichet & Campy, 2009). L'étoile jaune indique les deux derniers sites où *S. hirculus* est encore présent. La croix de mort illustre les sites connus qui abritaient autrefois la saxifrage dorée.

2.2.2.1 Le marais des Amburnex

Le marais des Amburnex (appelé aussi marais de la sèche de Gimel) est situé dans une combe proche du col du Marchairuz, à une altitude de 1310 mètres, dans le Jura vaudois. Le marais principal (12 ha) est surplombé au nord-est par un petit marais d'environ 0.15 ha, situé une dizaine de mètres au-dessus du marais principal (figure 2.4). Ce petit marais est alimenté par une source calcaire qui, après l'avoir traversé, arrive dans le marais principal. Celui-ci est également alimenté par de nombreuses autres sources similaires (Vittoz, 1997). Cette zone humide est principalement constituée de bas-marais, bien que des petites surfaces de haut-marais soient aussi présentes (figure 2.4). Ce marais est souvent pâturé en fin d'été, ce qui est considéré comme un facteur favorable à la présence de *Saxifraga hirculus* (Vittoz *et al.*, 2006). Le marais des Amburnex est le dernier marais de Suisse abritant *Saxifraga hirculus*, et contient la dernière grande population d'Europe centrale (5000 pieds fleuris)(Vittoz, 1997). Sa présence dans ce marais est signalée depuis 1873 (Moret, 1995). Ce marais abrite, en plus de la saxifrage dorée, d'autres espèces rares telles que *Sagina nodosa*, *Carex heleonastes*, *Palludella squarrosa* et *Meesia triquetra*.

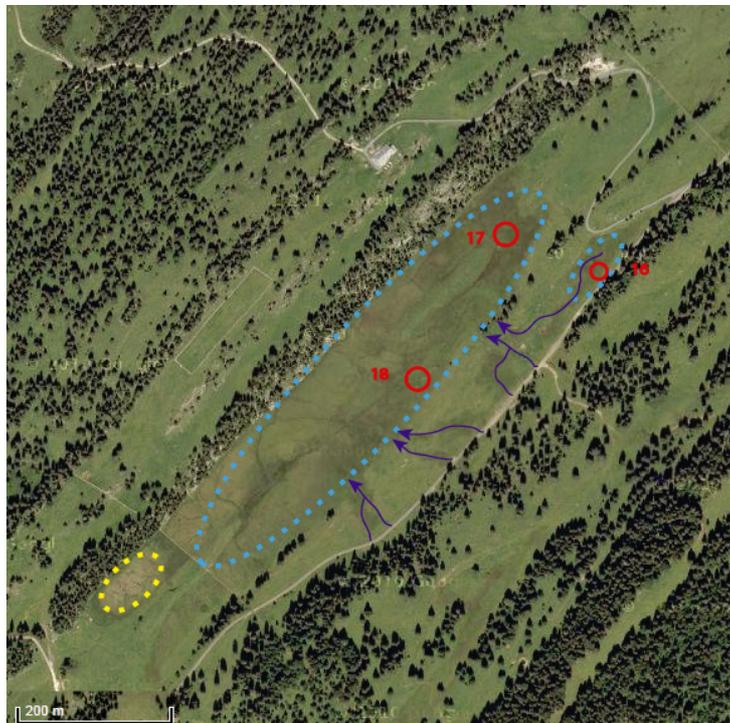


Figure 2.4 : Illustration du marais des Amburnex, avec localisation de différents groupements marécageux, les bas-marais sont en traitillé bleu, et le haut-marais en traitillé jaune. Cette photographie illustre les deux bas-marais, à savoir le bas-marais principal (grand ellipse traitillé bleu), et le petit bas marais surélevé d'une dizaine de mètres (petite ellipse traitillé bleu) au nord-est de la photographie. Les cercles rouges représentent la localisation des relevés de végétation et les flèches violettes correspondent aux écoulements des sources (SOURCE GOOGLE MAP),(Vittoz, 1997).

Trois relevés de végétation (n°16, 17, 18) ont été faits dans le marais des Amburnex (figure 2.4). Un relevé (n°16) a été réalisé dans le petit marais surplombant le marais principal, à quelques mètres du filet d'eau le traversant. Ce marais représente une zone où le niveau d'eau est stable tout au long de l'année (Vittoz *et al.*, 2006). En raison de la petite superficie de cette zone humide, celle-ci est plus facilement et plus intensément pâturée que le marais principal, ce qui se reflète dans la microtopographie du sol, marquée par les sabots du bétail. Le relevé n°16 est une zone où *Saxifraga hirculus* est signalé comme abondant.

La saxifrage dorée est également abondante dans le deuxième relevé effectué (n°17) dans le marais principal. L'aspect du deuxième relevé est cependant totalement différent du premier : cette zone

correspond plutôt à un radeau flottant, avec une densité de végétation moins importante que dans le relevé n°16.

Le relevé n°18 a été réalisé dans le marais principal, à l'intérieur d'une zone entourée d'un fil de fer barbelé empêchant le bétail d'y accéder. D'après son aspect légèrement bombé, ainsi que la présence de sphaignes, de *Paludella squarrosa* et de *Saxifraga hirculus*, ce site semble correspondre au premier stade de formation d'une butte à sphaigne (Gillet, 1982) stade qui est, selon certains auteurs, l'optimum écologique de *Saxifraga hirculus* (Gillet, 1982). *S. hirculus* est présent dans ce relevé, mais sensiblement moins abondant que dans les autres relevés de ce marais.

Étant donné que ce marais est la dernière station de Suisse abritant encore *S. hirculus*, il est considéré dans le cadre de cette étude comme le marais de référence, favorable à cette espèce. Pour ces raisons, le substrat a été prélevé dans chacun des trois relevés.

2.2.2.2 Bannans

Situé dans la Haute-Chaîne non loin de la tourbière de l'Écouland (département du Doubs) se trouve la tourbière de Bannans. Ce haut marais, exploité depuis le XVIII^{ème} siècle déjà, se présente aujourd'hui sous forme d'un bas-marais de type *Caricetum diandrae* (Guyonneau, 2011), et ne présente plus les caractéristiques d'un haut-marais. Ce marais contient la dernière population connue de *Saxifraga hirculus* de France, et fait donc partie avec la station des Amburnex, des deux dernières stations d'Europe occidentale contenant cette espèce. *S. hirculus* a été observée dans ce marais pour la première fois en 2005. En 2007, plus de 330 tiges fleuries ont été comptées. Pourtant, bien que la strate herbacée ne soit pas trop dense et que la strate muscinale soit bien développée, le marais de Bannans semble a priori plus sec et la microtopographie plus accentuée que dans celui des Amburnex.



Figure 2.5 : L'image A représente une partie du marais de Bannans, c'est dans cette zone que se trouve *Saxifraga hirculus* (SOURCE GOOGLE MAP). Celle de droite est l'agrandissement du carré jaune de la figure de gauche, avec la localisation des différents pieds de la saxifrage dorée (Guyonneau, 2011).

Un relevé de végétation ainsi qu'un prélèvement du substrat ont été effectués dans l'aire principale de répartition de la saxifrage œil de bouc à l'intérieur de ce marais (figure 2.5).

2.2.2.3 Marais de l'Écouland (Frasne)

Située dans le département du Doubs, à proximité du village de Frasne, se trouve le marais de l'Écouland. Considéré aujourd'hui comme un bas-marais, cette zone était autrefois un petit lac alimenté par deux petits ruisseaux. Ce lac s'est partiellement vidé, puis atterri à partir de la fin du

XVII^{ème} siècle (Guyonneau, 2011) (page web www.frasne.net/ecouland.htm). Avant son extinction, *Saxifraga hirculus* était abondante dans ce marais, néanmoins moins que dans le marais des Amburnex. Tout comme le marais des Amburnex, le marais de l'Écouland était, et est encore, pâturé. Cependant à la différence du marais des Amburnex, la pression de pâture y est plus grande. La population de *S. hirculus* de Frasne a subi un net recul durant les années 2006 à 2007, pour disparaître totalement en 2008, suite à un déversement accidentel des eaux usées dans le marais, système unitaire (Guyonneau, 2011). Hormis l'importante densité de végétation, les conditions semblent a priori favorables à la saxifrage dorée : le niveau de la nappe est proche de la surface, et la microtopographie bien caractérisée par de nombreux creux-buttes dus notamment au piétinement des bovidés. Cependant, la strate muscinale n'est épaisse que de quelques centimètres, comme si elle avait été endommagée, voire brûlée (annexe 10).



Figure 2.6 : Localisation du relevé de végétation dans le marais de l'Écouland situé au sud du village de Frasne (SOURCE GOOGLE MAP).

Un seul relevé de végétation (n°21) a été effectué dans ce marais (figure 2.6), à l'endroit même où se trouvait *Saxifraga hirculus* auparavant. Ce relevé a été réalisé par J. Guyonneau (2010), qui me l'a par la suite transmis. Le substrat a été prélevé dans ce relevé.

2.2.2.4 Le lac du Trouillot, les Pontets

Le lac du Trouillot se trouve dans le Jura français non loin de Mouthe, entre Reculfoz et les Pontets. Ce lac entouré de marais se situe dans une dépression à 1000 mètres d'altitude. La tourbière du lac du Trouillot est l'exemple actuel d'édification d'une tourbière à partir d'un plan d'eau. La zone illustrée par un traitillé jaune était autrefois pâturée. Ce lac sert de réserve d'eau potable à plusieurs villages environnants, subissant par la même occasion un battement de niveau d'eau en fonction des pompages d'eau.

S. hirculus a été observée en 3 endroits. La dernière observation a été faite en 2004 dans la station la plus à l'est (Guyonneau, 2011) (figure 2.7). Un seul échantillonnage du substrat a été fait dans cette station à l'endroit où se trouvait la saxifrage œil-de-bouc lors de sa dernière observation.

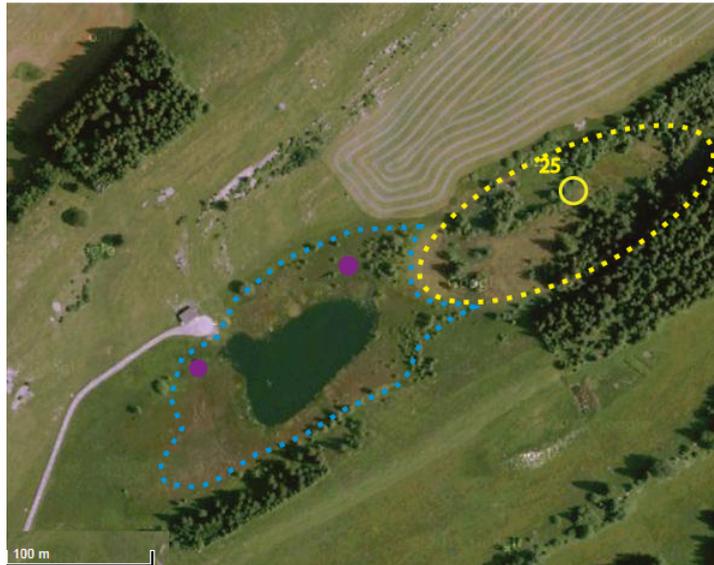


Figure 2.7 : Photographie de la tourbière du lac du Trouillot, dans le cercle traitillé jaune se trouve le haut-marais, et le cercle traitillé bleu correspond au bas-marais, avec la localisation des zones où *Saxifraga hirculus* a été observée (correspondant aux points violets, ainsi qu'au cercle jaune continue). La zone où *S. hirculus* a été observée pour la dernière fois est illustrée par un cercle jaune (n°25). C'est aussi à cet endroit qu'une carotte de tourbe a été prélevée.

2.2.2.5 La Trélasse

Le marais de la Trélasse, aussi appelé tourbière de la Pile, est situé à proximité du col de la Givrine sur la commune de Saint-Cergue, dans le Jura vaudois. Une étude de bilan des mesures de gestion prises y a été réalisée en 2010 dans le cadre de l'inventaire des haut-marais d'importance nationale (Clot, 2010). Cette étude comprend entre autre une cartographie de la végétation qui a été utilisée lors de la visite de cette zone humide.

Situé dans une petite dépression à 1158 mètres d'altitude, ce marais est entouré de pâturages. Cette zone humide est constituée de deux haut-marais entre lesquels se trouve un bas marais (Clot, 2010)(Figure 2.8). C'est à cet endroit que se mélangent les eaux ombrotrophes provenant des haut-marais avec les eaux minérotrophes provenant des versants. Cette zone humide accuse une légère pente, formant un petit écoulement avant de rejoindre un ruisseau partant vers le nord-est



Figure 2.8 : Illustration du marais de la Trélasse, cette figure montre l'emplacement des trois relevés de végétation dans le bas-marais (traitillé bleu) autour duquel se trouvent deux haut-marais (traitillé jaune). La flèche violette représente l'écoulement des eaux de ce marais (SOURCE GOOGLE MAP).

Ce marais était jadis pâturé par des bovins. La saxifrage dorée y a été signalée pour la dernière fois en 1957 (Käsermann, 1995). Bien qu'elle soit aujourd'hui absente de ce marais, celui-ci semble encore lui être favorable car le recouvrement de la strate muscinale y est important et les espèces compagnes à *S. hirculus* s'y trouvent. Trois relevés ont été faits dans le bas-marais. Le premier relevé de végétation a été réalisé dans le *Caricion diandrae* (zone la plus favorable à la saxifrage dorée), le second dans une zone très humide où le recouvrement de la strate muscinale n'est pas optimal pour *S. hirculus*, et le troisième dans le *Caricion davalianae* qui correspond à la zone la plus sèche (Clot, 2010). Le substrat a uniquement été prélevé dans le relevé n°1.

2.2.2.6 Tourbière de Bellelay

La tourbière de la Sagne située au sud de Bellelay se trouve dans le Jura bernois, à 940 mètres d'altitude, dans un synclinal dont le fond est occupé par du matériel d'origine Tertiaire molassique (figure 2.9). Ce haut-marais fut exploité plus ou moins intensément suivant les zones jusqu'en 1945 (Pariat, 1988). Cela peut se remarquer avec les grandes creuses présentes un peu partout le long du côté nord de la tourbière (figure 2.10).

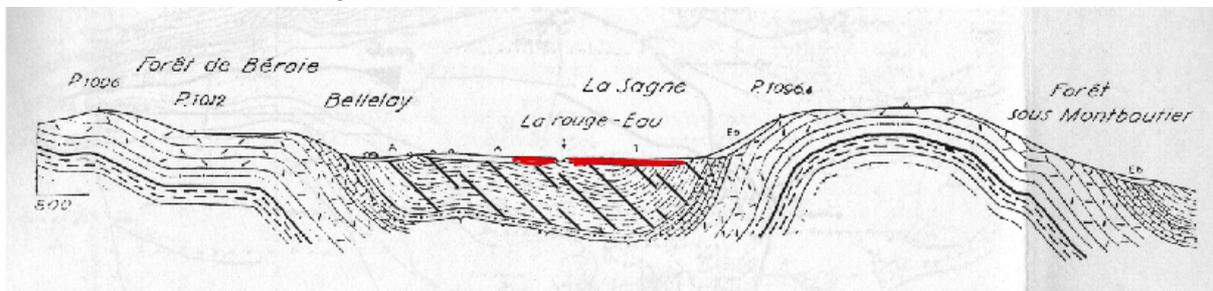


Figure 2.9 : Coupe géologique du synclinal de Bellelay (nord au sud), dont la dépression est colmatée par du matériel molassique du Tertiaire (en hachuré). Celui-ci est imperméable, de par son important pourcentage de marne (Pariat, 1988). La tourbière étudiée est illustrée en rouge.

La dernière observation de *Saxifraga hirculus* dans ce marais remonte à 1928. Certains documents (Grossenbacher, 2009), indiquent que l'espèce se trouvait dans les bas-marais de Bellelay, mais aucune description n'indique à quel bas-marais cette phrase fait référence. Toutefois il y avait très certainement quelques bas-marais (et des marais de transition) en périphérie de ce haut-marais. Depuis l'exploitation de la tourbière et la formation de creuses, plusieurs bas-marais, principalement acides, se sont formés. Un relevé de végétation (n°15) a justement été réalisé à l'intérieur d'une ancienne fosse d'exploitation



Figure 2.10 : Photographie illustrant la tourbière de Bellelay avec la mise en évidence de quelques-unes de ses anciennes fosses d'exploitation (traitillé jaune), ainsi que la localisation du relevé de végétation effectué dans ce marais (SOURCE GOOGLE MAP).

Hormis peut-être dans certaines creuses, cette tourbière ne présente pas de zones favorables à la saxifrage œil de bouc. Le relevé n°15 a été fait dans une zone qui semble a priori défavorable à l'espèce.

2.2.2.7 La Vraconnaz

La tourbière de la Vraconnaz, aussi appelée « mouille de la Vraconnaz », se trouve au nord de Sainte Croix, dans le Jura vaudois. Cette tourbière est située dans une dépression à 1090 mètres d'altitude, et est entourée de pâturages et de forêts. Ce marais est constitué de 30 ha de haut marais et 25 ha de bas-marais (Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009b). En septembre 1987, un glissement de terrain a eu lieu dans l'ouest de la tourbière (figure 2.11), affectant 15 ha.

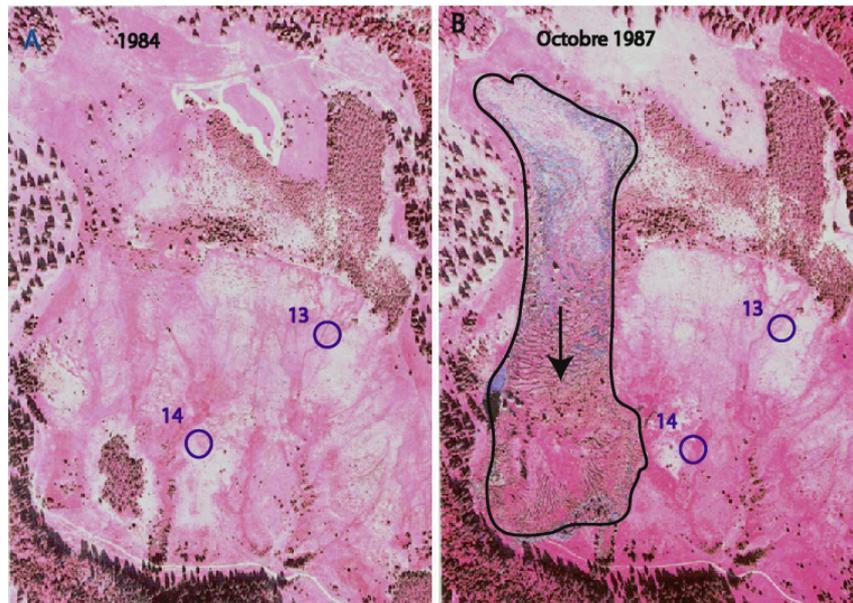


Figure 2.11 : Photos prises avec le spectre infra rouge du marais de la Vraconnaz avec localisation des relevés avant (Illustration A) et après (illustration B) le glissement de terrain (du nord au sud) qui s'est déroulé en une nuit lors du mois de septembre 1987 (Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009b).

Ce glissement a eu lieu après une période météorologique exceptionnelle. En effet, il est tombé, après trois semaines de sécheresse, 180 mm de pluie en une nuit, ce qui a provoqué le glissement de terrain de la partie ouest de la tourbière vers le sud. En une nuit 150'000 m³ de tourbe ont glissé de 300 mètres en direction du sud donnant au marais l'apparence d'une langue de glacier avec de larges crevasses. Cet événement a passablement changé le régime hydrique ainsi que la végétation (Feldmeyer-Christe, 1995) de la partie ouest du marais.

Par le passé, cette tourbière a été exploitée pour la tourbe de chauffage jusqu'à la deuxième guerre mondiale, puis elle a ensuite été partiellement pâturée (Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009b). La saxifrage dorée était jadis présente dans ce marais, sa dernière observation remonte à 1908 (Käsermann, 1995). Deux relevés de végétation ont été effectués dans cette tourbière (figure 2.11, et 2.12). Le premier relevé (n°13) a été effectué dans une zone d'écoulement a priori favorable à la saxifrage œil de bouc, puisque la nappe d'eau est proche de la surface et le recouvrement de la strate bryophytique est important. Le deuxième relevé réalisé dans cette tourbière (n°14) se trouve dans une zone d'écoulement. L'eau y circule un peu mieux que dans le relevé précédent. La densité de végétation, le pourcentage de recouvrement de la strate muscinale et la hauteur de la nappe d'eau font que cette zone offre a priori des conditions favorables à *Saxifraga hirculus*. Le substrat a uniquement été prélevé dans le relevé n°13.



Figure 2.12 : Illustration du marais de la Vraconnaz avec localisation des relevés de végétation (SOURCE GOOGLE MAP).

2.2.2.8 La Chaux-d'Abel

Le marais de la Chaux-d'Abel est situé au nord du canton de Berne, à une altitude de 996 mètres d'altitude, dans une légère dépression. Cette tourbière, exploitée jusqu'en 1936 (Buttler *et al.*, 1996), présente aujourd'hui un double visage : la partie ouest du marais correspond à un haut-marais secondaire, alors que la partie est correspond à un bas-marais. L'origine du bas-marais n'est pas expliquée à ce jour, cependant il semble qu'il se soit développé à cet endroit suite à un décapage de tourbe, bien que la présence d'une petite source située sur le versant sud (figure 2.13) puisse aussi être à l'origine d'un bas-marais alcalin.

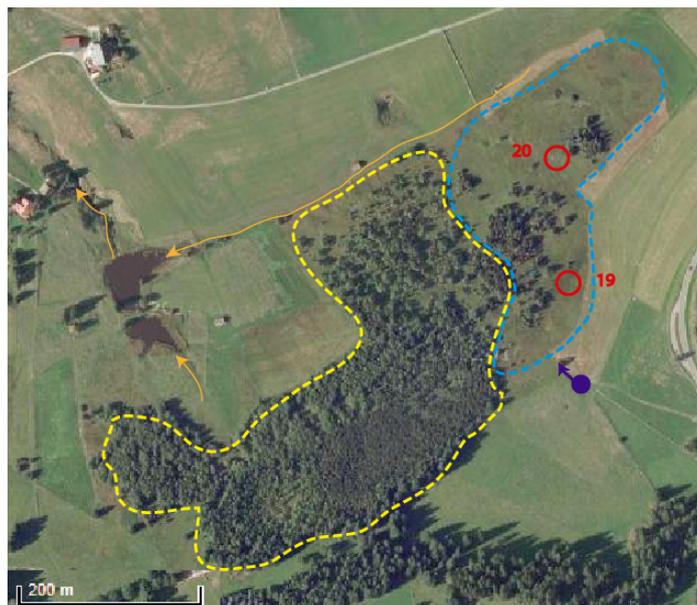


Figure 2.13 : Illustration du marais de la Chaux-d'Abel. Le haut-marais est délimité par le traitillé jaune, et le bas-marais, par le traitillé bleu. La limite entre ces deux marais n'est pas aussi nette que le laisse supposer l'illustration. La flèche violette au sud-est de l'image indique une résurgence d'eau (source), et les flèches en orange au nord du marais représentent l'écoulement des eaux de ce marais (SOURCE GOOGLE MAP).

Saxifraga hirculus était autrefois présente dans ce marais, la dernière observation connue remonte à 1887 (Grossenbacher, 2009). Deux relevés de végétation ont été effectués dans la partie est, dans le bas-marais. Le relevé (n°19) se trouve au pied de la pente et présente des conditions a priori favorables à l'écologie de la saxifrage dorée : une strate herbacée peu dense, un niveau de la nappe élevé et a priori stable. Cependant, les sphaignes sont présentes non loin de ce relevé et indiquent probablement que les conditions ne sont pas tout à fait optimales pour *S. hirculus*. Le deuxième relevé de végétation (n° 20) a été fait dans ce qui peut être qualifié de marais tremblant, puisque le substrat est meuble et la nappe proche de la surface. De plus la végétation présente dans cette zone correspond à celle d'un radeau flottant. Les conditions écologiques de ce marais semblent donc a priori correspondre à l'écologie de *S. hirculus*. Le substrat a été prélevé dans le relevé n°20.

2.2.2.9 La Brévine, marais de la Chatâgne et tourbière du Cachot

La vallée de la Brévine est située dans un synclinal au nord-ouest de la Suisse. Cette région est aussi appelée Sibérie de la Suisse, puisqu'elle enregistre des températures exceptionnellement basses tout au long de l'année, mais notamment en hiver, avec un record le 12 janvier 1987, de -41.8°C (www.meteosuisse.admin.ch). C'est la situation topographique et géographique des lieux qui lui confère ces particularités thermiques. Fortement exploitées au début du XX^{ème} siècle (Blant & Blant, 2001), les tourbières de cette vallée présentent aujourd'hui des formes façonnées par les habitants de la vallée. Leurs limites sont souvent marquées par des murs de tourbe souvent de plus d'un mètre de hauteur. De par cette intense exploitation, les tourbières de cette vallée sont toutes considérées comme des tourbières secondaires. Cela peut se remarquer grâce à la végétation qui se développe, ainsi qu'à la morphologie qu'elles ont (figure 2.14).



Figure 2.14 : Illustration des deux différentes tourbières de la Brévine dans lesquelles des relevés de végétation ont été effectués. L'image A correspond à la tourbière du Cachot, et celle de droite (image B) correspond au marais de la Chatâgne (GOOGLE MAP).

Quelques bas-marais se trouvent çà et là autour de ces haut-marais secondaires. Ceux-ci se trouvent souvent dans de petites dépressions récupérant l'eau ombrotrophe s'écoulant des haut-marais, ou alors ils se forment à l'intérieur des creuses, de manière naturelle, ou aidé par l'action de l'homme (en fermant l'écoulement de sortie par exemple), comme la creuse proche du fossé Pochon (n°5). Ce sont en général des bas-marais acides qui évolueront en un haut-marais.

Saxifraga hirculus a été observée dans la vallée de la Brévine pour la dernière fois en 1850 (Käsermann, 1995). Une tentative de réintroduction a été faite en 1998 dans le marais de la Chatâgne. Le relevé n°23 (Figure 2.14) se trouve exactement à l'endroit où la saxifrage œil de bouc a été réintroduite (Druart, comm.pers.). L'espèce semble avoir disparu en 2003, cinq années après

avoir été réintroduite, puisqu'aucun plant n'y a été observé depuis. La sécheresse de 2003 pourrait en être la cause (Druart, comm.pers.).

Cinq relevés de végétation ont été réalisés dans les marais de la Brévine (figure 2.14, A et B). Les relevés n°4 et 5 se situent dans la tourbière du Cachot. Le relevé n°4 a été effectué dans une ancienne fosse d'exploitation. Il s'agit là d'un bas-marais acide, qui est probablement en voie d'atterrissement. Le relevé n°5 a été fait sur un radeau flottant, à l'intérieur du fossé Pochon. Les trois relevés suivants ont été faits dans la tourbière de la Chatagne. Le relevé n°6 se trouve dans un ancien drain, le relevé n°7, dans un bas-marais situé à l'extrémité ouest du marais de la Châtagne, récupérant probablement l'écoulement des eaux de la tourbière ainsi que celles des champs situés à proximité. Le relevé n°23 a été effectué à l'endroit où la réintroduction avortée de l'espèce a eu lieu. Le substrat a été prélevé à l'intérieur des relevés n°5 et 23.

2.2.2.10 Les Verrières

Le marais des Verrières se trouve à 925 mètres d'altitude, dans un synclinal (Muhlethaler, 1932) reliant la Suisse à la France, à l'ouest du canton de Neuchâtel. Ce sont les dépôts tertiaires imperméables (figure 2.15), situés dans le synclinal qui ont permis l'installation de cette tourbière. Ce marais est alimenté par un petit ruisseau (figure 2.16), qui traverse le marais et s'écoule finalement dans une doline.

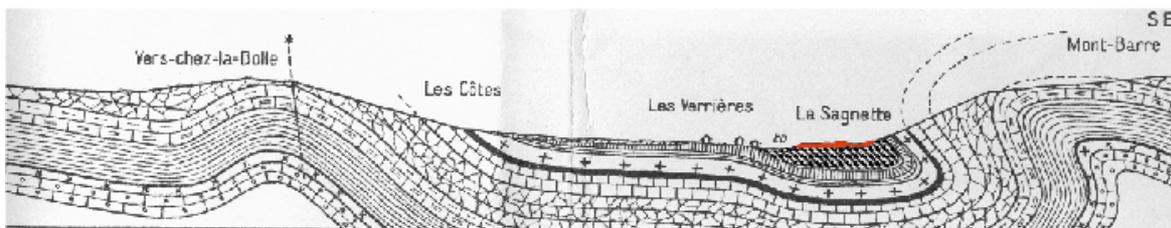


Figure 2.15 : Illustration du synclinal des Verrières (nord-sud), avec le matériel Tertiaire en hachuré, et l'accumulation de tourbe en rouge (Muhlethaler, 1932).

Le marais comporte deux parties : le côté ouest correspond à un haut-marais, alors que la partie est correspond à un bas-marais de type « radeau flottant » (figure 2.16). Il est cependant difficile de déterminer son origine : il s'est peut-être développé dans une ancienne fosse d'exploitation ou peut-être est-il d'origine primaire. *Saxifraga hirculus* était autrefois présent dans ce marais, sa dernière observation date de 1839 (Käsermann, 1995).

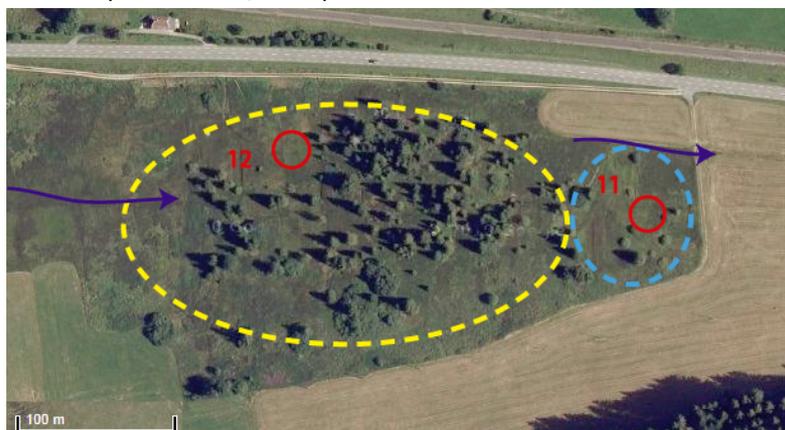


Figure 2.16 : Illustration du haut (en traitillé jaune) et du bas-marais (traitillé bleu) des Verrières, avec la localisation géographique des relevés de végétation à l'intérieur de ceux-ci. Les flèches violettes représentent l'écoulement de l'eau en direction de l'est (SOURCE GOOGLE MAP).

2.2.2.11 Bras mort de l'Orbe, à proximité de la Burtignière

La vallée de Joux se trouve au nord-ouest de la Suisse à environ 1000 mètres d'altitude. Cette vallée, à cheval entre la Suisse et la France, est formée par un synclinal enserré par deux plis anticlinaux. L'Orbe la parcourt d'ouest en est avant de se jeter dans le lac de Joux. Le fond du synclinal est rempli par de la molasse, sur laquelle des dépôts glaciaires ont été déposés. Les nombreuses tourbières présentes dans cette vallée sont dues à la présence de ces matériaux imperméables (Blant & Blant, 2001; Bichet & Campy, 2009) et au climat rude qui règne dans cette vallée. La présence de *Saxifraga hirculus* dans cette vallée est peu claire : une seule citation (Moret, 1995) indique sa présence au marais du Brassus, mais il semblerait que cette référence se rapporte en fait au marais des Amburnex. L'unique relevé de végétation (n°24) a été effectué probablement dans un ancien bras mort atterri au nord de la tourbière de la Burtignière (figure 2.17) qui présente a priori de bonnes conditions pour la saxifrage dorée : la strate muscinale y est importante, le niveau de la nappe proche de la surface et la densité des espèces vasculaires est plutôt faible. Néanmoins, de grands épicéas situés en bordure de la tourbière ombragent passablement la zone, ce qui est défavorable à cette espèce héliophile.

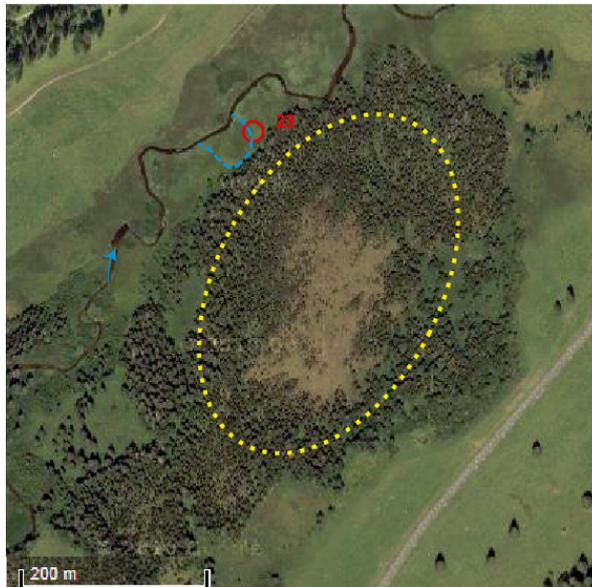


Figure 2.17 : Photographie de la Sagne de la Burtignière. Le relevé de végétation (n°23) a été effectué à proximité de la tourbière. Celui-ci se trouve dans une zone très humide correspondant à un bras mort de l'Orbe (SOURCE GOOGLE MAP).

2.2.2.12 Les Saignolies

Il s'agit d'un haut-marais qui se situe sur l'anticlinal de Pouillerel, au nord de la Chaux-de-Fonds dans le Jura neuchâtelois. Contrairement aux autres marais rencontrés dans cette étude, cette tourbière fait partie d'un type rare de haut-marais dans la chaîne du Jura, puisqu'il s'agit d'une tourbière de couverture¹. Ce marais bien conservé se trouve à 1255 mètres d'altitude et s'est formé sur un affleurement de marne imperméable formant une lentille au sommet de l'anticlinal (Figure 2.18) (Bartolomé, 1990). Aucun relevé de végétation ne mentionne la présence de la saxifrage œil de bouc dans ce marais.

¹ L'appellation tourbière de couverture s'utilise lorsque la couche de tourbe épouse la topographie des lieux, par opposition à une tourbière bombée



Figure 2.18 : Coupe géologique de l'anticlinal de Pouillerel (nord-ouest sud-est) avec la couche marneuse (hachurée) sur laquelle s'est formée une tourbière (en rouge) (Favre et al. in Blanca 1990).

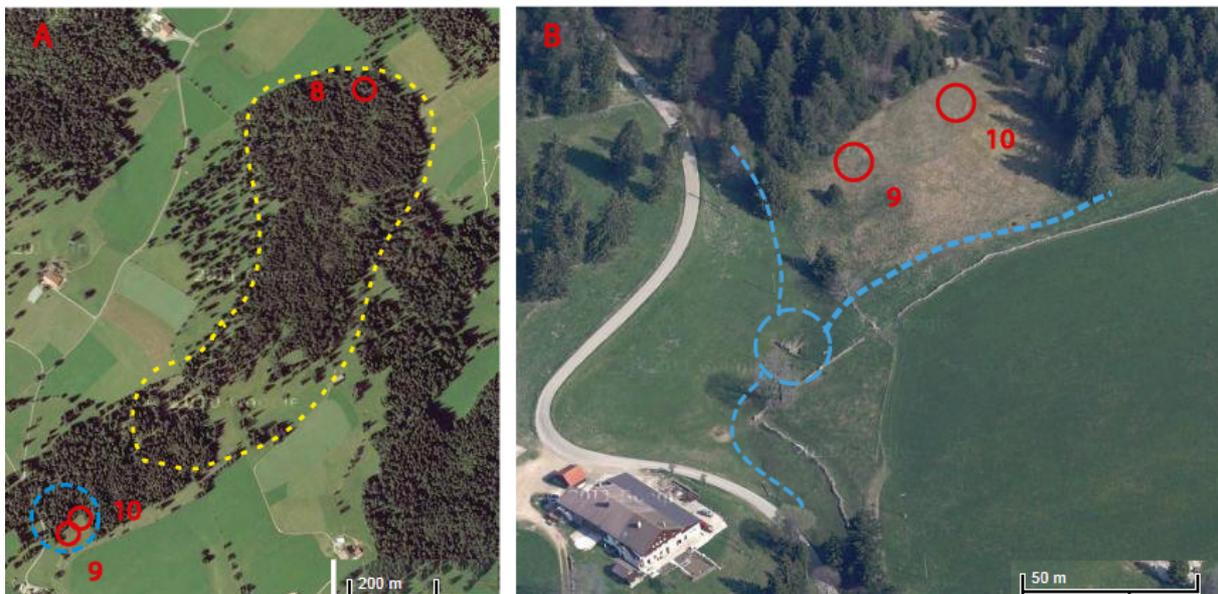


Figure 2.19 : La figure A illustre la tourbière de couverture des Saignolis. L'image B représente le bas-marais situé au sud-ouest du haut-marais, sur une légère pente où ont été effectués deux relevés de végétation. Un abreuvoir se trouve dans le cercle traitillé bleu (image B) (SOURCE GOOGLE MAP).

Trois relevés de végétation, n°8, 9, 10, ont été effectués dans les bas-marais situés à proximité du haut-marais des Saignolis. Le relevé n°8 a été fait non loin du haut-marais, dans une petite gouille remplie de tourbe, alors que les relevés 9 et 10 ont été réalisés sur une légère pente à proximité d'un captage (figure 2.19 B). Actuellement, les conditions écologiques du relevé n°8 ne semblent pas favorables à la saxifrage dorée, puisque des épicéas situés à proximité empêchent les rayons de soleil d'atteindre le substrat. Les relevés n°9 et 10 se situent dans un écotone entre une pessière à sphaigne au nord et un pré au sud. Le substrat a été prélevé dans le relevé de végétation n°9.

2.3 Première étape : végétation et microtopographie

2.3.1 Choix des zones étudiées

Les marais où *S. hirculus* est ou était présente ont été visités prioritairement (Käsermann, 1995; Moret, 1995; Grossenbacher, 2009). A noter que les données bibliographiques à disposition n'ont souvent pas permis de définir précisément l'emplacement des anciens relevés de végétation et des populations éteintes de *S. hirculus*. De plus, un certain nombre de marais qui présentaient a priori un potentiel favorable à cette espèce, mais sans qu'il y ait jamais eu mention de sa présence, ont également été prospectés.

La visite des marais commençait toujours par le parcours intégral de celui-ci pour gagner une vision globale de son état et pour délimiter les zones les plus favorables à *S. hirculus* et y effectuer un ou plusieurs relevés de végétation. Cette délimitation est fondée sur plusieurs critères observables sur le terrain, en gardant toujours à l'esprit les caractéristiques de la station de référence : la densité de la végétation, le pourcentage de recouvrement des différentes strates (y compris muscinale) et la hauteur de la nappe. Si le marais visité ne présentait aucune zone a priori favorable à *S.hirculus*, seules quelques notes ainsi qu'une brève description des lieux ont été faites.

2.3.2 Les relevés de végétation

Au total, 24 zones favorables à *S. hirculus* ont été identifiées. Dans chacune, un carré de trois mètres sur trois placé au centre de la zone a été délimité à l'aide d'une chevillière (figure 2.20) et une liste exhaustive des espèces se trouvant à l'intérieur de celui-ci a été dressée. Le recouvrement des espèces a été notés selon la méthode de Braun-Blanquet (1964). De plus, le recouvrement absolu de chaque strate (strates arborescente, herbacée et muscinale) a été estimé à chaque fois visuellement.



Figure 2.20 : Illustration d'un carré de végétation, avec deux microtopographes situés le long de la diagonale.

Les plantes vasculaires ont été déterminées à l'aide de plusieurs ouvrages (Lauber *et al.*, 2001; Aeschmann *et al.*, 2005; Eggenberg *et al.*, 2008; Landolt & Bäumlér, 2010). Les différents groupements phytosociologiques ont été nommés à l'aide du guide des milieux naturels de Suisse (Delarze *et al.*, 2008). Les bryophytes ont quant à elles été prélevées et déterminées au laboratoire sous le microscope à l'aide de deux ouvrages de référence (Smith & Smith, 2004; Laine & Laitos, 2009). Seule la présence-absence des espèces bryophytiques a été notée par relevé.

2.3.3 La microtopographie

La microtopographie est une variable qui n'a jamais été évaluée dans les précédentes études sur l'écologie de *S. hirculus*. Or comme cet aspect a semblé pertinent, la microtopographie a donc été mesurée dans cette étude. Cette mesure se fait à l'aide d'un instrument spécialement réalisé pour cette étude, inspiré de la méthode des points en phytosociologie (référence méthode des points) : le « microtopographe ». Le microtopographe (figure 2.21) est conçu de deux pieux sur lesquels se fixent horizontalement deux lattes parallèles distantes de 7 cm l'une de l'autre et percées tous les 10 cm.

Cet instrument est enfoncé dans le substrat et mis à niveau. Des baguettes en bois préalablement étalonnées sont insérées dans les trous, perpendiculairement au substrat. Une fois que cette baguette a atteint le substrat, il suffit d'y lire la profondeur. Cette mesure a été réalisée le long d'une des diagonales du relevé (figure 2.20).

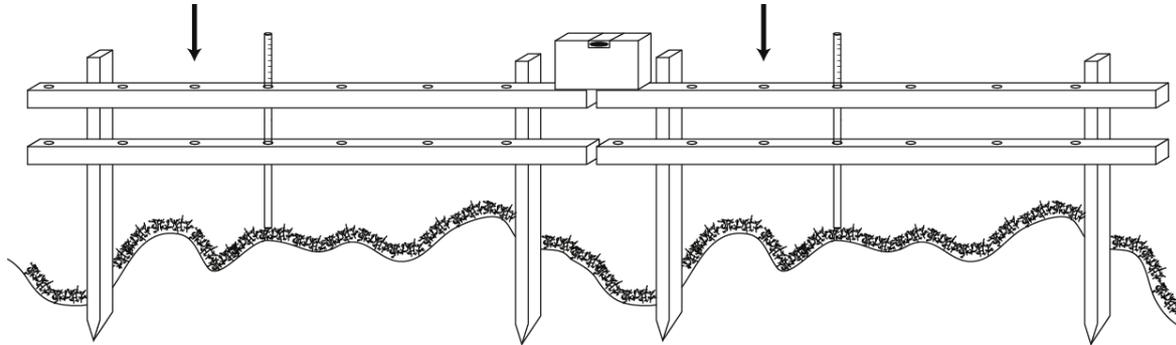


Figure 2.21 : Illustration du microtopographe. La boîte qui se trouve entre les deux microtopographes représente le niveau. En plus des mesures de la microtopographie, la hauteur de la nappe est chaque fois mesurée.

2.3.4 Prétraitement statistique : choix des emplacements pour échantillonner les sols et microsytusies²

Par manque de temps, il a été impossible de prélever et d'analyser le substrat³ dans chacun des 24 relevés. Aussi, dans le but de sélectionner les zones les plus pertinentes pour effectuer les prélèvements, une analyse factorielle des correspondances (AFC) a été appliquée à la matrice de données végétation, soit la matrice « espèce » contenant les abondances des plantes vasculaires par relevé (figure 2.22). Cette dernière met en évidence dans un même espace de représentation les correspondances entre les descripteurs (les espèces vasculaires) et les objets (les sites) (Legendre & Legendre, 1998). L'AFC met en évidence deux types de relevés : un premier groupe illustré en rouge qui représente les zones à priori favorables à *S. hirculus* et deux autres illustrés en bleu qui sont les zones plutôt défavorables à *S. hirculus*. Les relevés du marais des Amburnex, ainsi que celui de Bannans sont dans le groupe rouge. Ces relevés portent les numéros n°16, 17, 18 pour le marais des Amburnex, 21 pour le marais de l'Écouland, et 22 pour le marais de Bannans. En plus des résultats obtenus à l'aide de l'AFC, l'histoire de chaque zone (exploitation horticole, drainage, etc.) ainsi que les données historiques de *S. hirculus* dans certains marais ont permis la sélection de 13 monolithes de sol et 49 microsytusies (figure 2.3).

² « LA MICROSytusIE » correspond à une sytusie, mais avec une précision au niveau de la taille. En effet comme la taille des échantillons destinés à y analyser la communauté thécamoebienne étaient petits (entre 1 et 2 cm³) et que les conditions écologiques à l'intérieur de la strate muscinale varient du tout au tout en l'espace de quelques centimètres, j'ai trouvé nécessaire de préciser la taille de la sytusie échantillonnée par le préfixe micro. Cette subtilité ne remet pas en question la définition de la sytusie, mais fournit une précision supplémentaire par rapport à sa définition, puisque dans la définition de base de la sytusie, la notion de taille n'apparaît pas.

³ Le prélèvement comprend d'une part l'extraction d'un monolithe de tourbe, et d'autre part le découpage de différents volumes de microsytusies (cf 2.4).

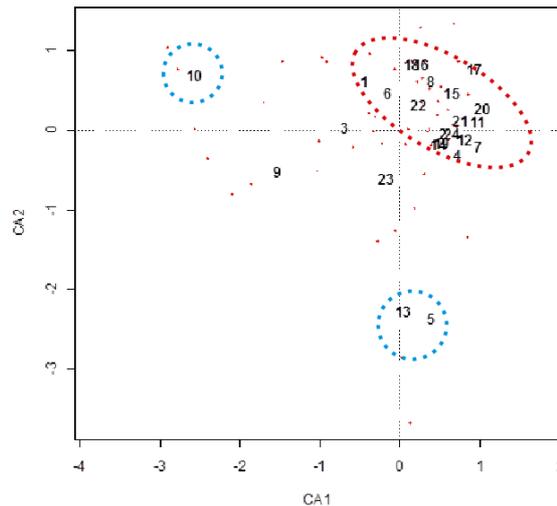


Figure 2.22 : Analyse factorielle des correspondances illustrant les relevés de végétation (représentés par le numéro du relevé) et des espèces vasculaires (représenté par des points rouges. Cette analyse a été réalisée afin de séparer grossièrement les sites qui permettent à *S. hirculus* de croître (cercle traitillé rouge) de ceux qui ne le permettent a priori pas (cercles traitillés bleu).

2.4 Deuxième étape : échantillonnage du substrat

L'échantillonnage du substrat s'effectue en deux étapes : le prélèvement d'un monolithe pédologique, suivi du prélèvement des différentes microsynchronies pour permettre la détermination des amibes à thèque en laboratoire.

2.4.1 Prélèvement et description des monolithes de tourbe

L'échantillonnage s'est orienté vers le prélèvement d'un monolithe de tourbe d'une trentaine de centimètres, qui correspond à la partie superficielle de la tourbe ayant le plus d'influence sur *S. hirculus*. Celui-ci mesure environ 15 x 15 x 35 centimètres et a été prélevé à l'aide d'un couteau à pain (figure 2.23). Le monolithe a été extirpé manuellement. La description s'est faite une première fois selon une fiche de terrain immédiatement après son extraction, la tourbe s'oxydant très rapidement et perdant certaines propriétés comme la couleur, puis une seconde fois au laboratoire. La typologie des sols et des horizons suit le Référentiel pédologique (Baize *et al.*, 2009). De plus, lorsque la tourbe le permettait, un prélèvement plus profond de substrat a été effectué à l'aide d'une tarière canal de 3 cm de diamètre, suivi d'une brève description. Le pH et la conductivité de la nappe ont été mesurés à 5 cm de profondeur avec un appareil de mesure de terrain (EC510 Waterproof ExStik(R) II pH/Conductivity Meter).

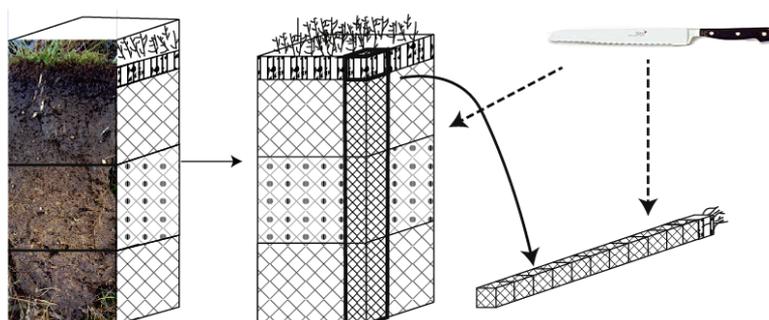


Figure 2.23 : Schéma d'un monolithe de tourbe, avec la partie de 1/1/30 prélevée pour l'étude paléocologique et les différents horizons prélevés pour les analyses pédologiques.

Prélèvement et préparation des horizons et des échantillons utilisés pour la paléoécologie sur le monolithe de tourbe

Une fois au laboratoire, une tranche de 1x1x30 cm a été découpée dans le monolithe (figure 2.23) puis découpée en parallélépipèdes de 2 cm de long et finalement conditionnée au congélateur en vue des analyses paléoécologiques. Le reste du monolithe a été rafraîchi et décrit une nouvelle fois afin de relever certains détails qui seraient passés inaperçus lors de la description sur le terrain. Les horizons de cette carotte ont ensuite été séparés (figure 2.23), conditionnés dans des sachets plastiques et congelés.

2.4.2 Prélèvement de la strate muscinale pour l'étude thécamoebienne de surface

L'échantillonnage des microsynusies est réalisé afin de déterminer les différentes communautés thécamoebiennes de surface. Un quart de l'échantillon prélevé pour la répartition spatiale des amibes à thèque a été mise à chaque fois de côté afin de pouvoir faire l'analyse du CHN. Le nombre de microsynusies de chaque relevé varie d'un site à l'autre selon la complexité du milieu. Le prélèvement s'est fait à l'aide d'un couteau à pain : un volume d'environ 10 x 10 x 5 cm a été prélevé (figure 2.24) et conservé au congélateur dans un sachet jusqu'à l'analyse de surface.

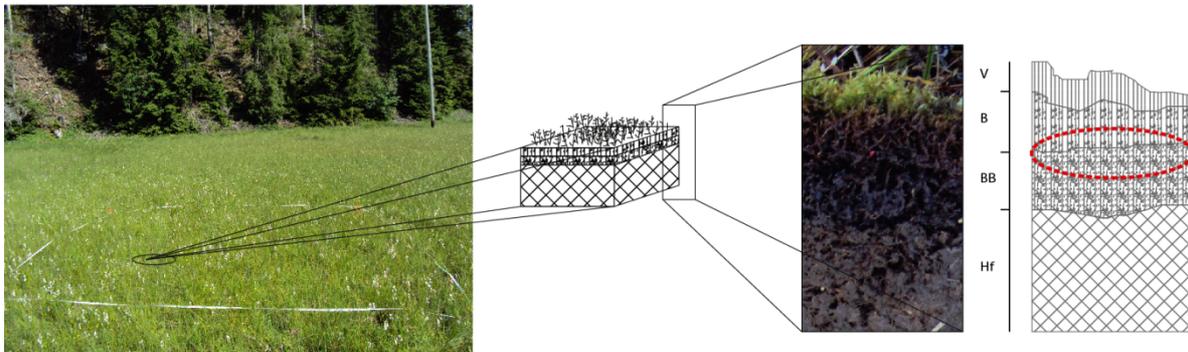


Figure 2.24 : Illustration de la répartition des 3 millistrates (V, B, BB) à l'intérieur d'une microsynusie représentée ici sur le volume de tourbe au centre de la figure. Les lettres qui sont attribuées à chaque strate, correspondent à : Vert, Brun, et Brun-Brun, faisant référence à la présence ou non de chlorophylle dans chaque strate. Le traitillé rouge représente la zone d'enracinement idéale de *Saxifraga hirculus*.

Seule les strates B et BB ont été échantillonnées (figure 2.24). Cet échantillonnage correspond à la profondeur d'enracinement particulier de *S. hirculus*.

2.5 Troisième étape : analyses au laboratoire

Les analyses au laboratoire se divisent en deux parties : (1) Les analyses pédologiques et (2) l'analyse de la communauté thécamoebienne. Les différentes analyses présentées dans le chapitre 2.5.1 ont été réalisées sur tous les horizons de toutes les carottes pédologiques prélevées. Les analyses thécamoebiennes de surface ont été réalisées sur les deux tiers inférieurs (B et BB, figure 2.24) du tapis muscinale. En revanche, pour les analyses paléoécologiques, un échantillon de tourbe par horizon a été analysé.

2.5.1 Analyses pédologiques

La caractérisation physico-chimique des monolithes de tourbe s'est faite sur du sol frais (teneur en eau, pH et fractionnement organique) et sur du sol sec (humidité résiduelle, indice pyrophosphate, perte au feu, azote total et phosphore total). Une brève description des méthodes est donnée ci-dessous.

Matériel et méthodes

Préparation des échantillons

Les analyses sur sol frais ont été réalisées en premier. Le solde de l'horizon a été séché à température ambiante, puis une partie représentative a été pulvérisé à 0.08 mm à l'aide d'une pulvérisette (pulverisette 14, fritsch).

Teneur en eau et humidité résiduelle

Le but de cette analyse est d'une part d'estimer la rétention d'eau d'un sol, et d'autre part de pouvoir déduire la masse de l'eau des échantillons lors de l'analyse du fractionnement organique. La méthode consiste à peser un échantillon de sol frais avant (P) et après passage à l'étuve à 105°C (P105) (LSV, 2007a). La teneur en eau est exprimée comme suit :

$$\text{Teneur en eau (\%)} = \frac{P-P_{105}}{P} * 100 \quad 1)$$

L'humidité résiduelle sert à corriger les masses de tourbe sèche, cette dernière étant très hygrophile.

Perte au feu

La perte au feu permet d'estimer la quantité de matière organique d'un sol. Un échantillon de tourbe (1 à 5 g) préalablement séché à 105°C (P105) a été placé dans un creuset en porcelaine, puis mis dans un four dont la température monte par palier jusqu'à 600°C : la matière organique est calcinée et il ne reste plus que les cendres. L'échantillon a été ensuite refroidi dans un dessiccateur, puis pesé (P600) (LSV, 2007b). La perte au feu s'exprime de la manière suivante :

$$\text{Perte au feu (\% de la masse sèche)} = \frac{P_{105}-P_{600}}{P_{105}} * 100 = M. O \quad 2)$$

pH H₂O

Le but est de mesurer l'acidité libre, soit la quantité des ions H⁺ libres présents dans une solution de sol. Le principe est de mettre dans une allonge en verre une couche de 1 cm de tourbe, de rajouter de l'eau désionisée dans une proportion de 1:2.5, d'homogénéiser et de laisser reposer la solution 1h pour finalement mesurer l'acidité de la solution à l'aide d'un pH mètre (827 pH lab, Metrohom) (LSVc, 2007).

Fractionnement organique

La tourbe est constituée de fibres de différentes tailles. Leurs longueurs varient suivant l'origine du matériel végétal, et le degré de dégradation qu'elles ont subie. Le but du fractionnement organique est de séparer l'échantillon de tourbe en trois fractions différentes (granulométrie organique), les fibres >200µm, la fraction mixte 50-200µm, et les microagrégats <50µm, et de quantifier (en %) la proportion de chaque fraction. Ceci permet de qualifier une tourbe ainsi que d'expliquer son évolution passée et actuelle.

Trois tamis sont superposés les uns sur les autres ; le tamis qui a les plus grandes mailles (2000µm) est placé au sommet, au milieu celui de 200 µm, puis en bas le tamis qui a les plus petites mailles (50 µm). Les tamis sont ainsi mis dans un cylindre étanche rempli d'eau, dont le niveau ne dépasse pas le tamis supérieur.

L'échantillon de tourbe est placé sur le tamis supérieur et par l'action de l'eau qui bute contre l'échantillon de tourbe, celui-ci se dissocie. Les fibres passent à travers ou restent piégées dans le tamis suivant leur taille, et peuvent ensuite être récoltées, puis pesées (LSVf, 2007).

Indice au pyrophosphate de sodium (indice pyro)

Cette analyse permet de caractériser l'état d'une tourbe et son état d'humification. Le pyrophosphate permet d'extraire les produits de dégradation des tourbes (acides fulviques, et acides humiques). Cette analyse nécessite 0.5 g de sol finement broyé, qui est ensuite mélangé à du pyrophosphate de sodium pour subir une agitation durant 18 heures. Ce mélange est ensuite filtré. Le filtrat est dosé par spectrophotométrie (libra S11, Biochrom) à une longueur d'onde de 550 nm. Le résultat du spectrophotomètre multiplié par 100 donne l'indice pyrophosphate (LSVg, 2007).

Azote total

L'azote se présente sous deux formes : l'azote minéral (sous forme de NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^-) et l'azote organique. Dans le cadre de cette étude, seule l'analyse de l'azote total (minéral + organique) a été réalisée sur les échantillons. Cette valeur donne une idée du potentiel fertilisant que pourrait libérer le substrat s'il était minéralisé.

La méthode Kjeldhal a été employée. Celle-ci consiste à faire une minéralisation de l'azote organique en ammonium d'un échantillon de tourbe de 0.5 g dans le digesteur Büchi (Unit K-355, Büchi). La solution est ensuite distillée en milieu alcalin, puis titrée sur le principe d'acide-base à l'aide du titrisol (702 SM titrino, Metrohm) (LSVd, 2007).

Phosphore total

La première étape de cette méthode est la même que pour l'azote total, à savoir la minéralisation, puis un dosage colorimétrique s'effectue à l'aide du spectrophotomètre (libra S11, Biochrom) à une longueur d'onde de 880 nm (LSVe, 2007).

CHN

Le ratio C/N correspond au rapport du carbone organique par rapport à l'azote total. Ce ratio fournit notamment une mesure indirecte de l'activité biologique d'un échantillon. Un ratio de 10 par exemple correspond à une bonne activité biologique, alors qu'un ratio de 30, correspond à une activité biologique ralentie. Cette analyse a été effectuée sur les microsynusies uniquement (partie B, et BB de la strate muscinale, figure 2.24). L'azote et le carbone ont été dosés à l'aide d'un analyseur CHN (CHN EA1108-Elemental analyser, Carlo Erba Instruments) sur un pulvérisat d'1 mg de bryophytes (LSVh, 2007).

2.5.2 Analyse thécamoebienne

Extraction et préparation des amibes ; distribution horizontale et verticale des amibes

La méthode employée pour extraire les amibes des échantillons de surface est la même que celle utilisée pour les échantillons destinés aux analyses paléocéologiques. Cependant dans ce paragraphe, l'exemple est illustré avec un échantillon de surface. Le principe d'extraction repose sur une série de filtration, pour finalement concentrer les amibes dans quelques millilitres d'eau (figure 2.25). Le protocole utilisé dans cette étude pour extraire les amibes se trouve en annexe 23 et a été adapté une première fois par E.Mitchell à partir de (Warner, 1990), puis par moi même.

Au final, la fraction inférieure à 200 μm « piégée » sur le filtre de 10 μm (phase 4) a été utilisée pour la détermination de la communauté thécamoebienne⁴.

⁴ Les amibes traversant le filtre de 10 μm n'ont pas été prises en compte lors de cette étude, de par leur petite taille

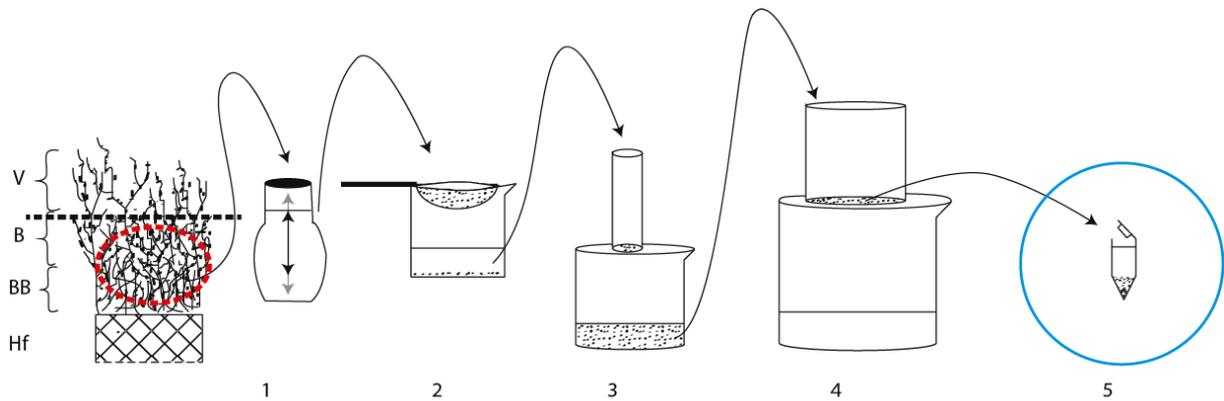


Figure 2.25 : Représentation schématique des différentes phases lors de l'extraction des amibes à thèque. La zone en traitillé rouge sur la gauche de la figure représente la zone d'enracinement de la saxifrage dorée. C'est dans cette zone que l'étude de la communauté thécamoebienne, et par la même occasion la recherche de bioindicateurs a été faite.

Les millistrates (B et BB) à partir desquelles les amibes ont été extraites, ont à chaque fois été pesées afin de rapporter la quantité d'amibes observées à l'unité de masse sèche de l'échantillon. Étant donné que la quantité d'eau varie légèrement d'un tube eppendorf à l'autre, une pastille de spores de lycopodes a été introduite afin de quantifier la dilution (Stockmarr, 1971). Cela signifie que la concentration de spores est inversement proportionnelle au volume final de l'échantillon. Les pastilles de lycopodes ont uniquement été insérées dans les échantillons pour analyser la répartition horizontale des amibes. Pour les échantillons destinés à l'analyse de la répartition verticale des amibes, seule la fréquence relative des espèces a été prise en compte. Ce choix est notamment dû au fait que certaines espèces ne se conservent pas en profondeur (Mitchell *et al.*, 2008).

Détermination et comptage des amibes

La détermination des amibes débute par une homogénéisation du tube eppendorf par plusieurs aspirations et expirations de la solution à l'aide d'une pipette pasteur. Une goutte de solution est ensuite prélevée et déposée sur une lame. Cette goutte est complétée par une goutte de glycérol, afin d'éviter que l'échantillon ne sèche. L'identification des amibes se fait au microscope optique (Zeiss, axioskop 50) avec des grossissements de 200 et 400x.

Les amibes ont été déterminées et identifiées à l'aide de nombreux ouvrages (Deflandre, 1928; 1929; 1936; Coûteaux, 1979; Decloître, 1979; Ogden & Hedley, 1980; Meisterfeld, 2000b; a; Wall, 2005; Derungs, 2007; Payne *et al.*, 2012). L'identification des amibes à thèque est basée sur la morphologie de leurs thèques. Les individus vivants ont été recensés indépendamment des morts, mais ont finalement été intégrés avec ceux-ci puisque leur nombre était très faible. Afin d'avoir une idée représentative de la communauté thécamoebienne, 150 individus ont été recensés par échantillons (Payne & Mitchell, 2009).

Problèmes rencontrés lors de l'identification des amibes

Étant donné que toutes les espèces d'amibes n'ont pas été déterminées avec la même certitude, un indice de fiabilité a été donné à chaque espèce. Cette échelle de fiabilité compte trois niveaux : une fiabilité de 1 signifie que l'espèce a été déterminée avec une grande précision et certitude, une fiabilité de 2 correspond aux espèces relativement difficiles à déterminer et dont l'identification a parfois posé problème, les espèces de fiabilité 3 correspondent aux espèces ayant certaines similitudes morphologiques avec d'autres et dont la détermination et l'identification sont considérées comme peu fiables. Ces différents groupes de fiabilité ont été interprétés

statistiquement de façon séparée. Dans la partie résultat, seules les amibes considérées comme fiables ont été analysées.

2.6 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du programme R© 2.12.0 (R, 2010) et sont synthétisées dans la figure 2.26.

Différentes matrices ont été créées :

La matrice « **végétation** » qui contient les espèces de plantes vasculaires avec les abondances transformées⁵,

La matrice « **thécambies** » avec les fréquences relatives des espèces,

La matrice « **environnement** » qui regroupe les résultats des analyses pédologiques ainsi que les descripteurs/variables mesurés sur le terrain,

La matrice « **bryophytes** » avec la présence-absence des espèces.

Pour toutes ces matrices, les descripteurs sont les espèces ou les différentes variables de l'habitat et les objets sont les sites.

2.6.1 Analyses multivariées non contraintes

Afin d'analyser la structure de la matrice des amibes, de la végétation et des variables environnementales, une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée. La matrice thécamibes ainsi que celle de la végétation ont été transformées à l'aide de la transformation de Hellinger pour éviter le problème des doubles zéros (Legendre & Gallagher, 2001). La matrice bryophytes a été analysée par une analyse en coordonnées principale (PCoA), dû au fait que les valeurs sont binaires.

Interprétation du graphique

Derrière les deux premières composantes généralement illustrées et interprétées, s'en cachent d'autres (il y a au total autant que de descripteurs). La méthode d'analyse multivariée consiste à transformer les variables corrélées en un nouveau système à deux axes ; les composantes principales. Celles-ci correspondent au maximum de variance expliquée. Les objets et/ou les descripteurs sont projetés sur ce nouveau système d'axes à n dimensions. Ce système d'axe est utilisé dans cette présente étude pour évaluer la corrélation entre les objets et les descripteurs, et d'en inférer l'influence possible des différents descripteurs sur les objets (Legendre & Gallagher, 2001).

2.6.2 Analyses canonique de redondances (RDA)

Une analyse canonique de redondance (ACR, en anglais RDA) (Legendre & Legendre, 1998) a été réalisée sur les matrices amibes et végétation en les contraignant avec la matrice environnement.

La répartition des variables de la matrice réponse est tributaire des variables environnementales explicatives. Le principe est de contraindre la matrice espèces (matrice réponse) par la matrice environnement (matrice explicative) afin que les 1^{er} axes soient des combinaisons linéaires des n

⁵ L'abondance des espèces a été pondérée par une formule : $Y=X^w$ Wildi, O. (2010) *Data Analysis in Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons. où w peut être 0.1, 0.25, 0.5 : plus w est petit, moins les espèces dominantes ont de l'importance. Dans le cas de cette étude, les abondances ont été transformées par une puissance de 0.5.

variables explicative et de visualiser la position (et l'orientation) des variables réponses par rapport aux variables explicatives. Comme pour les ACP, les « nouvelles variables » sont calculées pour chaque matrice de façon à optimiser la variance expliquée par chacun d'elles.

La RDA se différencie de l'ACP, car elle contraint les variables réponses, qui sont les différentes espèces, à se placer en fonction des différentes variables explicatives, qui sont les variables environnementales. A contrario, l'ACP est utilisée pour décrire la position des différentes variables, sans aucune contrainte. Une analyse partielle de la RDA a également été réalisée dans le but de définir de quelles variables environnementales les différents groupes, favorables et défavorables à *S. hirculus*, sont tributaires. Cette analyse classe la matrice réponse en fonction de la matrice explicative avec un pourcentage de réussite, qui est dans ce cas de 100% (avec la formation de trois groupes uniquement) (c.f résultat). Cela signifie que chaque microsynusie (représentée sur le graphique par un point) et chaque espèce (représenté par un trait) a été placée avec 100% de réussite en fonction des variables explicatives. Le choix du nombre de groupe est libre, cependant plus le nombre est élevé, moins le pourcentage de classification est bon.

2.6.3 Analyse factorielle multiple (MFA)

L'analyse factorielle multiple est une méthode permettant d'analyser les relations entre les différentes matrices. Il s'agit d'une analyse en composante principale appliquée à plusieurs matrices en même temps, n'ayant pas forcément les mêmes descripteurs, mais les mêmes objets (Legendre & Legendre, 1998). Dans le cas de cette étude, les matrices analysées sont : la végétation, la communauté thécamoebienne et les variables environnementales. Synthétiquement, cela correspond à la fusion de plusieurs ACP entre elles. L'analyse permet de mettre en évidence la corrélation entre matrices (et est similaire en ceci à une série de test de Mantel), la structure synthétique des données ainsi que, pour chaque échantillon, le degré de concordance ou de divergence entre les informations fournies par chaque matrice. En effet la position de chaque objet dans l'ordination correspond au centroïde des composantes partielles.

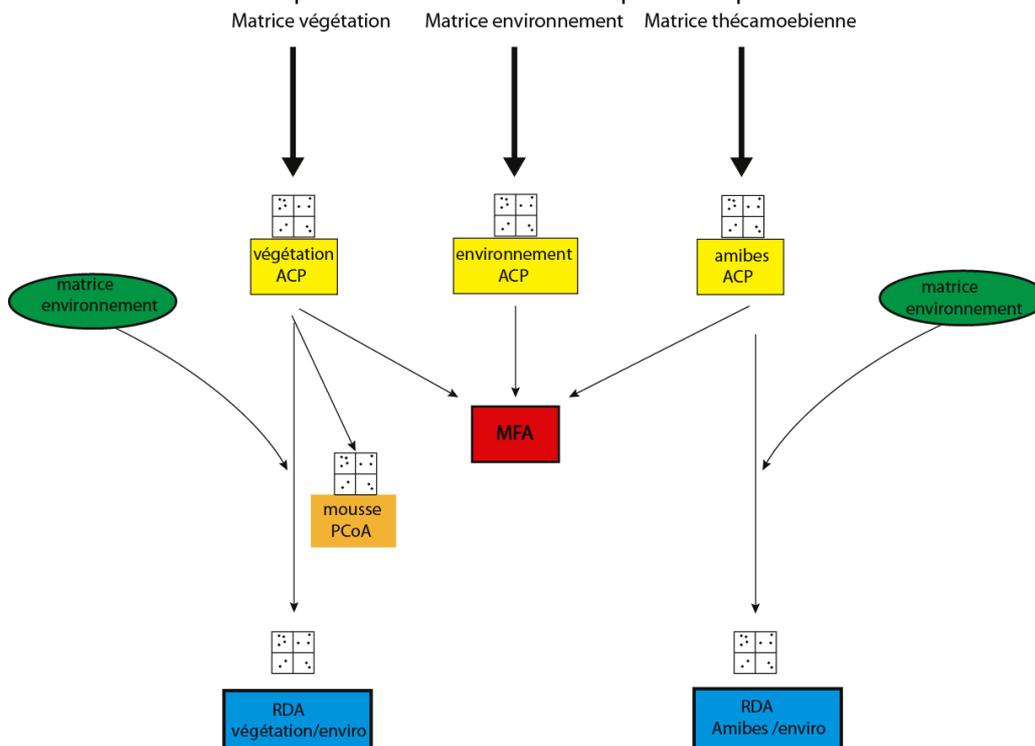


Figure 2.26 : Schéma illustrant les analyses statistiques effectuées au cours de cette étude.

3. Résultats

Ce chapitre présente les différents résultats obtenus au cours de cette étude. Les résultats obtenus à partir de l'analyse de la végétation sont présentés en premier, suivis de l'analyse des variables environnementales et de l'analyse des communautés thécamoebiennes. Ensuite sont présentées l'analyse sous contrainte (RDA) de la matrice végétation à partir de la matrice environnementale, ainsi que l'analyse sous contrainte de la communauté thécamoebienne à partir de la matrice environnement. Une analyse factorielle multiple (MFA) clôt ce chapitre avec une analyse générale des différents relevés effectués au cours de ce travail. L'analyse et la description des différentes carottes pédologiques sont présentées en toute fin de chapitre.

Afin de faciliter la lecture des différents graphiques et tableaux illustrés dans ce chapitre, des abréviations ont été utilisées pour le nom des espèces, pour les variables environnementales, ainsi que pour les différents relevés. La correspondance de ces abréviations au nom complet se trouve en annexe (annexe 14 et 15).

3.1 Analyses phytosociologiques

L'objectif de cette analyse est de mettre en évidence les relevés de végétations semblables à ceux effectués au marais des Amburnex, afin de trouver des zones humides similaires à celles présentes aux Amburnex dans l'optique d'y introduire *S. hirculus*.

Au total, 24 relevés de végétation, comprenant 104 espèces de plantes vasculaires et 24 espèces de mousses, ont été effectués. 22 relevés ont été faits dans la chaîne du Jura Suisse, et deux en France voisine.

3.1.1 Analyse des plantes vasculaires

Une analyse en composante principale a été réalisée sur la matrice de végétation sans les espèces bryophytiques (figure 3.1). Pour cette analyse, les espèces présentes uniquement dans un site ont été retirées de la matrice. Les objets de cette matrice sont les relevés de végétation, et les descripteurs sont les espèces vasculaires. L'abondance-dominance des espèces, estimée selon le code de Braun-Blanquet, a été pondérée à 0.5 (Wildi, 2010), afin de donner moins d'importance aux espèces abondantes. De plus, puisqu'un des objectifs de cette étude est de définir parmi les sites étudiés le(s)quel(s) semble(ent), selon les analyses phytosociologiques, le(s) plus favorable(s) à l'écologie de *S. hirculus*, ce dernier a été retirée de la matrice de végétation. En effet, étant donné que sa disparition dans certains sites est essentiellement liée à l'action de l'homme, et afin de comparer les sites sans l'influence de cette espèce, il a semblé plus judicieux de faire une analyse sans cette espèce.

La première composante explique 15.69% de la variance totale, et la seconde 10.35%. Au total, 8 composantes sont interprétables selon le modèle des valeurs propres (broken stick modèle). Néanmoins, seules les deux premières composantes sont illustrées sur la figure 3.1. Le cercle des contributions équilibrées montre qu'il y a très peu de variables significatives (annexe 16c). En effet, seuls *Carex panicea* et *Carex flava* contribuent de manière significative à la répartition des objets dans le plan d'ordination 1-2.

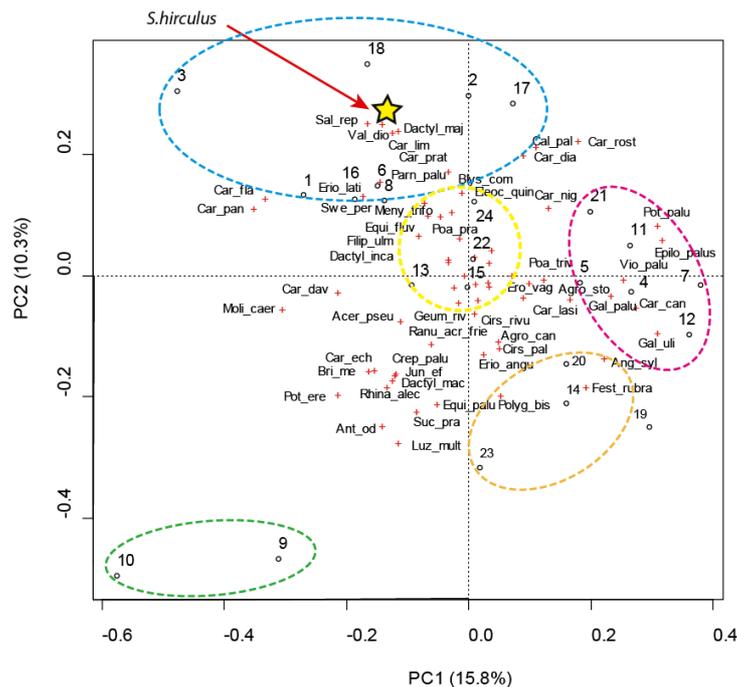


Figure 3.1 : ACP réalisée à partir de la matrice végétation (sans les espèces bryophytiques). Les chiffres correspondent aux différents relevés de végétations. Les cercles traitillés correspondent aux groupes formés à l'aide de l'analyse de groupement. Le cercle bleu contient les relevés où *S. hirculus* est présent (n°16, 17, 18).

La figure 3.1 illustre la répartition des 24 relevés de végétation. Ceux-ci ont été divisés en cinq groupes d'après l'analyse de groupement illustrée en annexe 16b. Le groupe délimité par un traitillé bleu comprend les relevés de végétation réalisés au marais des Amburnex (n°16,17 et 18), marais où *S. hirculus* est actuellement présent, ainsi que ceux effectués au marais de la Trélasse (n°1 à 3). Ce groupe est caractérisé par les espèces indicatrices d'humidité importante telles que *Carex rostrata*, *C. diandra*, *Eleocharis quinqueflora*, ainsi que par certaines espèces indicatrices d'un milieu basique (*Eriophorum latifolium*, *Swertia perennis*, *Carex panicea*) (Lauber *et al.*, 2001; Landolt & Bäumler, 2010). Le groupe central illustré par un cercle traitillé jaune englobe 4 relevés de végétation, parmi lesquels se trouve le marais de Bannans (relevé n°22 correspondant à la dernière station française contenant *S. hirculus*), le bras mort de l'Orbe (relevé n°24), le marais de Bellelay (relevé n°15) et un des deux relevés effectués au marais de la Vraconnaz (relevé n°14).

Les relevés entourés d'un traitillé vert sont complètement isolés des autres groupes. Ce groupe correspond exclusivement aux relevés effectués au marais de Saignolies (n°9 et 10). Ce groupe est principalement influencé par des espèces indicatrices de milieux modérément secs selon les valeurs de Landolt, telles que *Potentilla erecta*, *Briza media*, *Luzula multiflora* (Lauber *et al.*, 2001; Landolt & Bäumler, 2010). Le groupe illustré par un cercle orange regroupe les relevés effectués à la Chaux-d'Abel (relevés n°19, et 20), au marais de la Vraconnaz (relevé n°14), ainsi qu'au marais de la Chatâgne (relevé n°23). Ce groupe est caractérisé d'une part, par des espèces caractéristiques de milieux secs comme *Luzula multiflora*, et d'autre part par des espèces indicatrices de milieux humides telles que *Eriophorum angustifolium*.

Les relevés entourés d'un cercle rouge (n°4, 5, 7, 11, 12, 21) sont caractérisés par des espèces telles que *Viola palustris* (espèce calcifuge) et *Carex canescens*, qui sont des espèces indicatrices de conditions légèrement acides (Lauber *et al.*, 2001; Landolt & Bäumler, 2010).

Il ressort que la première composante sépare les sites en fonction du pH. En effet, les espèces basophiles sont orientées du côté négatif de l'axe, alors que les espèces acidophiles sont du côté positif. La seconde composante semble séparer les sites selon un gradient d'humidité : les espèces indicatrices des milieux humides sont du côté positif de l'axe, alors que les espèces plus séchardes sont du côté négatif de l'axe.

3.1.2 Analyse de la strate muscinale

L'analyse en coordonnées principale a été réalisée sur la matrice bryophytique, afin de mettre en évidence les relevés similaires à ceux présents dans le marais des Amburnex, selon les espèces de bryophytes.

La figure 3.2 illustre la répartition des sites selon leurs similarités d'après les variables correspondant aux espèces bryophytiques (qui ne sont pas représentées dans ce type de graphique). Selon le modèle des bâtons brisés, seuls les deux premiers axes sont interprétables. Les axes 1 et 2 expriment respectivement 32.94% et 32.14% de la variance totale. Les deux groupes illustrés sur la figure 3.2 ne présentent a priori aucune différence du point de vue écologique ou plutôt « bryosociologique ». En effet, ces deux groupes sont caractérisés par des espèces indiquant des conditions humides. Les 2 groupes sont caractérisés par des espèces tant acidoclines que basoclines.

Le groupe illustré par un cercle rouge comprend les relevés du marais des Amburnex, ainsi que le relevé de végétation provenant du marais de Bannans. Les différents relevés de ce groupe contiennent à la fois des espèces bryophytiques (annexe 25) indiquant un milieu neutre à alcalin telles que *Drepanocladus aduncus* et *Calliergonella cuspidata* présentes dans les relevés n°16 et 4 par exemple, et des espèces indiquant des conditions plus acides comme *Sphagnum recurvum*, qui se trouve notamment dans le relevé n°5 (Landolt & Bäumler, 2010). Trois relevés de végétation (n°4, 5, 19) présents dans ce groupe contiennent des espèces de bryophytes du genre *Sphagnum*, indicatrices en générale de conditions acides.

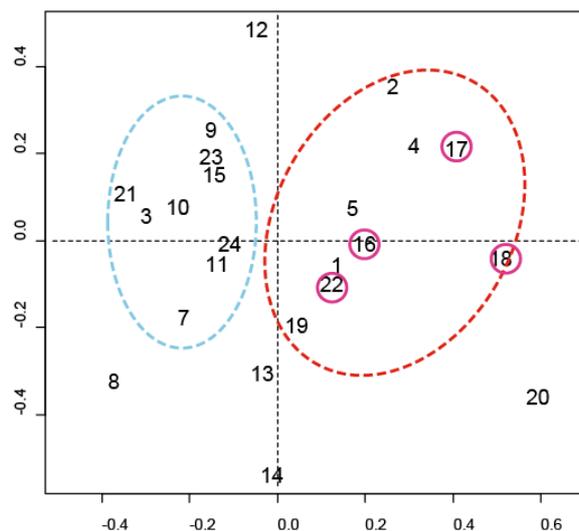


Figure 3.2 : Analyse en coordonnées principales réalisée à partir de la matrice bryophytique. Les chiffres présentés correspondent aux différents relevés de végétation. Les petits cercles violets représentent les relevés abritant *S. hirculus*.

Les relevés n°7, 9, 11, 15, 23 compris dans le groupe entouré par le cercle bleu sont caractérisés par des espèces indiquant des conditions neutres à basiques. Néanmoins, dans le même groupe les

Résultats

relevés n°3, 10 et 15 contiennent des espèces de sphaignes indicatrices des conditions acides, comme *Sphagnum rubellum* et *Sphagnum majus*. Le relevé effectué dans le marais de l'Écouland (n°21), qui est la dernière station à avoir vu disparaître la saxifrage dorée, ne se situe pas dans le même groupe que les autres relevés contenant actuellement *S. hirculus*.

Le relevé n°12 situé à l'extrémité positive de l'axe 2, ne présente aucune espèce indicatrice de conditions alcalines. Toutes les espèces de ce relevé indiquent un milieu acide à neutre. Situé à l'opposé (extrémité négative de l'axe 2), le relevé bryophytique n°14 est caractérisé exclusivement par la présence d'espèces indiquant des conditions alcalines. Cela peut notamment se remarquer d'après la présence de *Cratoneuron filicinum* (espèce calcicole)(Landolt & Bäumlér, 2010).

Le graphique comprenant à la fois les espèces vasculaires et bryophytiques est illustré en annexe 17. Celui-ci a été réalisé avec une matrice dont toutes les espèces sont codifiées en présence-absence. Ce graphique fournit pratiquement le même type de résultat que la figure 3.1.

3.2 Analyses pédologiques

Au total, 13 monolithes de tourbe ont été extraits des stations où ont été effectués les relevés de végétation⁶. Le choix des variables illustrées sur la figure 3.3 a été fait à l'aide d'une ACP préalablement réalisée avec tous les descripteurs (analyses de laboratoire et mesures effectuées sur le terrain) (annexe 18a), ainsi qu'à l'aide du cercle des contributions équilibrées et de la pertinence de chacune d'entre elles. Au final, 7 descripteurs sur 13 ont été retenus (figure 3.3) : la hauteur de la nappe, l'indice au pyrophosphate de sodium, l'azote total, le pH mesuré au laboratoire, la conductivité, le phosphore total et le pourcentage de fibres. Selon le modèle des bâtons brisés, seuls les deux premiers axes sont interprétables et représentent 80.5% de la variance totale. Les composantes 1 et 2 expriment respectivement 48.8% et 31.8% de variance totale. La projection du cercle des contributions équilibrées (annexe 18a) montre que la conductivité, le phosphore total et la hauteur de nappe, participent significativement à la répartition des sites sur le graphique. Les sites ont été regroupés en quatre groupes (cercle en couleur sur la figure 3.3) en fonction d'une analyse de groupement (annexe 18b). D'après l'orientation des différentes variables, il semble que le premier axe correspond à un axe d'humification et de hauteur de nappe. En effet, les variables suivantes, hauteur de nappe et taux de fibres, sont anticorrélées et situées respectivement du côté positif et négatif de l'axe 1. Le second axe semble être corrélé au pH, avec les sites minérotrophiques situés négativement par rapport à l'axe 2 et les sites oligotrophiques placés du côté positif de l'axe 2. Les différents monolithes ont été séparés en 4 groupes (figure 3.3) selon l'analyse de groupement. *S. hirculus* se trouve dans les groupes bleu et violet.

Dans la figure 3.3, le groupe représenté par des traitillés verts correspond aux monolithes extraits dans les relevés de végétation n°1, 5 et 13. Ce groupe est caractérisé par une nappe proche de la surface, et par une tourbe ayant un important pourcentage de fibres. La conductivité de la nappe d'eau de ces trois différents sites est faible, tout comme les valeurs de pH, de phosphore total et d'azote total. Il s'agit d'un groupe ayant un indice au pyrophosphate de sodium bas, reflétant une tourbe fibreuse (Baize *et al.*, 2009).

⁶ En réalité, sur les 13 carottes de tourbes prélevées, 12 ont été prélevées à l'intérieur des relevés de végétation, et la 13^{ème}, celle extraite à proximité du lac du Trouillot, a été prélevée dans une zone anciennement colonisée par *S. hirculus*, mais dans lequel aucun relevé de végétation n'a été effectué lors de cette étude.

Résultats

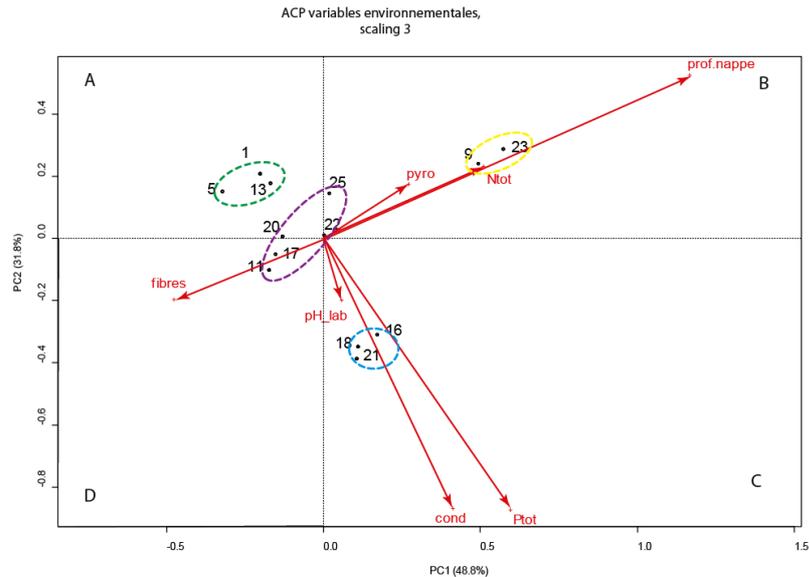


Figure 3.3 : Analyse en composantes principales réalisée à partir de la matrice environnementale. *S. hirculus* se trouve dans les relevés n°16, 17, 18 et 22, ceux-ci se trouvent dans les groupes illustrés par un traitillé bleu et violet. Aucun relevé abritant la saxifrage dorée ne se trouve dans les relevés illustrés par un traitillé vert et jaune.

Proche du centre du graphique, se trouve le groupe illustré par des traitillés **violet**s. Comme le groupe décrit précédemment, la nappe est proche de la surface et le pourcentage de fibres est élevé. Les variables telles que le pH, le phosphore total et la conductivité ont pour ce groupe de faibles valeurs. Cependant celles-ci sont un peu plus élevées que celle du groupe décrit précédemment. Le degré d'humification représenté par l'indice au pyrophosphate et indirectement par le taux de fibre indique que les horizons supérieurs de ces sites sont peu minéralisés. Il est cependant intéressant de remarquer que les monolithes prélevés dans les relevés n°22 et 25 semblent selon ces dernières variables (et selon l'analyse du groupement illustré en annexe) un peu plus humifiés que les autres relevés du même groupe (n°11, 17, 20).

Le groupe représenté par un traitillé bleu est caractérisé par une hauteur de nappe élevée, une tourbe peu décomposée, un pourcentage de fibres élevé, et un indice au pyrophosphate de sodium faible. Il s'agit des relevés possédant la plus haute conductivité, le plus haut pourcentage de phosphore total et le pH le plus élevé (pH de 7.3, 7.7 et 7.4 pour les relevés n°16, 18, et 21 respectivement). Les groupes vert, violets et bleu représentent a priori le même type de marais selon les variables physiques. En effet, ils ont approximativement tous le même pourcentage de fibres et une nappe proche de la surface. Toutefois, c'est au niveau de la chimie de l'eau que ces marais divergent. Le groupe vert a une eau oligotrophe, tandis que le groupe bleu a une eau minérotrophe. Le groupe violet a des caractéristiques intermédiaires entre ces deux derniers.

Le groupe illustré par le cercle jaune correspond aux relevés n°9 et 23. Eloigné des autres relevés, il est, contrairement aux autres groupes, principalement caractérisé par une nappe située en profondeur ainsi qu'une quantité d'azote total élevée. Les horizons supérieurs de ces relevés sont fortement minéralisés, ce qui peut se remarquer d'après la faible quantité de fibres ainsi que d'après un indice pyrophosphate de sodium élevé. La quantité de phosphore total, ainsi que la conductivité de ces deux sites sont faibles.

3.3 Analyse thécamoebienne

En tenant compte des données thécamoebiennes provenant de la répartition spatiale et de l'étude paléoécologique (présenté au chapitre 3.7), une matrice de 107 espèces provenant de 95 échantillons a été créée. Les objets de cette matrice peuvent être divisés en deux parties, analysées séparément : les échantillons de surface (50 échantillons) (annexe 26) et les échantillons de profondeur, ou paléoécologiques (39 échantillons) (annexe 27). En plus de ces échantillons, 6 échantillons d'origines étrangères (deux du Canada et quatre de Pologne) ont été analysés et intégrés passivement à l'ACP (figure 3.4). Ces derniers ont tous été prélevés à proximité d'une population de *S. hirculus*.

Au cours de ce travail, environ 15'000 individus ont été identifiés et déterminés, comptabilisant 28 genres. Cependant certaines espèces très proches du point de vue morphologique, comme par exemple *Nebela collaris* et *Nebela bohémica*, ont été réunies sous le complexe d'espèce nommé *Nebela collaris* groupe. Ce type de regroupement a été réalisé car les critères d'identification entre ces espèces ne sont pas très clairs. Ces espèces réunifiées sont mises en évidence par le suffixe groupe après le nom de l'espèce dans la matrice récapitulative (annexe 26). Pour les différentes analyses thécamoebiennes illustrées dans ce chapitre, seules les espèces fiables et présentes dans 4 relevés au minimum ont été prises en compte (Payne *et al.*, 2006; Payne & Mitchell, 2007).

L'analyse en composantes principales (ACP) des microsynusies et de leur communauté thécamoebienne

La figure 3.4 illustre la projection des variables représentées par les espèces d'amibes à thèque et la position des différentes microsynusies de surface prélevées dans les marais étudiés. La composante 1 de l'ACP exprime 23.0%, et la deuxième 17.8% de la variance totale. Selon le modèle des bâtons brisés, seuls les trois premiers axes sont interprétables. Le cercle des contributions équilibrées (annexe 19a) montre que les espèces *Hyalosphenia elegans*, *Hyalosphenia papilio*, *Centropyxis aculeata*, *Nebela collaris* groupe, *Nebela penardiana*, *Paraquadrula irregularis*, *Phryganella acropodia*, *Trinema lineare*, *Trinema enchelys*, *Euglypha rotunda*, *Tracheleuglypha dentata*, *Corythion dubium*, et *Assulina muscorum* contribuent de manière significative à la répartition des microsynusies dans le plan 1-2. Certaines autres espèces comme *Argygnia dentistoma*, *Nebela tincta* et *Arcella catinus*, dont les vecteurs n'atteignent juste pas le cercle des contributions équilibrées, contribuent également à la répartition des microsynusies, mais ne sont toutefois pas significatives.

A l'aide de l'analyse de groupement (annexe 19b), la totalité des microsynusies a été divisée en 6 groupes. *S. hirculus* croît actuellement à proximité des microsynusies se trouvant dans le groupe illustré par des traitillés violet, bleu et noir.

Selon la position et l'orientation des différentes variables, il semble que le premier axe sépare les microsynusies en fonction d'un gradient d'humidité. En effet, les espèces indicatrices de milieux très humides telles que *Centropyxis aculeata* et *Arcella catinus* se trouvent du côté négatif de l'axe, et les espèces indicatrices de milieux un peu plus secs telles qu'*Assulina muscorum*, *Euglypha rotunda*, *Trinema linerae* et *Trinema enchelys* se situent du côté positif de l'axe. Le second axe semble quant à lui séparer les espèces telles que *Hyalosphenia elegans*, *Hyalosphenia papilio* et *Archerella flavum*, espèces indicatrices de milieux acides et oligotrophiques, de celles basophiles telles que *Paraquadrula irregularis*, *Nebela collaris* et *Nebela penardiana* se trouvant orientées négativement de l'axe 2 (Mitchell *et al.*, 1999; Meisterfeld, 2000b; a; Bobrov *et al.*, 2002; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011).

Résultats

Le groupe représenté par un cercle rouge sur la figure 3.4 correspond exclusivement aux microsynusies prélevées sur le radeau flottant du fossé Pochon (relevé n°5). Ce groupe est influencé par les espèces *Hyalosphenia elegans* et *Hyalosphenia papilio*, indicatrices de milieux oligotrophiques (Mitchell *et al.*, 1999; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011).

Le groupe illustré par un cercle violet, contient toutes les microsynusies prélevées à proximité du lac du Trouillot (n°25), auxquelles viennent s'ajouter deux microsynusies échantillonnées au marais des Amburnex (n°18), une du marais de Bannans (n°22) et une du marais de la Vraconnaz (n°15). Ce groupe est également corrélé aux espèces *Hyalosphenia papilio*, *Hyalosphenia elegans* et *Archerella flavum* (indicatrices de milieux oligotrophiques).

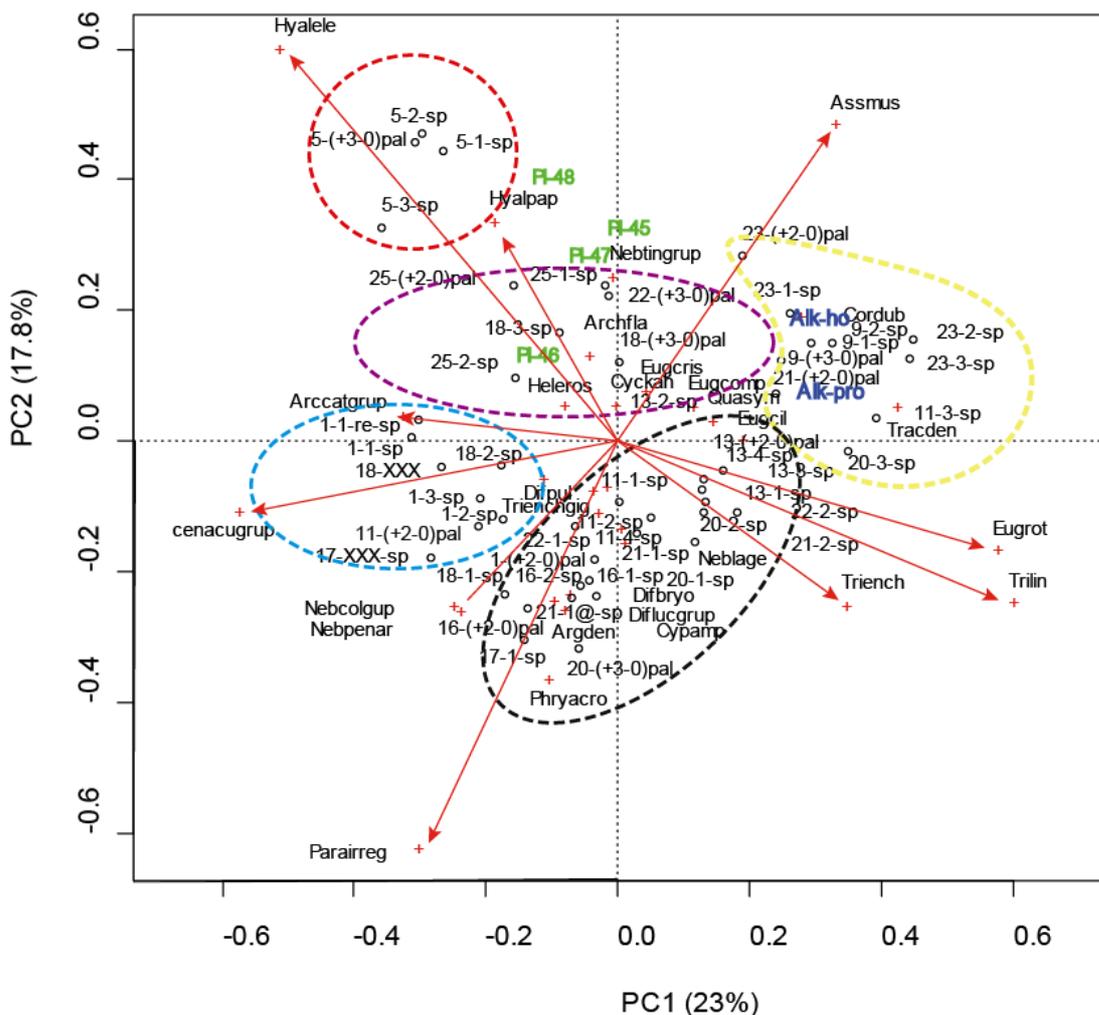


Figure 3.4 : Analyse en composantes principales réalisée à partir de la matrice thécamoebienne du surface. Cette analyse a été réalisée à partir de matrice amibes, avec uniquement les espèces fiables (1/3). Les chiffres correspondent aux microsynusies et les flèches correspondent aux espèces (descripteurs). *Saxifraga hirculus* se développe à proximité des microsynusies situées dans les groupes bleu, noir et violet.

Les groupes représentés par un cercle noir et un cercle bleu sont principalement influencés par des espèces telles que *Nebela collaris* groupe, *Nebela pernardiana*, *Centropyxis aculeata*, et *Paraquadrula irregularis*. Néanmoins, le groupe « noir » est davantage influencé par l'espèce de *P. irregularis*, indicatrice de milieu minérotrophique humide (Lamentowicz *et al.*, 2011), alors que le groupe « bleu » se trouve davantage corrélé à l'espèce *C. aculeata*, qui est indicatrice de conditions très

humides (Bobrov *et al.*, 2002). Ces groupes contiennent la majorité des microsynusies prélevées au marais des Amburnex (n°16, 17 et 18) auxquelles viennent s'ajouter certaines microsynusies prélevées au marais de la Trélasse (n°1), des Verrières (n°11), de la Chaux-d'Abel (n°20), de l'Écouland (21) et de Bannans (n°22). Les microsynusies entourées d'un cercle jaune sont corrélées aux espèces *Corythion dubium* et *Assulina muscorum*, qui sont des espèces caractéristiques de milieux secs (Bobrov *et al.*, 2002; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011). Les microsynusies prélevées à l'étranger (Ak-ho, AK-pro, PL-46, PL-47, PL-48) se placent à proximité du groupe illustré par un cercle violet, et à l'intérieur du groupe représenté par un traitillé jaune.

3.4 Influence des variables environnementales sur les relevés

L'analyse sous contrainte de la figure 3.5 a été réalisée à partir de la matrice végétation (matrice réponse), tributaire de la matrice environnementale (matrice explicative). L'objectif de cette analyse est de mettre en évidence la ou les variables influentes sur les relevés abritant encore la saxifrage dorée.

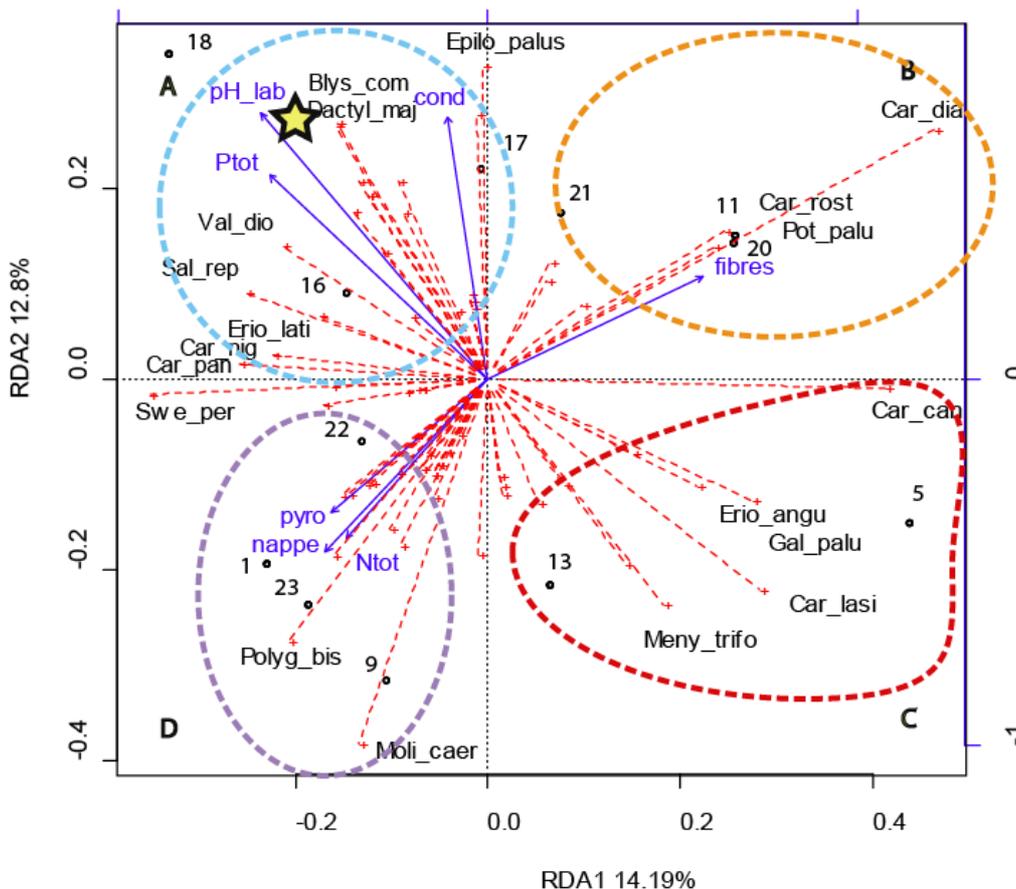


Figure 3.5 : Analyse canonique de redondance réalisée à partir de la matrice végétation (matrice réponse) contrainte par la matrice environnementale (matrice explicative). L'étoile située dans le quadrant A, représente fictivement l'emplacement qu'aurait dû avoir *S. hirculus* sans son retrait de la matrice. Les relevés abritant encore aujourd'hui *S. hirculus* se trouvent dans, ou à proximité du quadrant A.

Résultats

La matrice explicative est formée de variables explicatives qui sont : la hauteur de nappe (nappe), le pH (pH_lab), la conductivité (cond), le taux de fibres (fibres), le phosphore total (Ptot), l'azote total (Ntot) et l'indice au pyrophosphate (pyro).

Cette analyse canonique de redondance est significative ($p\text{-value} < 0.001$) et explique 64% de la variance. Selon le modèle des bâtons brisés, les deux premiers axes sont significatifs et expriment respectivement 14.2% et 12.8% de la variance totale. Les variables projetées sur les axes (pH_lab, cond, pyro, Ptot, Ntot, fibres, nappe) sont toutes hautement significatives. Le cercle des contributions équilibrées (annexe 16d) des variables réponses montre qu'aucune d'entre elles ne participe significativement à la répartition des objets dans le plan 1-2. Les cercles illustrés sur le graphique n'ont pas été créés en fonction d'une analyse de groupement. Ils représentent approximativement les groupes formés dans l'analyse en composante principale (figure 3.1).

Un gradient d'humification (pouvant aussi être corrélé à un gradient correspondant à la hauteur de la nappe phréatique) et de pH peuvent être observés sur ce graphique. L'axe d'humification se situe sur une ligne qui pourrait être tracée en diagonale, depuis le quadrant B jusqu'au D, et l'axe de pH semble correspondre à une diagonale qui pourrait être tracée depuis le quadrant A jusqu'au quadrant C.

Bien que le groupe (illustré par un traitillé bleu) abritant les sites favorables se trouve principalement dans le quadrant A, les autres groupes sont également décrits. Le groupe illustré par des traitillés orange comprend les variables réponses tributaires de la variable explicative « taux de fibre ». En effet, ces variables réponses (*P. palustris*, *C. rostrata*, *C. diandra*) indiquent principalement des endroits très humides, voir des radeaux flottants (Lauber *et al.*, 2001; Delarze *et al.*, 2008; Landolt & Bäumlér, 2010). Les relevés n°11, 20 et 21 se situent dans ce groupe.

Le groupe illustré par les traitillés bleus regroupe les variables réponses telles que *Blysmus compressus*, *Dactylorhiza majalis*, *Valeriana dioica* et *Saxifraga hirculus* si celui-ci n'avait pas été retiré de la matrice. Ce groupe est tributaire des variables explicatives pH, phosphore total, et de la conductivité. Cela illustre que les variables environnementales des marais situés dans ce groupe, c'est-à-dire les 3 relevés effectués au marais des Amburnex, sont caractérisées par un pH basique, une conductivité élevée et un phosphore total élevé. Ce groupe englobe les marais favorables à *S. hirculus*, puisque les relevés issus du marais des Amburnex (n°16, 17 et 18) se situent dans ce groupe. Le relevé n°22, abritant également la saxifrage dorée se situe dans le groupe violet, mais est placé à proximité du groupe considéré comme favorable. D'autres espèces (variables réponses) telles que *Swertia perennis* et *Eriophorum latifolium* orientées dans ce groupe révèlent un milieu basique, (Landolt & Bäumlér, 2010).

Les relevés n°9 et 23 se trouvent dans le groupe illustré par un cercle violet. Celui-ci est tributaire des variables explicatives suivantes qui sont la hauteur de nappe, l'azote total et l'indice pyrophosphate. Ces relevés sont donc tributaires d'une nappe située en profondeur, d'une importante quantité d'azote, ainsi que d'une tourbe minéralisée. La variable réponse *Molinia caerulea* tributaire de ces variables explicatives indique un milieu plus sec, pouvant subir un battement de nappe (Lauber *et al.*, 2001; Delarze *et al.*, 2008; Landolt & Bäumlér, 2010).

Le dernier groupe se trouve dans le quadrant C, illustré par un cercle rouge. Ce groupe se situe à l'opposé de la variable explicative pH, ce qui signifie que le pH de ce groupe est faible. Par ailleurs, les variables réponses telles que *Carex canescens* et *Carex lasiocarpa* orientées à proximité de ce groupe sont des espèces indicatrices de milieux acides. Ce groupe comprend les relevés de végétation n°5 et 13.

3.5 Influence des variables environnementales sur les microsynusies

L'analyse canonique de redondance (RDA) de la figure 3.6 a été réalisée à partir de la matrice des communautés thécamoebiennes de surface, correspondant à la matrice réponse tributaire des variables de la matrice environnementale. Celle-ci correspond à la matrice explicative, comme pour l'analyse précédente (chapitre 3.4).

L'analyse canonique de redondance de la figure 3.6 est significative ($p\text{-value} < 0.001$) et explique 33% de la variance. Selon l'analyse des valeurs propres, les deux premiers axes contraints sont hautement significatifs et expriment respectivement 12.87% et 11.5 % de la variance totale. Sur les 7 variables explicatives illustrées sur cette figure, 3 sont hautement significatives ($p\text{-value} < 0.001$) : la conductivité, la hauteur de nappe et le phosphore total. Le pH est significatif ($p\text{-value} < 0.01$). Comme le montre la figure 3.6, la variable explicative hauteur de nappe est fortement corrélée à l'axe 1 (0.74). Le pH (0.64) et la conductivité (0.52) sont les variables explicatives les plus corrélées à l'axe 2.

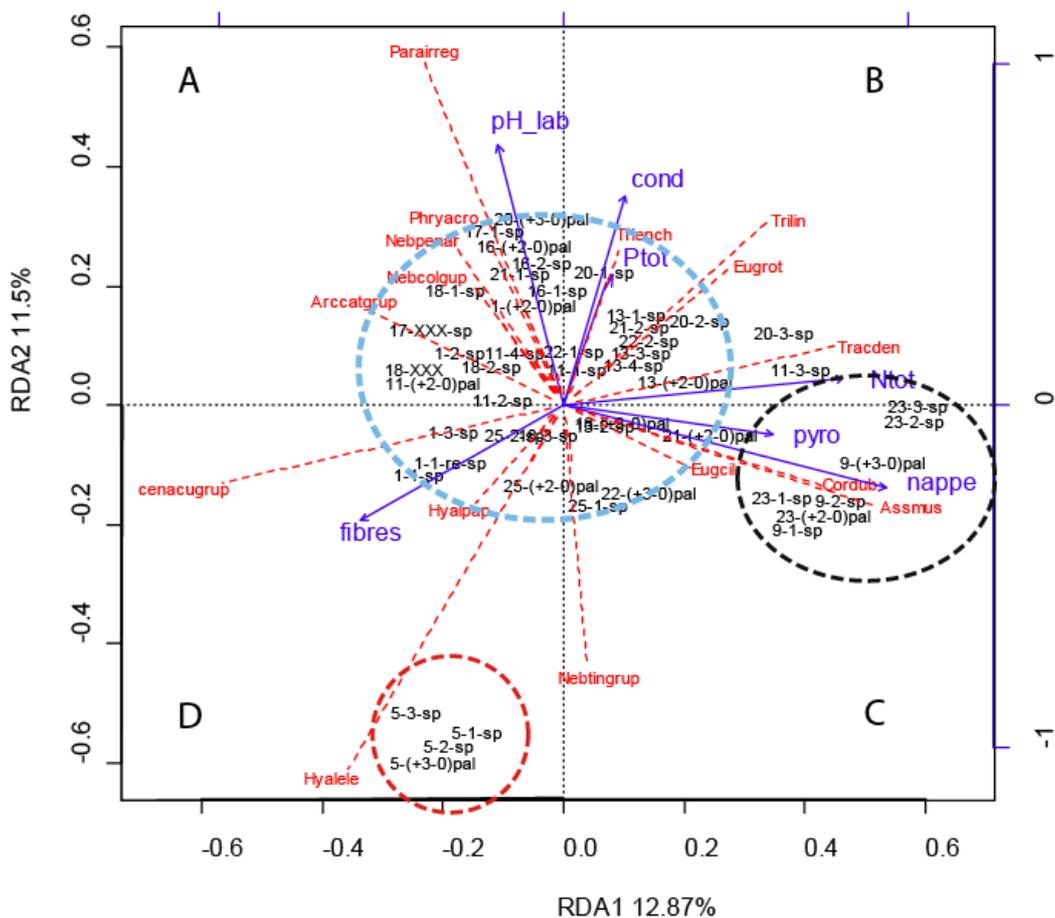


Figure 3.6 : Analyse canonique de redondance réalisée à partir de la matrice thécamoebienne de surface contrainte par la matrice environnementale. Cette figure illustre 3 différents types de microsynusies. Toutes les microsynusies prélevées à proximité d'un pied de *S.hirculus* se trouvent dans le groupe bleu.

Selon l'orientation des différentes variables explicatives, il semble que les axes expriment deux différents gradients. Le premier axe semble séparer les variables très humides des variables plus sèches (correspondant à un gradient d'humidité), orientées respectivement du côté négatif et positif de l'axe. Le deuxième axe représente un gradient de pH : le côté positif représenté par la variable

Résultats

explicative pH exprime un caractère basophile (minérotrophe), et le côté négatif est anti-corrélé aux variables pH et conductivité, et représente donc des conditions acides (oligotrophes).

Les microsynusies ont été divisées en 3 groupes selon l'information extraite de l'analyse de groupement illustrées sur la figure 3.7. *S. hirculus* se trouve à proximité des microsynusies situées dans le groupe bleu.

Le groupe représenté par un cercle rouge correspond aux microsynusies prélevées exclusivement dans le relevé n°5. D'après cette analyse, ce groupe est corrélé négativement à la variable explicative pH, ce qui signifie qu'il est caractérisé par un pH acide. Ce groupe est par ailleurs caractérisé par des espèces d'amibes (variables réponses) indicatrices de conditions acides et oligotrophiques ; *Hyalosphenia elegans*, *Nebela tincta*, et *Hyalosphenia papilio*. Ce groupe se trouve à l'opposé de la variable explicative pH et conductivité, ce qui semble mettre en évidence le caractère acide et oligotrophique de ce groupe.

Les microsynusies entourées d'un cercle noir correspondent aux microsynusies prélevées dans les relevés n°9 et n°23. Ce groupe est tributaire des variables explicatives hauteur de nappe, indice pyrophosphate, et azote total. Cela signifie que les microsynusies situées dans ce groupe se trouvent éloignée de la nappe. Ce groupe est corrélé à la présence des variables réponses telles qu'*Assulina muscorum*, *Corythion dubium* et dans une moindre mesure par *Tracheleuglypha dentata*, espèces indicatrices de milieux plus secs (Bobrov *et al.*, 2002; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011).

Les microsynusies prélevées au marais des Amburnex ainsi qu'au marais de Bannans se trouvent dans le groupe central en bleu. Le groupe illustré par un cercle bleu est tributaire des variables explicatives pH et conductivité. En effet, ce groupe est influencé par une conductivité ainsi qu'un pH élevé. Ce groupe est également influencé par les variables réponses telles que *Paraquadrula irregularis*, *Nebela collaris*, *Nebela penardiana*, espèces indicatrices de conditions alcalines (minérotrophiques) (Bobrov *et al.*, 2002; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Lamentowicz *et al.*, 2011). Ce groupe correspond aux groupes illustrés par des traitillés noirs et bleus sur la figure 3.4. La majorité des microsynusies de ce groupe proviennent du marais des Amburnex, auxquelles viennent s'ajouter des microsynusies prélevées au marais de la Chaux-d'Abel (n°20), de la Trélasse (n°1) ainsi que du marais de l'Ecoulant (n°21).

Influence des variables environnementales sur les microsynusies favorables et défavorables à S. hirculus

Cet arbre de classification multivariée (figure 3.7) classe la matrice thécamoebienne (correspondant à la matrice réponse) en fonction de la matrice environnementale (matrice explicative) avec un pourcentage de réussite qui varie en fonction de l'importance des variables environnementales ainsi que de leur nombre. Plus la classification des différentes microsynusies est réalisée avec un nombre élevé de variables environnementales, moins le pourcentage de classification de réussite est élevé. Avec l'utilisation de deux variables environnementales, le pH et la hauteur de nappe, la classification est de 100%. Cela signifie que chaque microsynusie (représentée sur le graphique 3.7 par un point) et chaque espèce (représenté par un trait) ont été placées dans les différents groupes avec 100% de réussite selon ces deux variables environnementales qui sont : le pH et la hauteur de la nappe. Le nombre de groupes formés a été sélectionné en fonction du pourcentage de classification correcte. Le choix de 3 groupes correspond au nombre de groupe le plus élevé pour une classification parfaite. Cette analyse se distingue de la figure 3.6 car elle met en évidence les variables les plus contraignantes pour la répartition des microsynusies, à savoir la hauteur de nappe, et le pH.

Résultats

Les microsynusies prélevées à proximité d'un pied de *S. hirculus* se trouvent toutes dans le groupe violet (groupe central). La figure 3.7 met en évidence ces 3 différents groupes ; le groupe rouge est principalement influencé par *Hyalosphenia elegans*. Il regroupe exclusivement des microsynusies (au nombre de 4) extraites à l'intérieur du fossé Pochon (relevé n°5). Le groupe vert est influencé par *Assulina muscorum* et *Corythion dubium*. Les microsynusies de ce groupe (au nombre de 7) proviennent du marais des Saignolies (n°9) et du marais de la Chatâgne (n°23). Finalement, le groupe bleu placé au centre de la figure englobe toutes les microsynusies restantes, contraintes par un pH basique et une nappe située en surface, n'ayant pas été classées dans les deux autres groupes. Celles-ci proviennent du marais des Amburnex (n°16, 17, 18), de la Trélasse (n°1), des Verrières (n°11), de la Vraconnaz (n°13), de l'Écouland (n°21), de Bannans (n°22) et du lac du Trouillot (n°25). La figure 3.8 représente l'arbre de classification des espèces et des microsynusies classées selon les deux variables environnementales qui sont le pH et hauteur de la nappe. Ces deux variables ont été choisies afin d'optimiser la classification à 100%. La pastille placée sous les branches correspond à la couleur des groupes illustrés sur la figure 3.7. Le groupe rouge se sépare des groupes bleu et vert par un pH inférieur à 5.04. Le groupe bleu se distingue du groupe vert par la présence d'une nappe d'eau située à proximité de la surface. Si celle-ci se trouve en-dessous de 60 cm de profondeur, les microsynusies se placent dans le groupe vert. Dans le cas contraire, les microsynusies se classent dans le groupe bleu. Les différences d'abondance relative entre espèces sont aussi représentées sur cette figure : en effet, les différents histogrammes situés en dessous des pastilles colorées (figure 3.8) correspondent à l'abondance des différentes espèces présentes dans chacun des différents groupes.

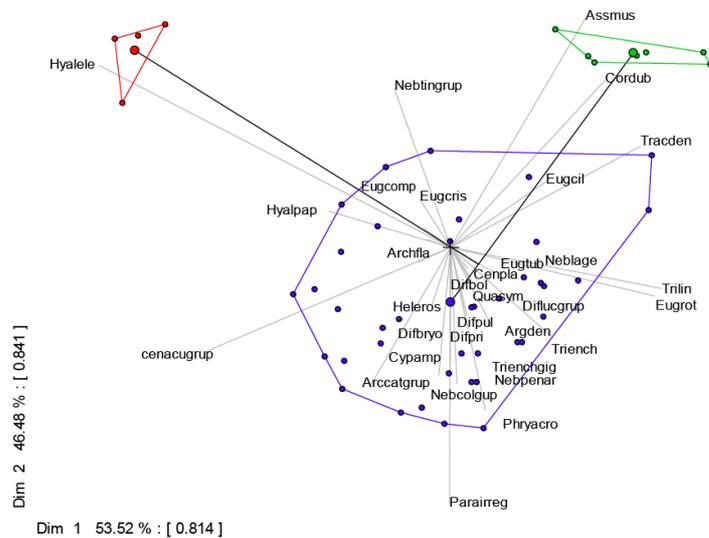


Figure 3.7 : Arbre de classification multivariée classant les différentes microsynusies en fonction de deux descripteurs de la matrice environnementale : le pH et la hauteur de nappe. Les petits points colorés représentent les microsynusies et les traits correspondent aux espèces. Le gros point au milieu de chaque groupe correspond au centroïde du groupe.

Le groupe **rouge** est caractérisé par une faible diversité spécifique, 20 espèces, parmi lesquelles certaines sont extrêmement abondantes. Il s'agit de *Hyalosphenia elegans* (représentant 40% des individus de ce groupe !) et *Centropyxis aculeata*. Le groupe bleu comprend une grande diversité d'espèces (53 espèces sont présentes dans ce groupe), cependant aucune n'excède les 13% correspondant à la fréquence relative de *Centropyxis aculeata* (figure 3.9c).

Résultats

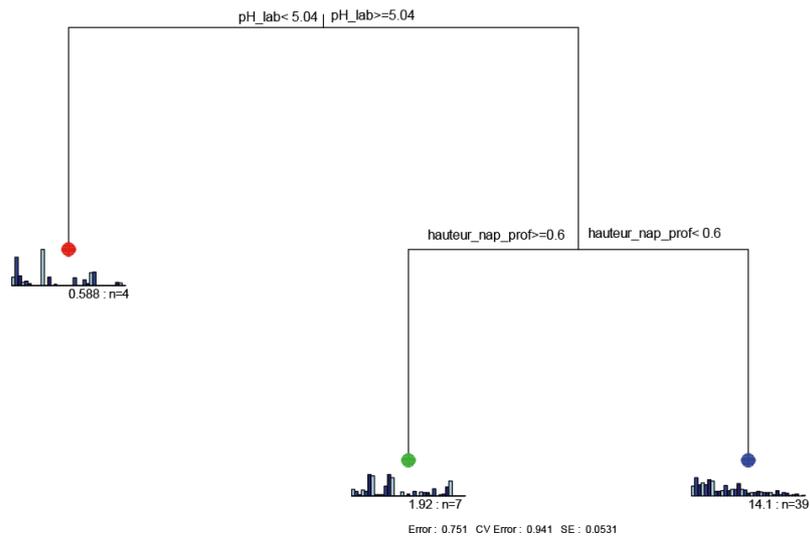


Figure 3.8 : Arbre de classification, illustrant les variables environnementales (pH et hauteur de nappe) séparant les différents groupes. La diversité ainsi que l'abondance des espèces sont également illustrées par des histogrammes au bout des branches. Les microsynusies prélevées près d'un pied de *S. hirculus* se trouvent toutes dans le groupe illustré par une pastille bleue.

Ce groupe englobe le plus grand nombre d'échantillons de l'analyse, soit 39 microsynusies. Le groupe vert est un groupe intermédiaire, au niveau de l'abondance des espèces, situé entre les deux groupes énumérés précédemment. La diversité des espèces dans celui-ci est plus importante que dans celle du groupe rouge (33 espèces recensées), mais est plus faible que celle du groupe bleu.

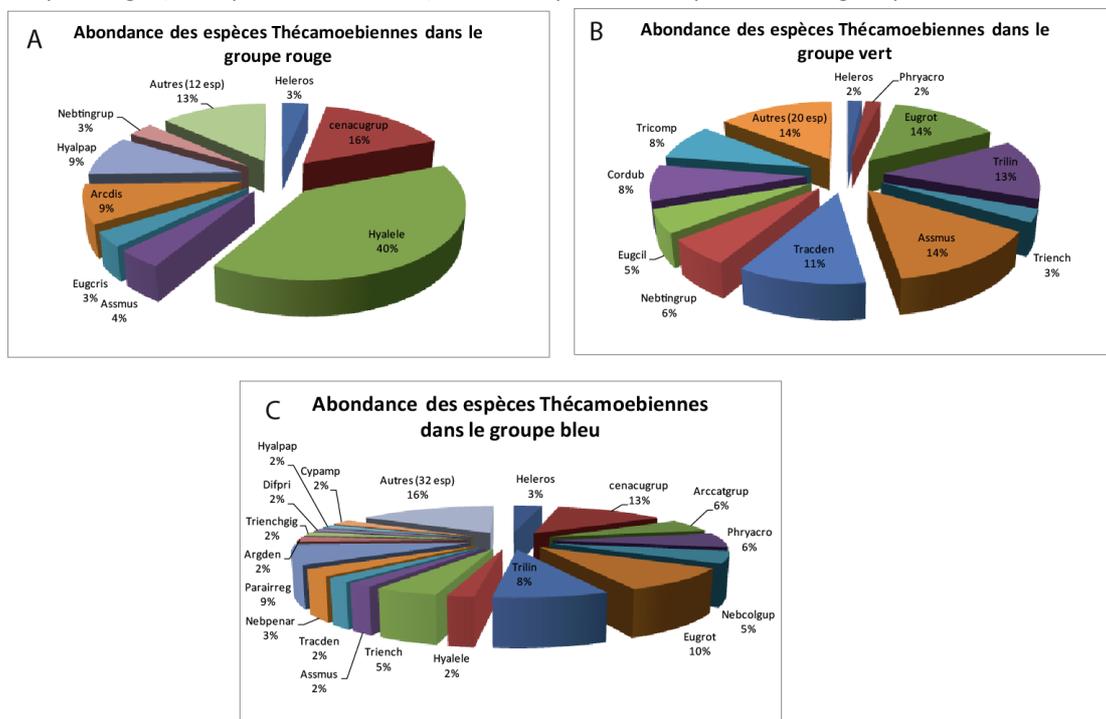


Figure 3.9 : Illustration de la différence de diversité ainsi que l'abondance des espèces entre les 3 groupes représentés sur la figure 3.8.

3.6 Comparaison des marais favorables ou non à *S. hirculus* en fonction d'une analyse regroupant tous les jeux de données obtenus au cours de cette étude

Afin d'identifier les marais favorables à *S. hirculus* en combinant les trois types de matrices obtenues (végétation, thécamoebienne et environnementale), une analyse factorielle multiple (MFA) a été réalisée. Afin d'intégrer dans la MFA l'aspect global du relevé et de rendre le graphique plus lisible, les différentes microsynchronies, de la matrice thécamoebienne, ont été fusionnées pour chacun des relevés, de manière à ce que chaque relevé de végétation comprenne un seul type de communauté thécamoebienne, qui correspond à la moyenne des microsynchronies du relevé. D'après le positionnement des différents relevés sur la figure 3.10, et surtout grâce au cercle des corrélations illustrant l'orientation des variables des différentes matrices (figure 3.11), il semble que les axes correspondent à deux gradients différents. Le premier axe semble correspondre selon l'orientation, et la position des différentes variables à un gradient d'humidité (figure 3.11). En effet, les variables telles que *Centropyxis aculeata* et *Carex rostrata*, indicatrices de milieux humides, sont orientées du côté négatif de l'axe 1. A l'opposé (du côté positif de l'axe 1) se trouvent les espèces telles que *Corythion dubium*, *Euglypha rotunda*, *Trinema lineare*, *Trinema enchelys*, et *Luzula multiflora*, *Anthoxanthum odoratum*, *Ranunculus acris friesianus*, indicatrices de conditions modérément sèches. De plus, le vecteur hauteur de nappe est orienté du côté positif de l'axe 1. Le deuxième axe semble correspondre, selon l'orientation de la variable pH et de la bioindication de certaines variables espèces, à un gradient de pH. En effet la présence de la variable *Paraquadrula. irregularis* orientée du côté positif de l'axe indique un milieu minérotrophique (basophile).

L'analyse de groupement, située en bas à droite de la figure 3.10, met en évidence la similarité des différents relevés. *S. hirculus* se trouve exclusivement dans les relevés situés dans le groupe bleu. Toutefois une brève description des autres groupes est également réalisée.

Les relevés n°9 et 23 sont comparables à tous points de vue. En effet, les vecteurs de la matrice amibe, de la végétation ainsi que des données environnementales sont orientés de façon similaire. Le relevé n°5 se trouve isolé au bas du graphique et forme un groupe à lui seul, bien que les données environnementales de ce groupe se rapprochent de celles des relevés n°13 et n°1. Les relevés restants sont séparés (selon l'analyse de groupement) en deux différents groupes, d'une part se trouvent les relevés n°11, 13 et 20, et d'autre part les relevés n°1, 16, 17, 18, 21, 22. *S. hirculus* se trouve actuellement dans les relevés entourés d'un cercle bleu. En plus des marais abritant actuellement la saxifrage dorée, deux autres marais, le marais de la Trélasse (n°1) et de Frasne (n°21), viennent compléter ce groupe.

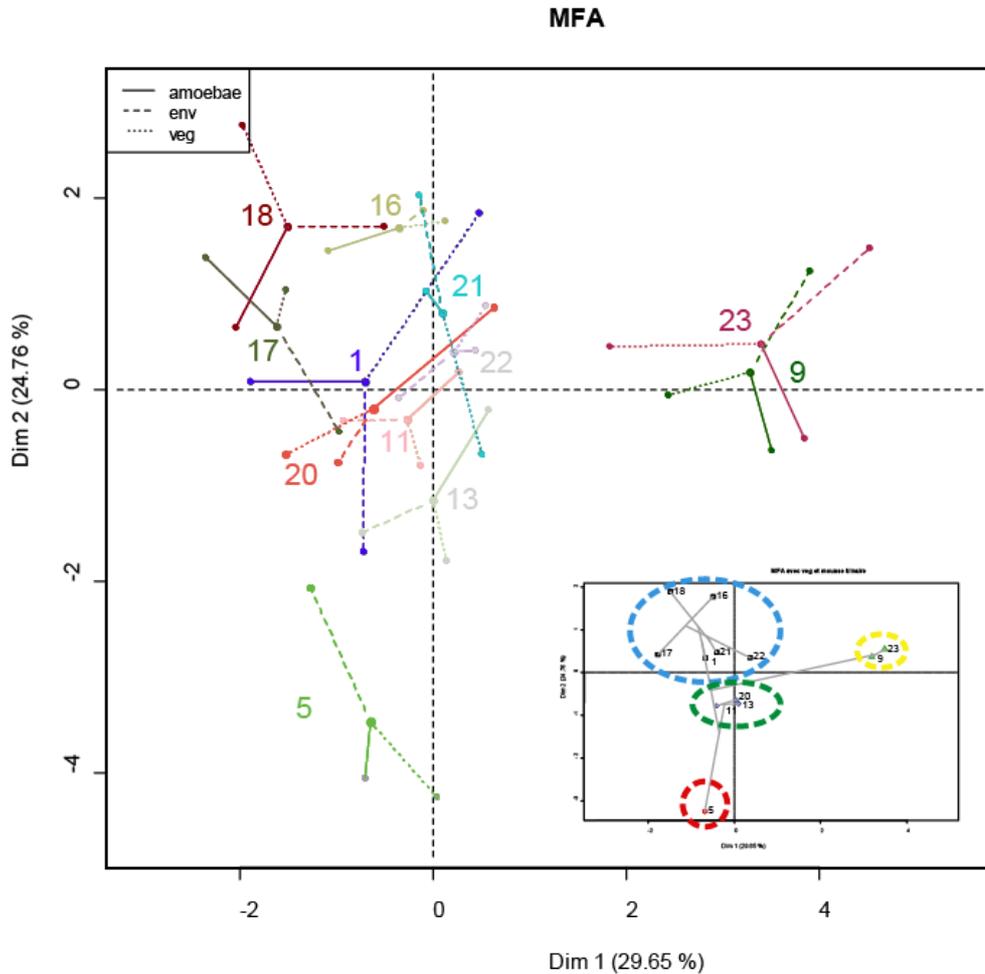


Figure 3.10 : Illustration de l'analyse factorielle multiple réalisée à partir de la matrice végétation, thécamoebienne de surface et environnementale. Les chiffres correspondent aux différents relevés de végétation. Chaque type de variable est illustré par un style de trait particulier. Une analyse de groupement est représentée au bas de la figure, les 12 sites sont divisés en 4 groupes. *S. hirculus* se trouve dans le groupe illustré par un traitillé bleu dans l'analyse de groupement en bas à droite de la figure.

Quelle matrice reflète le mieux les variables environnementales ?

La figure 3.12 met en évidence selon l'analyse factorielle multiple la position des diverses matrices entre elles. Les triangles représentent les trois différentes matrices utilisées au cours de cette analyse. Il s'avère que la matrice des amibes à thèques se trouve plus proche de la matrice environnementale que de celle de la végétation. En d'autres termes, cela signifie, que la communauté thécamoebienne reflète de manière plus précise les conditions environnementales que ne le fait la végétation.

Résultats

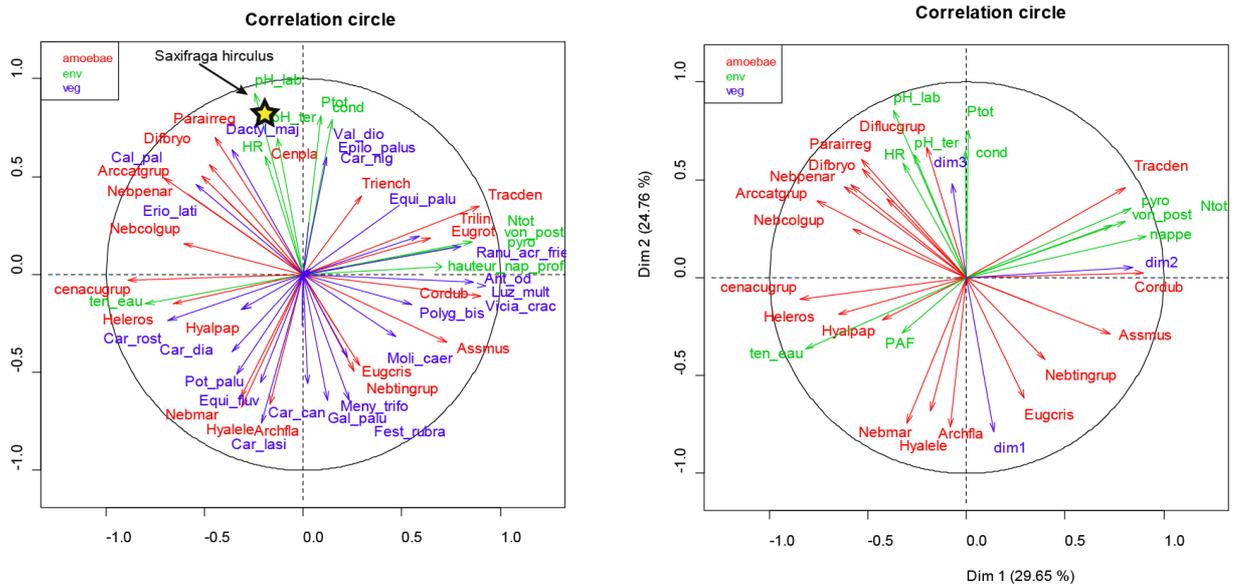


Figure 3.11 : Représentation du cercle de corrélation des différentes variables utilisées pour la MFA. L'image de droite représente le cercle des corrélations avec la matrice végétation (espèces vasculaires et bryophytiques) sous forme binaire. La figure de gauche comprend les trois types de matrice, avec une matrice végétation en abondance-dominance, sans la strate bryophytique.

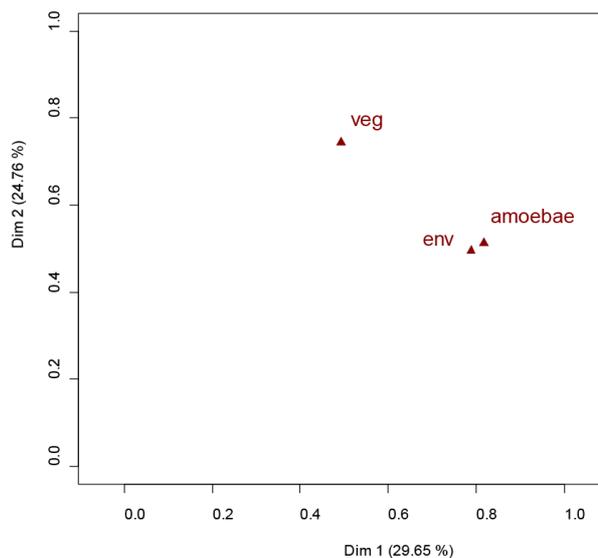


Figure 3.12 : Illustration de la position des trois différentes matrices dans l'espace de la MFA.

3.7 Étude paléoécologique des différents marais

Afin de comparer les conditions écologiques passées des marais étudiés au cours de ce travail, et de découvrir s'ils présentaient, par le passé, des conditions favorables à l'écologie de *S. hirculus*, une étude paléoécologique à l'aide des amibes à thèque a été menée. Comme expliqué en détail dans le chapitre matériel et méthode, en plus de l'échantillon de surface, un échantillon de tourbe par horizon de chaque carotte pédologique a systématiquement été prélevé pour y analyser la

Résultats

communauté thécamoebienne. Une fois les communautés thécamoebiennes identifiées, ces divers échantillons ont été intégrés dans une analyse en composante principale (ACP). Les communautés des différents échantillons de chaque monolithe ont ensuite été reliées afin de constater un quelconque changement de communauté thécamoebienne au cours du temps (figure 3.14). Etant donné qu'en fonction de leur constitution, les thèques persistent plus ou moins bien à travers le temps, un choix d'espèces thécamoebiennes (annexe 20a) a été effectué en fonction des conseils avisés de M. Mitchell et M. Lara, ainsi qu'en fonction des espèces retrouvées fréquemment en profondeur.

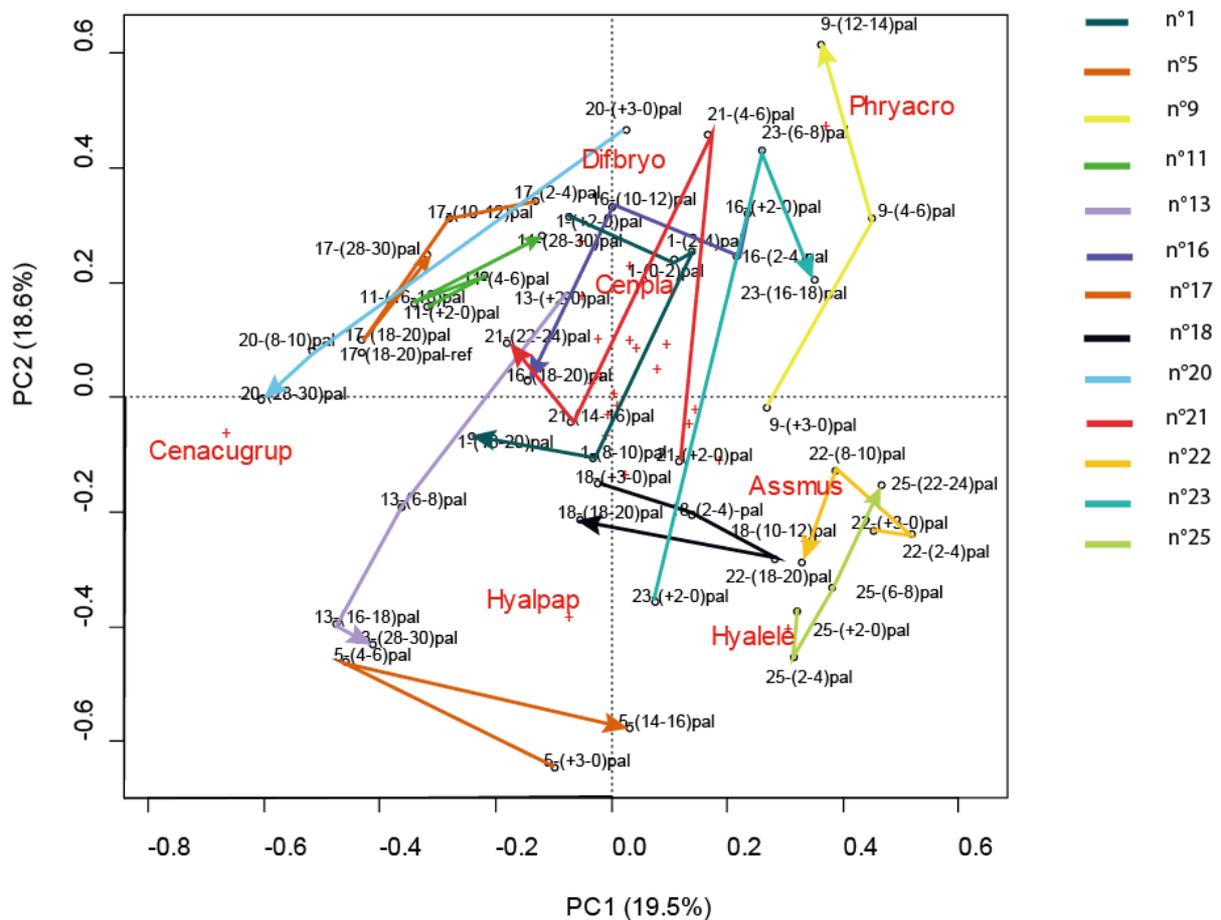


Figure 3.14 : Analyse en composantes principales réalisée à partir de la matrice paléocéologique. Les chiffres correspondent aux différents échantillons et les abréviations d'amibes à thèque (en rouge) correspondent aux espèces (descripteurs). A droite de la figure, se trouve le numéro correspondant à la couleur de chaque relevé. La flèche indique le sens de l'échantillon du plus jeune au plus vieux.

La figure 3.14 illustre une ACP réalisée avec 39 échantillons provenant de 13 carottes pédologiques. Selon le modèle des bâtons brisés, les 5 premières composantes de cette analyse sont significatives. Néanmoins, seules les deux premières sont illustrées. Les composantes 1 et 2 expriment respectivement 19.5% et 18.6% de la variance totale. Le cercle des contributions équilibrées (annexe 20b) montre que les variables (illustré en rouge sur le graphique 3.14) *Diffflugia. bryophila*, *Centropyxis. aculeata*, *Hyalosphenia. papilio*, *Hyalosphenia. elegans*, *Assulina. muscorum* et *Phryganella. acropodia* contribuent de manière significative à la répartition des échantillons dans le plan 1-2.

Selon l'orientation des différentes espèces, il semble que la composante 1 sépare les variables indicatrices d'humidité (côté négatif de l'axe) des variables indicatrices de milieu plus sec (côté positif

Résultats

de l'axe). La deuxième composante semble séparer les variables oligotrophiques (acidophiles) orientées négativement, des variables minérotrophiques orientées positivement. L'évolution des différentes carottes pédologiques (depuis l'échantillon de surface jusqu'à celui de profondeur) peut être séparée en deux types de groupe : 1) ceux faisant une boucle sur eux mêmes, c'est à dire les sites où la communauté thécamoebienne présente en surface se trouve proche de celle accumulée par le passé, comme les monolithes n°1, 5, 11, 17, 18 et 22, et 2) les sites tels que n°9, 13, 20, 23 (et le n°25 dans une moindre mesure) présentant un grand changement au niveau de leur communauté thécamoebienne.

La communauté thécamoebienne du relevé n°9 a évolué en direction d'une communauté un peu plus sèche. D'une manière générale, la communauté thécamoebienne provenant du monolithe extrait au marais de la Vraconnaz (n°13) a beaucoup évolué jusqu'à aujourd'hui. En effet, la communauté ancienne de l'échantillon 13-(16-18) était caractérisée par des variables acidophiles et humides. Aujourd'hui, la communauté de surface de ce marais est constituée d'espèces reflétant des conditions humides et légèrement basiques. La communauté paléoécologique du relevé n°20 était (20-(28-30) pal) constituée autrefois par une communauté reflétant des conditions plus humides qu'actuellement. Aujourd'hui, la communauté thécamoebienne semble uniquement refléter des conditions basiques. Le monolithe n°23 était autrefois caractérisé par des espèces indicatrices de milieu basique, et a évolué jusqu'à présent vers un milieu plus acide.

Parmi les marais qui abritent encore aujourd'hui *S. hirculus*, la communauté de surface présente dans les monolithes prélevés dans les relevés n°17, 18 et 22 est relativement similaire à celle du passé. Seule la communauté de surface du monolithe n°16 diffère de celle présente antérieurement. En effet, la communauté présente jadis reflétait moins les conditions basiques que celle présente actuellement.

Répartition des échantillons paléoécologiques dans les différents groupes

Le groupe illustré par des carrés noirs (figure 3.15) contient les microsynusies de surface du marais de référence. Celui-ci peut donc être considéré comme le groupe présentant des conditions favorables à *S. hirculus*. Selon l'analyse de groupement réalisé sur les échantillons paléoécologiques (figure 3.15), le groupe illustré par les carrés noirs est influencé par des espèces basophiles, et comprend essentiellement des échantillons de surface issues des carottes n°1, 16, 17 et 20, auxquels viennent s'ajouter deux échantillons de profondeur. Le premier échantillon provient du marais des Saignolies (9-(12-14) pal) et le second du marais de la Chatagne (23-(6-8) pal). Le groupe représenté par des losanges bleus, présente un grand nombre d'échantillons paléoécologiques issus du marais des Amburnex (n°17) et du marais de la Chaux-d'Abel (n°20) en plus desquels se trouvent deux échantillons de surface issus des relevés n°11 et 13.

Ces deux groupes, sont principalement influencés par les espèces minérotrophiques (basophiles) telles que *Cyphoderia ampulla*, *Centropyxis platystoma*, *Diffugia bryophila* et *Phryganella acropodia* (figure 3.14). Il semble cependant que le groupe illustré par des losanges bleus (sur la figure 3.15) soit d'après la position de la variable *Centropyxis aculeata* plus humide que celui représenté par les carrés noirs, qui est quant à lui plus basique.

Résultats

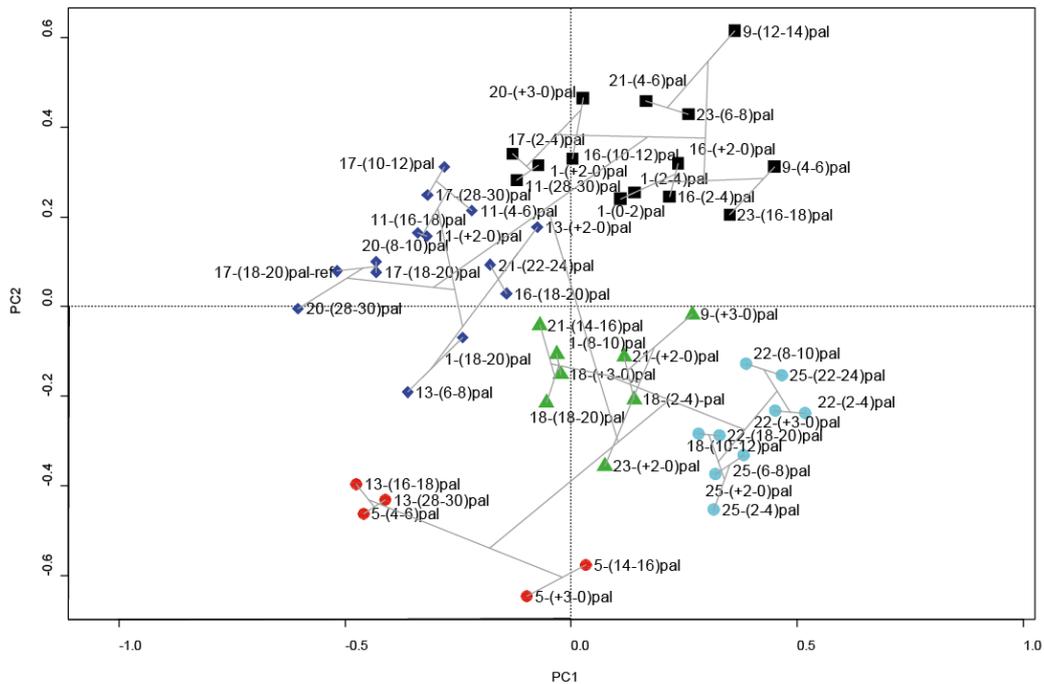


Figure 3.15 : Analyse en composantes principales réalisée à partir de la matrice thécamoebienne de profondeur. Des groupes ont été formés à partir de l'analyse de groupement. La composante 1 représente 19.5% et la composante 2 18.6% de la variance.

Le groupe illustré par des triangles verts comprend les échantillons de surface provenant des sites n°9, 18, 21 et 23. Ces échantillons sont principalement influencés par plusieurs variables du fait de sa position centrale sur l'ACP. Néanmoins, la variable *Assulina muscorum*, qui est une espèce indicatrice de milieu plus sec, semble caractériser un peu plus ce groupe que les autres variables. Les microsynusies du groupe représenté par les cercles bleus ciel, proviennent essentiellement des carottes issues des relevés n°22 et 25. Ces échantillons sont caractérisés à nouveau par la variable *Assulina muscorum*, une espèce caractéristique des milieux secs et légèrement acides (Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006). Le groupe illustré par les cercles rouges comprend tous les échantillons issus de la carotte prélevée dans le fossé Pochon (relevé n°5) en plus desquels viennent s'ajouter les échantillons de profondeur provenant du marais de la Vraconnaz (n°13). Ce groupe est influencé par *Hyalosphenia papilio* et *Hyalosphenia elegans*.

Afin de confirmer que les espèces utilisées pour la paléocéologie sont fiables, une analyse de la communauté de surface a été effectuée avec comme descripteurs les espèces utilisées. Les résultats obtenus (annexe 22) sont similaires à ceux de la figure 3.4, avec la première composante correspondant à un gradient d'humidité, et la deuxième à un gradient d'acidité.

3.8 Description de la microtopographie

La figure 3.17 illustre la microtopographie des 24 placettes. Plusieurs constatations peuvent être faites au premier abord : tous les relevés ont une nappe d'eau proche de la surface (entre 0 et 15 cm) excepté les relevés n°9, 10, 15 et 23 qui n'ont pas de nappe visible. Certains relevés ont une microtopographie plus accentuée que d'autres. C'est notamment le cas pour les relevés n°5, 7, 15 et 22. Quatre relevés microtopographiques (n°9, 10, 14 et 16) ont été réalisés sur une légère pente, bien que cela soit quasiment imperceptible pour un des relevés (graphique n°16, les Amburnex).

Mesure de la topographie dans les différents relevés de végétation

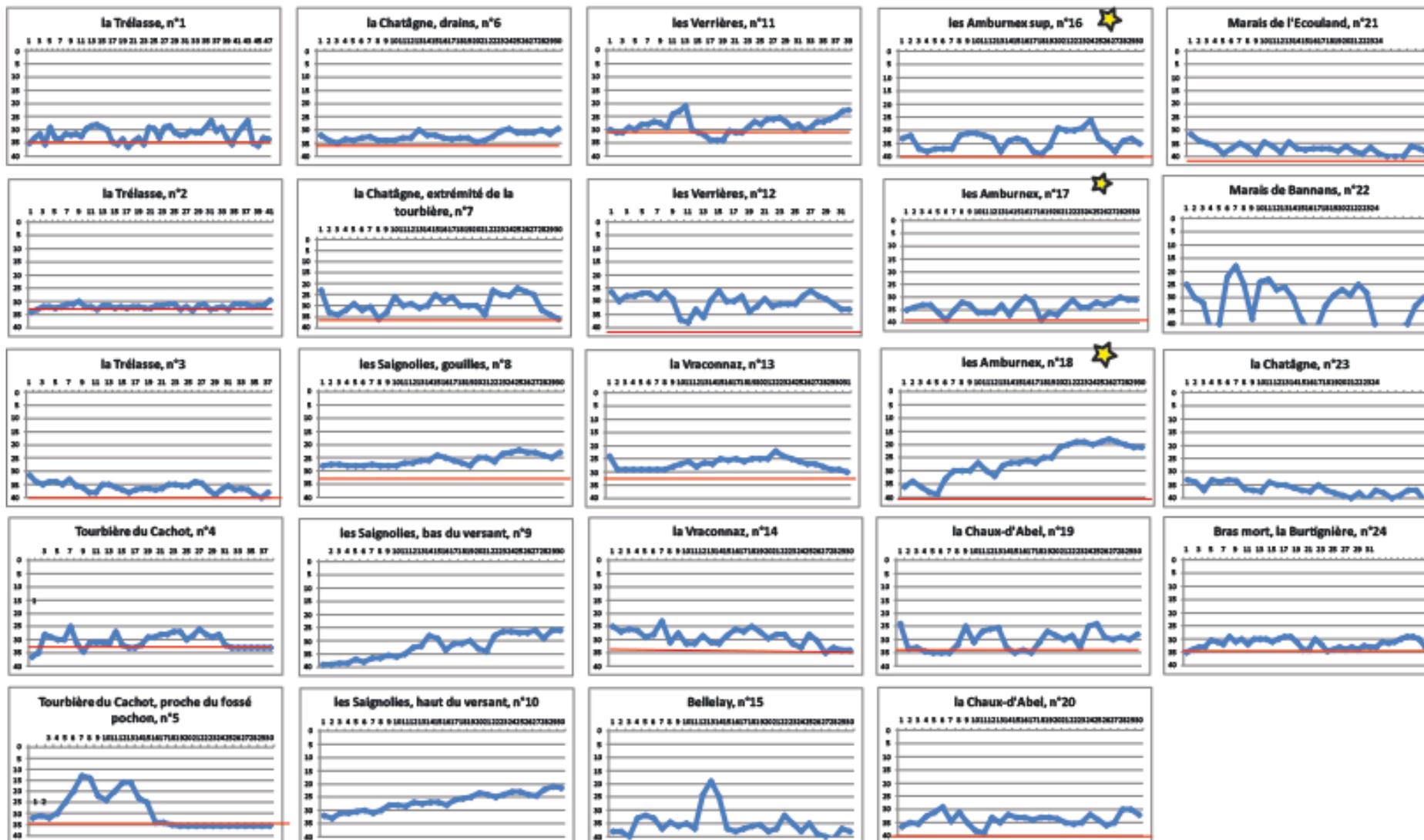


Figure 3.17 : Illustration de la microtopographie mesurée dans les 24 différents relevés de végétation. L'étoile jaune représente les relevés qui contiennent une population de *S. hirculus*. La ligne rouge présente sur certains graphiques correspond au niveau de la nappe d'eau lorsque celle-ci est présente. L'abscisse correspond au nombre de points mesurés à travers le relevé de végétation, et l'ordonnée correspond à la profondeur par rapport au microtopographe.

4. Discussion

Les objectifs de cette étude sont d'une part de comparer et définir parmi les différents types de bioindicateurs utilisés, ceux qui reflètent le mieux les conditions écologiques du milieu, et d'autre part de définir parmi les marais visités lesquels sont les plus favorables à *S. hirculus*. Ce chapitre traitera séparément les différentes analyses réalisées dans le chapitre résultats ; soit l'analyse de la communauté vasculaires, de la communauté bryophytique, des variables environnementales, et de la communauté thécamoebienne. En fonction de la problématique, une synthèse des différentes analyses (à l'aide de l'analyse factorielle multiple) sera discutée. L'étude paléoécologique sera abordée en fin de chapitre.

4.1 La végétation

4.1.1 La communauté vasculaire

Sites favorables

L'analyse de la végétation (figures 3.1 et 3.4) montre que les relevés de végétation reflètent un gradient d'humidité et un gradient de pH. Cependant, peu de variables sont significatives, et ces deux gradients ne sont pas bien discernables.

Selon l'analyse en composantes principales réalisées sur les espèces vasculaires (figure 3.1), la totalité des relevés effectués au marais des Amburnex se retrouvent dans le même groupe (cercle noir). Celui-ci comprend également tous les relevés réalisés au marais de la Trélasse. A ce groupe viennent s'ajouter un relevé provenant du marais de la Chatâgne (n°6) ainsi qu'un relevé des Saignolies (n°8). Selon la position des relevés effectués au marais des Amburnex, qui est défini dans cette étude comme la station de référence, il est censé de dire que les relevés se trouvant à l'intérieur de ce groupe représentent les relevés les plus favorables à l'écologie de *S. hirculus*. Les espèces qui caractérisent ce groupe sont indicatrices de conditions humides, tel *Carex limosa*, et basiques tel que *Eriophorum latifolium* (Landolt & Bäumler, 2010). Selon les valeurs de Landolt, ces deux espèces, et de manière générale, les espèces caractérisant ce groupe, sont indicatrices de conditions très humides, parfois même submergées ($F=4.5/5$). De plus, *Carex limosa* par exemple est indicatrice d'une humidité constante tout au long de l'année ($W=1$), ce qui appuie la version selon laquelle les relevés de ce groupe sont favorables au développement de *S. hirculus*. *Eriophorum latifolium* apporte, quant à lui, des informations sur la chimie de l'eau ; en effet, cette plante vasculaire est indicatrice de conditions neutres à alcalines ($R=4$), cela corrobore les propos de Vittoz, et al., (2006) selon laquelle *S. hirculus* se développe dans les bas-marais neutres ou alcalins.

La présence des relevés provenant du marais de la Trélasse dans ce groupe montre que les conditions de l'habitat sont encore favorables à *S. hirculus*, même si l'espèce a été observée pour la dernière fois dans ce marais en 1957 (Käsermann, 1995) et que les raisons de son extinction ne sont pas bien connues. Néanmoins, la mise en place d'une clôture et l'arrêt du piétinement des bovins pourraient en être la cause (Clot, 2010), tout comme il semble que la cueillette excessive pratiquée par les botanistes soit également une des raisons de son extinction (Käsermann & Moser, 1999; Vittoz et al., 2006).

La présence d'un relevé des Saignolies (n°8) dans ce groupe est par contre plus surprenante, puisque cette espèce n'y avait jamais été observée. La présence de ce relevé dans ce groupe est peut-être liée au fait que, comme au marais des Amburnex, le bétail a accès à cette zone humide et favorise un certain type de végétation. La nature favorable de cette zone est cependant à prendre avec

Discussion

précaution, puisque ce relevé a été réalisé sur une surface trop petite pour accueillir à long terme une population de saxifrage dorée. De plus, l'ombrage qu'exercent les épicéas situés à proximité de cette zone pourrait être néfaste pour cette plante dite héliophile (Käsermann & Moser, 1999; Vittoz *et al.*, 2006).

Le dernier relevé de ce groupe (n°6) a été effectué dans un ancien drain de la tourbière de la Châtagne sur une surface relativement petite. Il est intéressant de noter que, si toutes les petites surfaces similaires à celle-ci sont additionnées, elles constituent un grand pourcentage de recouvrement de la surface de la tourbière, et pourraient constituer une surface suffisamment grande pour envisager une tentative de réintroduction de *S. hirculus*. Néanmoins, ce relevé peut être écarté des zones potentiellement favorables à la survie de cette espèce, puisque la strate muscinale indispensable à sa croissance (Vittoz *et al.*, 2006) est absente. Selon l'analyse de groupement de la végétation (annexe 16b), le groupe orange contient 4 relevés de végétation, parmi lesquels figure le relevé de Bannans (n°22), marais qui est la dernière station de France abritant encore la saxifrage dorée. Par la présence de ce relevé dans ce groupe, et par le fait qu'il soit le plus apparenté au groupe présenté précédemment, il est possible de dire que les stations de ce groupe offrent encore des conditions favorables à *S. hirculus*, même si elles ne sont pas optimales. Une tentative de réintroduction de *S. hirculus* dans ces stations ne semble donc pas incongrue.

Sites défavorables

Les trois autres groupes illustrés sur la figure 3.1 représentent des relevés différents du point de vue de la composition floristique de ceux considérés comme « favorables » à l'écologie de *S. hirculus*.

Le groupe entouré d'un cercle vert est caractérisé par les espèces telles que *Polygonum bistorta*, indicatrices de milieux légèrement plus secs que celles caractérisant le groupe favorable. De plus *Molinia caerulea*, une espèce influençant également ce groupe, est indicatrice de milieu subissant une fluctuation de nappe, conditions qui sont défavorables pour *S. hirculus*. Selon les valeurs de Landolt, ces deux espèces sont indicatrices de conditions écologiques humides, mais moins humides que celles caractérisant le groupe favorable. Pour ces raisons, il semble que les conditions écologiques, proches, mais pas identiques (au groupe favorable) de ce groupe soient défavorables à la saxifrage dorée, étant donné qu'il s'agit d'une plante ayant besoin de conditions très humides, nécessitant une nappe d'eau proche de la surface (Vittoz *et al.*, 2006). La figure 3.5 montre également que les variables réponses qui caractérisent notamment la position des relevés n°9 et 23, sont tributaires de la variable explicative « hauteur de nappe », ce qui illustre le caractère défavorable de ces relevés.

Le groupe illustré par un traitillé rouge sur la figure 3.1 contient plusieurs relevés, dont celui effectué à Frasne, au marais de l'Ecoulant (n°21), marais qui représente la dernière station française à avoir vu disparaître *S. hirculus*. *Carex lasiocarpa* et *C. canescens* sont deux espèces caractérisant ce groupe. Bien qu'il soit caractérisé, selon la bioindication des espèces de plantes vasculaires, par des conditions écologiques très humides ($W= 4.5$), ce groupe ne présente pas les conditions écologiques favorables à la saxifrage dorée, puisque que certaines espèces (*C. canescens*, et *C. lasiocarpa*) sont en plus indicatrices de conditions acides ($R=2$) (Landolt & Bäumlér, 2010), conditions favorables à l'implantation de sphaignes, concurrentes à la saxifrage dorée. Néanmoins, alors que l'ACP de la figure 3.1 place le relevé n°21 loin des groupes considérés comme favorables, l'analyse canonique de redondance (figure 3.5) le place à proximité des relevés réalisés au marais des Amburnex. Il serait donc encore potentiellement, d'après cette analyse sous contrainte, proche des relevés des Amburnex. Selon la figure 3.5, les sites de ce groupe semblent être tributaires des variables

explicatives corrélées négativement à celles caractérisant le groupe contenant les relevés favorables à *S. hirculus* et regroupent donc des relevés offrant des conditions défavorables à *S. hirculus*. En effet, selon Vittoz (1997) et Vittoz *et al.* (2006), la saxifrage dorée est une espèce qui se trouve dans les marais de source, ou les marais de transition caractérisés par un pH neutre à légèrement alcalin. Ainsi l'information fournie par la variable pH (figure 3.5) montre que ce groupe (rouge) ne réunit pas les conditions optimales à la croissance de *S. hirculus*. Un pH acide est de plus souvent favorable à la présence de sphaignes dans ce genre de milieu. Or, celles-ci sont des concurrentes directes à la saxifrage dorée, étant donné qu'elles ont une croissance plus rapide que cette dernière (Welch, 2002 *in* Vittoz *et al.*, 2006).

Le cas du marais de l'Écouland

Comme expliqué dans le chapitre matériel et méthode (§ 2.2.2.9), *S. hirculus* était présente dans le marais de l'Écouland jusqu'en 2007 (Guyonneau, 2011). Il paraît dès lors surprenant de ne pas retrouver le relevé n°21 dans les deux groupes considérés comme favorables (figure 3.1). Plusieurs hypothèses peuvent être évoquées quant à l'absence de ce relevé dans ces groupes. Tout d'abord, à proximité du relevé n°21 se trouvent les relevés n°5, 7 et 11. Ces quatre relevés sont caractérisés par des espèces telles que *Potentilla palustris*, *Carex rostrata*, *C. diandra*, typiques des radeaux flottants du *Caricion lasiocarpae* (Delarze *et al.*, 2008). Cette hypothèse peut aussi être vérifiée sur la figure 3.5 et l'annexe profil de sol 5, 11 et 21. En effet, les relevés n°5, 11 et 21 sont tributaires d'un haut taux de fibres et d'un important feutrage de racines, un caractère pédologique caractérisant les radeaux flottants. Ce groupe représente donc peut-être les radeaux flottants, et pourrait donc également être favorable à cette espèce, bien que *S. hirculus* ne se situe dans aucun des relevés de ce groupe.

Il est dans ce cas important de préciser que l'analyse de la figure 3.1 n'explique que 26% de la variance totale, et donc que 74% ne sont pas expliquées. De plus, la position de ce relevé suivant les différentes analyses et notamment celle de la figure 3.1, provient peut-être du fait que ce relevé de végétation n'a pas été réalisé par moi-même, mais par J. Guyonneau. Or les mesures d'abondance peuvent être perçues de manières différentes si elles sont effectuées par des observateurs différents.

L'eutrophisation de ce marais, suite au déversement des eaux usées, ne s'observe pas sur la figure 3.1. Seule l'analyse en composantes principales des différentes strates, figurant en annexe 18c illustre ce phénomène. Selon l'analyse de la végétation (figure 3.1 et 3.5) et du recouvrement des strates, ce marais ne semble actuellement plus favorable à *S. hirculus*. L'imposante et dense strate herbacée empêche probablement *S. hirculus* de capter une quantité suffisante de lumière.

4.1.2 La communauté bryophytique

Selon la littérature, une nappe d'eau suffisamment proche de la surface et stable tout au long de l'année est un des facteurs les plus importants pour le développement de *S. hirculus* (Vittoz *et al.*, 2006). L'étude de la strate bryophytique devait être un outil important pour identifier les sites ayant une nappe d'eau proche de la surface des sites ayant une nappe d'eau plus profonde ou même absente. Malheureusement, l'analyse des bryophytes n'a pas confirmé les résultats attendus.

La PCoA effectuée sur les espèces de la strate muscinale révèle le caractère similaire des communautés bryophytiques prélevées au marais de Amburnex (n°16, 17, 18) avec celle prélevée au marais de Bannans (n°22). La position des sites sur la figure 3.2 ne correspond pas vraiment à la

structure de l'analyse de végétation (figure 3.1), alors que selon l'hypothèse de départ cette analyse aurait dû révéler encore plus de détails que cette dernière. De plus, il est difficile de faire correspondre les axes à un quelconque gradient, bien qu'il semble que le deuxième axe sépare les espèces acidophiles des espèces basophiles. Cette séparation n'est cependant pas très claire. Le peu d'information pouvant être dégagée par l'analyse de la strate muscinale (figure 3.3) semble être lié au fait que les relevés de celle-ci sont pauvres en espèces (5 espèces en moyenne), contrairement aux relevés des espèces vasculaires ou aux espèces thécamoebiennes qui présentent un grand nombre d'espèces par échantillon. Le fait que la matrice muscinale soit sous forme binaire conduit également à une perte d'information non négligeable en comparaison de la communauté végétale (vasculaire) et thécamoebienne codée selon les codes d'abondance-dominance. De plus, puisque la composition floristique de la communauté bryophytique réagit fortement en fonction de la microtopographie (Gobat *et al.*, 2010), il est possible qu'un même relevé contienne à la fois des espèces indicatrices de milieux légèrement secs (qui sont présentes sur des buttes), et d'autres espèces indicatrices de milieux humides (qui sont présentes dans des gouilles). La grossièreté de l'échantillonnage est probablement la cause de ce résultat global insatisfaisant par rapport à l'hypothèse émise.

Pour justifier ces propos comme quoi l'analyse de la strate muscinale ne reflète que peu les conditions environnementales, il suffit de comparer les relevés n°9 et 10, dans lesquels la nappe d'eau est absente dans les 50 premiers cm sous la surface du sol, du relevé 21 dans lequel la nappe d'eau est située juste à quelques centimètres de la surface. Ces deux relevés se situent côte à côte sur la figure 3.2, au milieu du groupe illustré par un cercle rouge, et semblent être similaires selon cette analyse. Or bien qu'ils soient proches l'un de l'autre, ils ne présentent pas la même caractéristique du point de vue de la hauteur de nappe, caractère si important pour le développement de *S. hirculus*. Un échantillonnage plus rigoureux prenant en compte l'abondance/dominance des espèces en fonction des synusies du relevé de végétation aurait vraisemblablement fourni de plus amples informations. Selon la matrice bryophytique (annexe 25), il semble que certaines espèces bryophytiques telles que *Drepanocladus aduncus*, *Plagomnium elatum* et *Calliergon giganteum* se trouvent dans le marais de référence, et dans d'autres marais ayant une nappe proche de la surface. Selon la littérature, ces espèces sont indicatrices d'une nappe d'eau stable et permanente (Vittoz, 1998). Cependant, ces indications ne sont pas visibles sur ce graphique, puisque les variables environnementales n'y sont pas représentées.

4.2 Les variables environnementales

L'analyse en composantes principales effectuée sur les analyses pédologiques (figure 3.3) illustre la disposition des variables selon un gradient de minéralisation de la tourbe (correspondant également à un axe d'humidité) et selon un gradient chimique de l'eau. Les différents relevés où se trouve *S. hirculus* sont disposés dans les groupes bleu et violet.

Il est intéressant de constater que les variables écologiques des stations n°21 (Frasne) et n°25 (marais des Pontets), qui sont des stations qui ont vu disparaître *S. hirculus* en dernier (Guyonneau, 2011), sont encore similaires aux stations abritant encore *S. hirculus*, bien que cette espèce ne s'y trouve plus.

4.2.1 Le groupe favorable

Influence des différentes variables, et notamment du phosphore sur le groupe bleu

Le groupe bleu représente le groupe le plus favorable à *S. hirculus*, puisqu'il regroupe deux des trois relevés réalisés au marais des Amburnex (n°16 et 18), ainsi que le relevé effectué au marais de l'Écouland (n°21). J'ai donc jugé nécessaire de décrire de façon un peu plus poussée les conditions écologiques de ce groupe. Ces relevés possèdent des caractéristiques minérotrophiques correspondant aux bas-marais alcalins (Delarze *et al.*, 2008), pouvant aussi être appelés marais soligènes (Gobat *et al.*, 2010). Ce groupe est caractérisé par deux variables significatives : la conductivité et le phosphore total. De plus, ces relevés ont un pH plutôt neutro-basiques. Cependant, bien que le pH ne soit pas une variable significative, il est cependant corrélé avec la conductivité et corrobore les propos de Vittoz *et al.* (2006), comme quoi cette espèce affectionne les marais neutres à légèrement alcalins.

L'importante quantité de phosphore qui caractérise les objets du groupe bleu est difficile à expliquer. Néanmoins, le fait que seul l'horizon supérieur des différents relevés de ce groupe contienne une grande quantité de phosphore total (annexe 1-13), fournit quelques indices quant à son origine. En effet, cette différence peut s'expliquer d'une part par la composition en phosphore du type de biomasse végétale qui s'accumule, ou d'autre part par des apports externes par l'apport de molécules contenant du phosphore depuis les versants. Étant donné que le taux de phosphore est présent en grande quantité uniquement dans l'horizon supérieur, il semble que l'origine de la matière organique ne soit pas responsable de cet important taux de phosphore, puisque cela impliquerait qu'il y ait eu la même évolution dans les trois différents marais, ce qui semble peu probable. De plus, ces trois marais ne présentent pas vraiment de similarité du point de vue de la strate muscinale, principale strate responsable de la formation de tourbe.

Le point commun des trois monolithes issus des relevés n°16, 18, 21 est le pâturage. Cette importante quantité de phosphore pourrait donc provenir des déchets organiques que laissent les bovins derrière eux. Puisque les déchets organiques sont en contact direct avec l'horizon supérieur, il est logique que ce soit ce dernier qui en contient le plus haut taux.

Bien que cette hypothèse soit plausible, plusieurs autres observations soulèvent d'autres questions, telles que : comment est-ce possible que le relevé n°18 ait un si haut taux de phosphore dans le premier horizon, alors qu'une barrière empêche le bétail d'y pénétrer ? Et, comment se fait-il, que le premier horizon du relevé n°17, qui se trouve également dans le marais des Amburnex à une cinquantaine de mètres du relevé n°18, ne contienne qu'une faible quantité de phosphore dans le premier horizon ?

La réponse à ces différentes questions se trouve peut-être dans l'emplacement du relevé à l'intérieur du marais. En effet, le relevé n°16 est de petite taille, situé au nord-ouest du grand marais des Amburnex (cf. matériel et méthode), à proximité du versant, tout comme le relevé n°18 qui se situe, juste à côté du versant. Il est donc possible que le phosphore présent dans la couverture pédologique ou dans la roche des versants, soit lixivié ou lessivé s'il est lié à des particules organiques et ruisselle depuis les versants jusqu'aux bordures du marais, où il est accumulé dans le premier horizon. La présence d'une importante quantité de phosphore uniquement dans l'horizon supérieur est probablement due au fait que le phosphore (sous forme de phosphate, d'orthophosphate) arrive sur l'horizon supérieur et y reste piégé.

C'est probablement dû à son éloignement des versants, que l'horizon supérieur du relevé n°17 ne contient pas une grande quantité de phosphore. En effet, de par sa situation géographique à l'intérieur du marais, il est possible que la végétation qui se situe entre l'emplacement du relevé et le

versant agisse comme un filtre, et consomme l'apport de phosphore provenant du versant. De plus, l'apport d'eau de ce relevé (n°17) est sans doute essentiellement lié aux précipitations (eau ombrotrophe) contrairement aux deux autres relevés (n°16 et 18) qui perçoivent de l'eau ayant ruisselé sur la roche, se chargeant par la même occasion en ions. Si cette hypothèse était vérifiée, cela signifierait que les apports de phosphore provenant du versant seraient principalement sous forme de phosphate, élément qui est (avec l'azote) responsable dans la majorité des cas d'une eutrophisation. Néanmoins, bien que la production primaire des relevés n°16 et 21 soit élevée, celle du relevé n°18 est faible. Ce qui contredit quelque peu cette hypothèse de lessivage et de ruissellement des éléments phosphatés depuis les versants jusqu'au marais.

L'influence d'une source

L'importante quantité de phosphore présente dans l'horizon supérieur de ces 3 relevés pourrait également provenir d'eau de source. En effet, le relevé n°16 est situé non loin de la résurgence d'une source, ce qui ne semble pas être le cas du relevé n°18. Cependant, il est possible pour ce relevé qu'une source soit présente en profondeur et passe inaperçue à nos yeux. La forte conductivité de cette zone pourrait en effet mettre cette supposition en évidence. Le relevé de Frasne est aussi caractérisé par une importante quantité de phosphore ainsi qu'une conductivité élevée. L'apport minérotrophe du ruisseau, maintenant asséché (?), pourrait être la principale causes des ces importantes valeurs. Ces hautes valeurs de phosphore sont donc probablement dues au fait que ces 3 relevés sont alimentés par des sources calcaires (Vittoz, 1997; Guyonneau, 2011).

4.2.2 Le groupe séchard

Les sites n°9 et 23 sont isolés des autres relevés et correspondent au pôle « sec » de la figure 3.3. Ces deux relevés ne réunissent pas les conditions écologiques favorables au développement de la saxifrage dorée pour la principale raison que la nappe d'eau n'est pas présente dans les 50 premiers centimètres. L'absence de nappe est une des conditions les plus péjoratives à *S. hirculus*.

Comme mentionné ci-dessus, ces relevés sont caractérisés d'une part par une nappe d'eau située en profondeur et d'autre part par une importante quantité d'azote. Cette importante quantité d'azote présente dans l'horizon supérieur de ces relevés peut s'expliquer de par leur position. En effet, ces deux relevés se trouvent dans des zones tampons. Le relevé n°9 se trouve dans un écotone entre une forêt tourbeuse et un pâturage, et le relevé n°23 se trouve entre un champ et une tourbière secondaire. L'origine de cet élément est étrange, puisque comme cet élément n'est pas corrélé au phosphore, il paraît étonnant que l'agriculteur épande uniquement des engrais azotés. Selon Huber (1998), seul un amendement de matière organique de cheval augmenterait sensiblement le taux d'azote sans augmenter celui de phosphore. Or il est peu probable que ce type d'amendement se soit déroulé dans ces deux sites. L'hypothèse selon laquelle cette importante quantité d'azote est probablement d'origine anthropique n'est donc pas vérifiée et, sans un apport externe, je n'ai aucune idée à quoi elle est due. Il est dans ce cas utile de rappeler que l'ACP de la figure 3.3 illustre 80% de la variance totale, et qu'il y a donc 20% qui ne sont pas expliqués, dont peut-être des pourcentages sur l'azote.

4.2.3 Le groupe acide

Le fossé Pochon et le marais de la Vraconnaz

Les sites présents dans le groupe illustré par un traitillé vert sont caractérisés par une tourbe fibreuse, et par la présence d'une nappe d'eau oligotrophique proche de la surface.

Discussion

L'absence de *S. hirculus* dans les haut-marais est probablement due au fait qu'avec des conditions plus acides, les sphaignes, qui sont de redoutables concurrentes à *S. hirculus*, remplacent les autres bryophytes et ne permettent plus à la saxifrage dorée de prospérer (Welch, 2002 in Vittoz *et al.*, 2006). Or, les conditions écologiques des relevés présents dans ce groupe sont caractérisés par des conditions oligotrophes. Pour ces raisons je pense que ce groupe ne présente pas des conditions écologiques favorables au développement de *S. hirculus*.

La présence des relevés n°5 et 13 dans ce groupe semble cohérente, étant donné qu'il s'agit de haut-marais secondaires (Vernier, 1990; Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009b). En effet la carotte extraite à proximité du fossé Pochon (n°5) provient d'un radeau flottant acide. Le pH acide de ce relevé est d'une part lié au fait que ce monolithe a été extrait dans une creuse uniquement alimentée par de l'eau de pluie, et d'autre part à la présence de sphaignes, espèces modifiant le milieu en leur faveur en l'acidifiant (Gobat *et al.*, 2010). La présence de la carotte prélevée dans le marais de la Vraconnaz (n°13) dans ce groupe semble également cohérente, car bien que le glissement de terrain survenu en 1987 ait probablement perturbé le régime hydrique de cette zone humide, les propriétés de la tourbe conserve l'aspect ombrotrophique de cet endroit. Par ailleurs cette zone humide est décrite (Feldmeyer-Christe, 1995; Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009b) comme un haut-marais, ponctué de résurgences alcalines. Cependant, ces résurgences ne se trouvent probablement plus au même endroit suite au glissement de terrain, et comme la figure 3.3 illustre à la fois des propriétés actuelles, telles que le pH et la conductivité, et passées, ce n'est pas parce que les variables environnementales sont caractéristiques d'un haut-marais (figure 3.3), que les conditions actuelles le sont forcément.

La discussion sur l'étude thécamoebienne actuelle et paléoécologiques de ce relevé fournit de plus amples informations quant aux conditions écologiques actuelles et passées qui règnent dans cette zone.

Le marais de la Trélasse

La position du monolithe de tourbe issu du marais de la Trélasse (n°1) dans le groupe acide (figure 3.3) est plus étonnant, puisque la carotte de tourbe a été extraite dans le *Caricion diandrae*, zone qui correspond à un bas-marais alcalin (Clot, 2010) (cf. matériel et méthode). Toutefois, il est nécessaire de nuancer ces propos, puisque les propriétés chimiques de l'eau ne sont pas aussi extrêmes (acide et oligotrophique) que celles du relevé n°5. La position de ce relevé (la figure 3.3) dans ce groupe est principalement due à une nappe d'eau ayant un pH légèrement acide et une conductivité faible. Selon Vittoz *et al.* (2006), *S. hirculus* peut se développer dans une zone légèrement acide, ce qui peut confirmer la présence de cette espèce dans ce site. Néanmoins, ces faibles valeurs (pH et conductivité) peuvent s'expliquer par la position du relevé à l'intérieur du marais, comme évoqué précédemment avec le taux de phosphore et la conductivité (cf. §4.2.1). En effet, étant donné que ce marais n'est a priori alimenté par aucune résurgence visible, il semble que seule l'eau de ruissellement depuis les versants calcaires approvisionne ce marais en ions basiques. Il est donc possible que les valeurs de pH et de conductivité fluctuent selon la météorologie antécédente aux mesures (et aux prélèvements). En effet, si le prélèvement a été fait après une période climatique sèche, la zone du bas-marais (où a été prélevé le monolithe) n'aura été alimentée que par les eaux acides provenant des hauts-marais périphériques (§2.2.2.1). Ces eaux, en se mélangeant à celle du bas-marais alcalin auront tendance à abaisser le pH et la conductivité. Cependant, si les mesures avaient été faites après une période pluvieuse, il est fort probable que le pH ainsi que la conductivité de cette zone auraient été supérieures à celles mesurées lors de la campagne d'échantillonnage.

Puisqu'en tombant sur les versants, l'eau se charge en ions et se concentre au point bas du « petit bassin versant » qui est la tourbière, augmentant par la même occasion le pH et la conductivité. C'est afin d'éviter ces effets temporels qu'il est (serait) utile de connaître (ou découvrir) un certain nombre de bioindicateurs relativement stables dans l'espace temps, comme le sont les amibes à thèque par exemple. La communauté thécamoebienne (cf. § 4.3) fournit plus de détail sur la typologie de ce marais.

4.2.4 Résumé des variables environnementales

Comme le montrent les études réalisées par Vittoz *et al.* (2006), les horizons supérieurs des différents relevés où se trouve (trouvait) *S. hirculus* (figure 3.3) sont caractérisés par un substrat fibrique et dans lequel la nappe d'eau est proche de la surface (figure 3.17). Selon les résultats obtenus au cours de cette étude, il apparaît que la variable « taux de fibres » est fortement anti-corrélée à la variable « hauteur de nappe ». Cela signifie qu'un marais dans lequel la nappe d'eau est proche de la surface aura dans pratiquement tous les cas un horizon supérieur fibrique, condition qui semble nécessaire à la saxifrage dorée. Bien qu'une nappe d'eau située à une faible profondeur de la surface soit un paramètre très important pour *S. hirculus*, la fluctuation de la nappe, paramètre très important au développement de cette espèce, n'a cependant pas été pris en compte. Or cette mesure aurait peut être permis de déterminer encore plus précisément les sites favorables.

A travers cette analyse (figure 3.3), plusieurs observations peuvent être faites quant aux relevés favorables et défavorables à l'écologie de *S. hirculus*. Il semble que les relevés du groupe bleu et violet présentent actuellement des conditions écologiques favorables à la saxifrage œil-de-bouc, puisque le niveau de la nappe est élevé et le pH alcalin ou neutre. Le groupe rouge représente des marais qui ont une nappe d'eau située proche de la surface, mais contiennent des sphaignes, espèce défavorable à *S. hirculus*. Celles-ci sont (pour la majorité d'entre elles) de redoutables concurrentes à *S. hirculus* (Welch, 2002 in Vittoz *et al.*, 2006).

Le groupe jaune ne présente pas de conditions écologiques favorables au développement de la saxifrage dorée, d'une part car la strate herbacée est trop dense et d'autre part puisque la nappe d'eau est absente dans les 30 premiers centimètres.

4.3 Distribution des communautés thécamoebienne de surface

La distribution des échantillons de surface sur la figure 3.4 est caractérisée par deux principaux gradients : celui de l'humidité et du pH. Selon les analyses effectuées, l'ensemble des microsynusies peuvent être séparées selon deux principales variables environnementales qui sont : le pH et la hauteur de nappe (figure 3.6, 3.7 et 3.8). Par ailleurs, d'autres études mettent également en évidence l'importance de ces deux variables dans la répartition des communautés thécamoebienne (Bobrov *et al.*, 2002; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011).

Pour rappel, la totalité des microsynusies (figure 3.4) ont été séparées en 5 groupes et non en 3 comme pour la RDA, afin d'obtenir une résolution fine des milieux favorables à l'écologie de *S. hirculus* ainsi que de remarquer une quelconque dynamique des milieux.

4.3.1 Positionnement des différentes microsynusies

Pour certains marais, les microsynusies prélevées dans un relevé de végétation se trouvent toutes dans le même groupe (microsynusies des relevés n°5, 9, 16, 23 et 25), alors que certaines se trouvent dans deux (n°1, 13, et 17), ou 3 groupes différents (n°11, 18, 20, 22 et 21). Cette répartition inégale des microsynusies dans différents groupes est due à la topographie des lieux (Mitchell *et al.*, 1999). Pour illustrer ces propos, il suffit d'observer les microsynusies prélevées dans les relevés n°11 et 20. Dans ces deux relevés, la nappe d'eau est proche de la surface. La majorité des microsynusies de ces deux relevés se trouvent dans les groupes caractérisés par des espèces indicatrices de conditions humides et minérotrophes (figure 3.4). Toutefois, ces deux relevés possèdent également des échantillons caractérisés par des espèces indicatrices de conditions plus sèches, situés dans le groupe illustré par un trait jaune (microsynusies 11-3-sp et 20-3-sp). La position de ces deux échantillons dans le groupe sec, s'explique par le fait qu'ils ont été prélevés sur une butte, à une vingtaine de centimètres de la nappe d'eau. La variabilité des microsynusies intra-relevés s'explique par le gradient d'humidité, comme expliqué ci-dessus, mais également par le pH, expliqué ci-dessous (§ 4.3.3) ; comme exemple, les microsynusies prélevées dans le relevé n°18. Certaines microsynusies sont caractérisées par des variables acides, et d'autres par des variables basiques.

*Groupes abritant les microsynusies favorables à *S. hirculus**

Parmi les cinq groupes illustrés sur la figure 3.4, quatre groupes contiennent au moins une microsynusie prélevée à proximité d'un plan de saxifrage dorée. Néanmoins, ce n'est pas parce qu'il y a une microsynusie, prélevée à quelques mètres d'une pousse de *S. hirculus* qui se trouve dans un groupe (sur la figure 3.4), que toutes les microsynusies de celui-ci doivent être considérées comme favorables. C'est pour cela que parmi les 4 groupes qui contiennent au moins une microsynusie échantillonnée proche d'un pied de *S. hirculus*, seul deux, illustrés par un traitillé bleu et noir sur la figure 3.4, présentent des conditions optimales au développement de *S. hirculus*. Les groupes présentant des conditions optimales ont été définis de par le fait que la majorité des microsynusies prélevées dans le marais de référence (relevés n°16, 17 et 18) se trouve dans ces deux groupes (bleu et noir). Ces groupes sont caractérisés par des espèces minérotrophes telles que *Paraquadrula irregularis*, *Centropyxis aculeata*, *Nebela collaris*, *N. penardiana*, *Diffflugia bryophyla* et *Argynia dentistoma*. Ces deux groupes contiennent la totalité des microsynusies prélevées dans les relevés n°16 et 17 ainsi que 3 microsynusies sur 5 issues du relevé de végétation n°18. Pour ces raisons, il est considéré que les microsynusies issues des relevés n'abritant pas *S. hirculus*, mais qui se trouvent dans ces deux groupes représentent des conditions écologiques favorables au développement de *S. hirculus*. Les relevés de végétation ayant une microsynusie située dans un de ces groupes réunissent donc théoriquement des microsynusies à l'intérieur desquelles la saxifrage dorée pourrait survivre. Étant donné que l'abondance des types de microsynusies prélevées n'a pas été prise en compte, il est difficile de dire si tout le relevé, ou uniquement une unique butte est favorable à *S. hirculus*. En effet le relevé n'est pas à prendre avec la même considération, en prévision d'une réintroduction, si les microsynusies favorables constituent 10 ou 90% de la surface. Ces microsynusies potentiellement favorables au développement de *S. hirculus* proviennent du marais de la Trélasse (n°1), des Verrières (n°11), de la Vraconnaz (n°13), de la Chaux-d'Abel (n°20) et de l'Ecouland (n°21). Cela ne signifie pas pour autant que les autres groupes sont défavorables à l'écologie de *S. hirculus*, mais plutôt que les microsynusies issues de ces marais présentent des communautés thécamoebiennes semblables à celle du marais des Amburnex.

La présence d'une microsynusie provenant de Frasne (21-1-sp) dans les groupes considérés comme favorables laisse supposer que ce marais reste encore favorable au développement de *S. hirculus* malgré l'eutrophisation qu'il a subi.

Le groupe contenant les microsynusies défavorables à S. hirculus

Le groupe représenté par un traitillé rouge sur la figure 3.5 est influencé par les variables *Hyalosphenia elegans*–et *H.papilio*, des espèces indicatrices de milieux oligotrophiques (Mitchell *et al.*, 1999; Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011). Ce groupe représente le groupe le plus acide et le plus oligotrophique des 5 groupes illustrés sur la figure 3.4. Selon les conditions écologiques requises par *S. hirculus*, ce groupe ne présente pas les conditions écologiques favorables la saxifrage dorée.

4.3.2 Dynamique des relevés qui prêtent à une attention particulière

Le relevé clôturé du marais des Amburnex (n°18)

A l'opposé du groupe représenté par un traitillé rouge (figure 3.5) se trouve le groupe bleu/noir influencé par des espèces thécamoebiennes minérotrophiques correspondant aux microsynusies favorables à *S. hirculus*.

Entre ces deux groupes, se trouve le groupe illustré par un cercle violet. Celui-ci est influencé par les variables indicatrices de conditions oligotrophiques, mais dans une plus faible mesure que le groupe illustré par un cercle rouge. Les variables indiquent que ce groupe peut être considéré comme légèrement acide. Or, on y retrouve deux microsynusies (18-3-sp et 18-(+3-0)-pal) prélevées à proximité de pieds de saxifrage dorée. La position, dans l'analyse de la figure 3.4, des microsynusies prélevées dans le relevé de végétation n°18 (relevé abritant *S. hirculus*) est surprenante puisque cette espèce se développe habituellement dans les milieux neutres ou légèrement alcalins (Vittoz *et al.*, 2006).

Il semble, malgré la présence de *S. hirculus* dans ce relevé (n°18), que les conditions écologiques soient devenues difficiles pour son développement. En effet, cela peut se remarquer, d'une part par la faible abondance de la saxifrage œil-de-bouc dans ce relevé, par rapport aux autres relevés réalisés dans le même marais (n°16 et 17), et d'autre part, par l'important pourcentage de recouvrement de sphaignes. La position de ces microsynusies dans ce groupe révèle peut-être les prémices d'une évolution prochaine de ce relevé en un haut-marais, évolution expliquée ci-dessous.

L'association du Sphagno-Caricetum dioicae du relevé n°18

La présence de l'espèce bryophytique *Paludella squarrosa*, espèce caractéristique de la sous-association *paludelletosum* (dans l'association du *Sphagno-Caricetum dioicae*), illustre l'hypothétique changement de dynamique qui est en train de se produire (Gallandat, 1982; Gillet, 1982) dans le relevé n°18. Selon Gillet (1982), la sous association *saxifragetosum* constitue le groupement le plus favorable au développement de la saxifrage œil-de-bouc. Aussi, plus cette association évolue, moins celle-ci devient favorable à la saxifrage dorée. Il est donc possible que cette zone correspondait jusqu'à aujourd'hui à la sous-association *saxifragetosum* et qu'elle évolue aujourd'hui vers la sous-association suivante, moins favorable à *S. hirculus*, celle du *paludelletosum*. Une détermination plus fine des sphaignes de ce relevé aurait peut-être permis d'appuyer encore plus la supposition selon laquelle ce milieu est en train d'évoluer, et de supposer par la suite qu'il ne constitue bientôt plus une zone favorable au développement de *S. hirculus*.

En plus de ce changement phytosociologique, l'analyse de la communauté thécamoebienne des différentes microsynchronies issues de ce relevé de végétation semble également illustrer cette évolution. En effet, certaines microsynchronies issues du relevé n°18, indiquent un milieu minérotrophique, alors que d'autres indiquent un milieu oligotrophe, acide. Il est possible de postuler que les microsynchronies caractérisées par des espèces minérotrophiques aient été prélevées dans la sous-association du *Saxifragetosum*, alors que celles caractérisées par des espèces oligotrophes, aient été prélevées dans la sous-association du *Palludeletosum*, ou du *Polytricum*.

Selon mes suppositions, il est possible que les deux microsynchronies oligotrophes reflètent l'évolution actuelle de cette zone en un haut-marais.

Le cercle violet semble donc représenter une étape intermédiaire, pouvant correspondre au marais de transition décrit par Gillet (1982), entre le bas-marais alcalins et les hauts-marais acides, représentés respectivement par le groupe bleu/noir et rouge sur la figure 3.4. Si le relevé n°18, qui est actuellement considéré comme un bas-marais, évolue en un haut-marais, *S. hirculus* pourrait y être à moyen terme menacé.

Le bétail, une raison possible de ce changement de dynamique

L'évolution (actuelle!) possible de cette zone en un haut-marais semble être liée au fait que ce relevé est clôturé. En effet, contrairement aux relevés n°16 et 17, le bétail n'y a pas accès. Comme l'évoquent certains botanistes (Vittoz *et al.*, 2006; Clot, 2010), il semble que le pâturage exercé dans ce marais soit favorable à *S. hirculus*, à condition de ne pas être trop intense. Le piétinement semble bloquer, ou du moins ralentir l'évolution « naturelle » du bas-marais en un haut-marais. En plus de défavoriser les sphaignes (très sensibles au piétinement), le bétail favorise la formation d'une microtopographie, appréciée, et/ou indispensable à cette espèce rare (Vittoz *et al.*, 2006), et met à nu la tourbe, facteur essentiel à la germination des graines puisque celles-ci ne germent pas dans l'obscurité (Meškauskaitė & Naujalis, 2006). L'exclusion du bétail de cette zone semble donc favoriser l'évolution de ce type de groupement (*Sphagno-Caricetum dioicae*), et conduit finalement à la présence de la sous-association *typicum*, sous-association défavorable à *S. hirculus*. Afin de mettre en évidence l'impact des bovidés dans le blocage de la dynamique naturelle du marais, l'idéal serait de clôturer quelques zones à l'intérieur même du marais principal des Amburnex, et d'observer leur évolution durant quelques années.

Le relevé du marais de la Vraconnaz (n°13)

Les microsynchronies prélevées au marais de la Vraconnaz sont situées pour la plupart d'entre elles dans le groupe entouré d'un traitillé noir (figure 3.4), favorable au développement de *S. hirculus*. Même si *S. hirculus* ne se trouve actuellement plus dans ce marais, la position de ces microsynchronies dans ce groupe laisse supposer que les conditions permettraient son développement. Comme évoqué précédemment, la présence d'espèces minérotrophiques dans ce relevé est peut-être due à la résurgence d'une source calcaire à proximité du relevé. Dans sa publication, Feldmeyer-Christe (1995) met effectivement en évidence la présence de plusieurs sources calcaires à l'intérieur du haut-marais.

Bien que la plupart des microsynchronies issues de ce relevé se trouvent dans le groupe considéré comme favorable à *S. hirculus* (groupe noir), la microsynchronie 13-2-sp située dans le groupe de transition (groupe illustré par un traitillé violet) indique peut-être les prémices d'une évolution prochaine de cette zone en un haut-marais (comme expliqué ci-dessus).

Discussion

Même si ce relevé, et les zones similaires à celui-ci semblent a priori favorables au développement de cette espèce rare, les conditions passées du marais (§ 4.7.3), et l'hypothétique évolution, selon l'analyse thécamoebienne, en un haut-marais font que ce site semble à long terme défavorable à *S. hirculus*. Pour l'instant, ce relevé semble être favorable à neutre à l'implantation de la saxifrage dorée. Il serait cependant intéressant, vu le nombre limité de marais potentiellement favorables à la réintroduction de la saxifrage œil-de-bouc, de suivre l'évolution possible de cette zone, afin de s'assurer soit qu'elle ne lui convienne pas.

Le relevé du marais de Bannans (n°22)

Bien que *S. hirculus* se trouve dans cette zone humide, les conditions écologiques, lors de la visite de ce marais en mai 2011, paraissent sensiblement différentes du marais des Amburnex. Les buttes sur lesquelles *S. hirculus* se trouvait, tout comme les bryophytes, semblent trop sèches. Trois microsynusies de surface ont été prélevées dans ce marais : une sur une butte (22-1-sp), une deuxième dans une gouille à quelques centimètres de la nappe (22-2-sp) et une troisième issue de la carotte pédologique, à une quinzaine de centimètres de la nappe. La position des microsynusies provenant du relevé n°22 dans les différents groupes de la figure 3.4 illustre le paradoxe de ce site. En effet, les microsynusies issues de ce site se trouvent dans deux groupes différents. Deux microsynusies sur trois prélevées au marais de Bannans se trouvent dans le groupe favorable, influencées par des espèces minérotrophiques (figure 3.4) et possèdent des caractéristiques favorables au développement de la saxifrage dorée. La troisième microsynusie se trouve dans le groupe de transition (violet). La présence d'une microsynusie dans le groupe de transition semble cohérente, étant donné que ce bas-marais s'est formé sur un haut-marais exploité (J. Guyonneau com. pers.) et que le système tend à évoluer vers son climax stationnel, à savoir le haut-marais. Même si lors de la première visite du marais, celui-ci paraissait trop sec et pas particulièrement favorable à *S. hirculus*, l'analyse thécamoebienne, révèle que la présence de *S. hirculus* dans ce marais n'est pas le fruit du hasard, puisque deux microsynusies sur trois se positionnent dans les groupes considérés comme favorables à *S. hirculus*.

Le relevé du marais en périphérie du lac du Trouillot (n°25)

Selon l'analyse des communautés thécamoebiennes (figure 3.4), il semble que les microsynusies prélevées à proximité du lac du Trouillot (n°25) soient caractérisées par les mêmes espèces que celles issues du relevé n°18. Étant donné qu'aucune microsynusie prélevée aux alentours du lac du Trouillot ne se trouve dans les deux groupes considérés comme favorables, il paraît justifié de dire que les conditions écologiques du relevé n°25 ne semblent actuellement pas/plus favorables au développement de *S. hirculus*.

En abaissant le niveau de la nappe, la station de pompage a probablement été un élément important dans l'extinction de la saxifrage dorée dans cette zone humide. Cette fluctuation a vraisemblablement déconnecté la strate muscinale de la nappe d'eau, permettant ainsi le développement des sphagnes.

4.3.3 Informations dégagées par l'analyse multifactorielle

L'analyse regroupant les différents jeux de données obtenus au cours de cette étude est illustrée sur la figure 3.10. Celle-ci met en évidence, comme pour les autres analyses statistiques (analyse de la végétation (figure 3.1), des variables environnementales (figure 3.3) et de la communauté

Discussion

thécamoebienne (figure 3.4)), trois pôles différents : le pôle acide, le pôle basique et le pôle sec. Les relevés de végétation abritant la saxifrage dorée se trouvent dans le pôle basique.

La MFA clarifie la situation et permet une synthèse des différentes analyses. Parmi les 4 groupes formés à l'aide de la méthode de groupement, le groupe, entouré d'un traitillé bleu, représente clairement l'optimum écologique pour la saxifrage dorée, deux groupes, illustrés par des traitillés jaune et rouge, sont défavorables à *S. hirculus*, et un groupe est indéterminé (groupe vert).

Les relevés présents dans le groupe entouré d'un cercle jaune sont défavorables étant donné que *S. hirculus* a besoin d'une humidité élevée (Vittoz *et al.*, 2006), or ceux-ci sont caractérisés par des variables indicatrices de milieux secs telles qu'*Anthoxanthum odoratum* et *Euglypha rotunda*, et par une nappe d'eau située en profondeur.

Le groupe illustré par un cercle rouge, comprenant uniquement le relevé n°5, est caractérisé par une nappe d'eau proche de surface, mais indépendante du ruissellement superficiel, et est donc alimentée uniquement par les précipitations (conditions oligotrophiques). Ce groupe est défavorable, car cette alimentation en eau ombrotrophe permet et/ou facilite la croissance des sphaignes qui finissent par étouffer *S. hirculus* (Welch, 2002 in Vittoz *et al.*, 2006).

A l'opposé du groupe acide, se trouve le groupe entouré par un traitillé bleu, représentant le groupe favorable. Il est surprenant et fort agréable de constater que selon cette analyse, tous les relevés qui abritent encore actuellement *S. hirculus* se trouvent dans le même groupe. Ce groupe représente l'optimum écologique de *S. hirculus*. Comme l'illustre la figure 3.11, ce groupe est influencé par des variables indicatrices d'un pH élevé et de conditions humides. Parmi ce groupe favorable, deux relevés ne contiennent actuellement plus la saxifrage dorée, il s'agit du relevé de la Trélasse (n°1) et de Frasné (n°21). Il s'agit des deux derniers marais de l'étude (excepté le marais des Pontets⁷) qui ont vu disparaître la saxifrage dorée. Malgré l'absence de cette espèce rare dans ces deux relevés, il semble qu'ils réunissent encore les conditions favorables au développement de celle-ci, à savoir une nappe d'eau ayant un pH alcalin ou neutre, située à quelques centimètres de la surface du sol et une strate bryophytique bien fournie exemptée de sphaignes.

Le dernier groupe illustré par un traitillé vert, est selon l'analyse de groupement, plus proche du groupe représenté par un traitillé rouge (représentant les conditions acides) que des autres groupes. En effet, compte tenu de l'historique de ces trois marais il est tout à fait normal de retrouver ces marais plus proches du groupe ombrotrophe que minérotrophe, étant donné qu'ils constituaient par le passé des hauts-marais. La position de ce groupe entre le groupe ombrotrophe et minérotrophe est probablement due au fait que ces marais ont été exploités pour la tourbe de chauffage (notamment celui de la Vraconnaz et de la Chaux-d'Abel) à la fin du 19^{ème} siècle (Buttler *et al.*, 1996; Feldmeyer-Christe *et al.*, 2009b), et que les conditions écologiques qui se retrouvent aujourd'hui, correspondent à celles de bas-marais qui sont présentes dans les anciennes creuses, ou dans les dépressions créées suite à l'exploitation de la tourbe. Ce groupe représente probablement les marais qui se trouvent dans une phase de transition entre le haut et les bas-marais. Pour l'instant, autant d'après l'analyse statistique qu'en fonction des observations de terrain, il semble que ces relevés ne se situent pas à leur place définitive, et qu'il est tout à fait possible qu'ils évoluent en un haut-marais. Il est cependant impossible de prédire s'ils seront favorables ou non au développement de *S. hirculus* dans le futur. Cependant, puisqu'il s'agit d'une espèce qui se trouve, selon la littérature (Gallandat, 1982; Gillet, 1982; Vittoz, 1997; Vittoz *et al.*, 2006), également dans les marais de transition neutre à

⁷ Le marais des Pontets n'a pas été pris en compte dans cette analyse étant donné que je ne possédais pas les relevés de végétation de cette zone.

légèrement alcalin (le *Sphagno-Caricetum dioicae*), il est possible que ces marais offrent actuellement des conditions écologiques favorables à *S. hirculus*.

4.3.4 Le reflet des conditions environnementales par les organismes

L'un des buts de cette étude est de déterminer, parmi les différents types de bioindicateurs utilisés (espèces vasculaires, espèces muscinales, communauté thécamoebienne), lequel reflète le mieux les conditions écologiques du milieu, et permet par la même occasion de définir les milieux les plus favorables à *S. hirculus*.

Selon les résultats obtenus (figure 3.12), il apparaît que les amibes à thèque reflètent de manière plus précise les conditions environnementales que la communauté végétale. Cela est vraisemblablement dû au fait que les amibes à thèque sont des organismes sensibles aux variations écologiques ayant un turnover rapide. Contrairement aux espèces de plantes vasculaires qui, pour la plupart, s'enracinent dans la tourbe, à une dizaine de centimètres de profondeur en dessous de l'enracinement de la saxifrage dorée et qui sont moins influencées par les fluctuations de la nappe. En revanche, contrairement à l'hypothèse de départ, il apparaît que la communauté bryophytique reflète de manière moins précise les conditions environnementales du milieu que ne le font les espèces d'amibes à thèque ainsi que les espèces vasculaires. Cependant, il s'agit d'un résultat sous réserve, puisque l'abondance/dominance des espèces bryophytiques n'a pas été prise en compte, et qu'il est possible qu'avec une quantification de ces espèces, le résultat fourni par la strate muscinale ait été plus précis.

L'étude des communautés thécamoebiennes s'est avérée très utile et très précise dans ce cas, puisque *S. hirculus* s'enracine dans la partie inférieure de la strate muscinale (Vittoz *et al.*, 2006) des bas marais, et que les amibes à thèques sont très abondantes dans ce type de milieux (Wall, 2005; Mazei & Tsyganov, 2006; Mitchell *et al.*, 2008a) et fournissent de précieux renseignements quant aux conditions écologiques qui y règnent.

4.4 Espèces compagnes/bioindicatrices

4.4.1 Espèces de plantes vasculaires

Les espèces de plantes vasculaires compagnes, déterminées selon Vittoz *et al.* (2006), se retrouvent en partie dans cette étude. Les espèces compagnes communes aux deux études sont : *Valeriana dioica*, *Carex limosa* et *Menyanthes trifoliata*. Selon l'analyse de groupement effectuée sur les espèces vasculaires (annexe 16a), les espèces se trouvant dans le même groupe que *S. hirculus* sont *Dactylorhiza majalis*, *Salix repens*, *Eriophorum latifolium*, *Swertia perennis*, *Eleocharis quinqueflora*, *Cardamine pratensis*, *Potentilla palustris*, *Equisetum fluviatile* et *Blysmus compressus*. Ces espèces sont indicatrices de milieux humides, neutres à alcalins. Il est cependant important de mentionner qu'aucune espèce mentionnée ci-dessus ne participe significativement à la répartition des objets dans le plan 1-2 de la figure 3.1.

4.4.2 Espèces thécamoebiennes

La structure de l'ACP de la figure 3.4, ainsi que de la RDA illustrée sur la figure 3.6 mettent en évidence un certain nombre d'espèces, telles que : *Paraquadrula irregularis*, *Nebela collaris*, *N. penardiana*, *Phryganella acropodia*, *Diffugia bryophyla* et *Centropyxis aculeata*, qui caractérisent de manière significative la plupart des microsynusies prélevées dans le marais de référence. Ces espèces sont indicatrices de milieux humides et alcalins (Meisterfeld, 2000a; b; Lamentowicz & Mitchell,

2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011). Selon la RDA de la figure 3.6, ces espèces sont tributaires des variables environnementales pH et conductivité, ce qui illustre le lien, mis en évidence dans la littérature, entre ces espèces d'amibes à thèque minérotrophiques et les conditions écologiques des différents relevés.

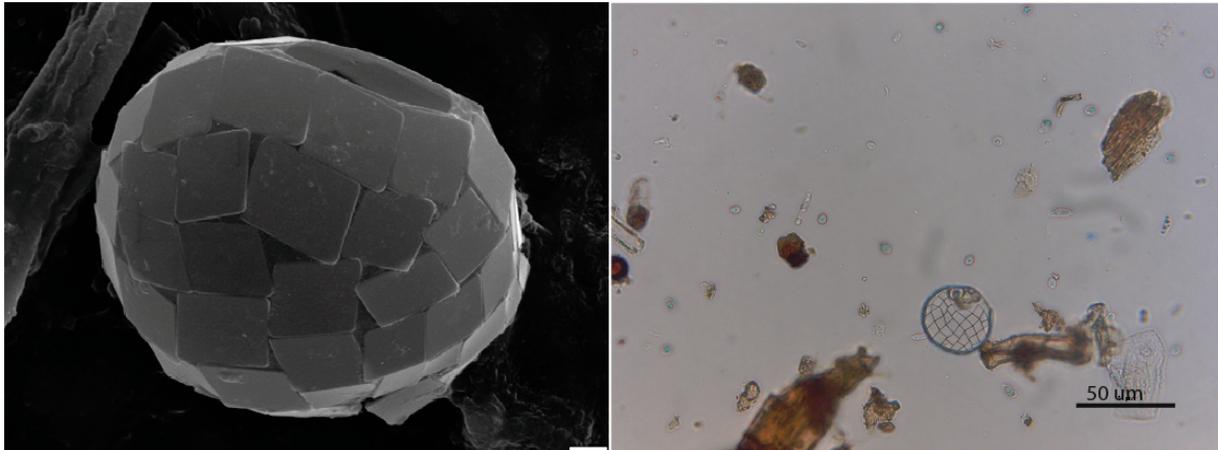


Figure 4.1. Photographie en microscopie électronique à gauche (M. Lamentowicz) et optique à droite de *Paraquadrula irregularis*.

Espèces thécamoebiennes corrélées positivement aux microsynusies prélevées près de Saxifraga hirculus

Paraquadrula irregularis est une espèce typique des bas-marais alcalins (Lamentowicz *et al.*, 2011). La constitution de sa thèque en carbonate de calcium indique que le milieu dans lequel elle se trouve est riche en calcium. Il s'agit d'une espèce qui se retrouve la majorité du temps sur un substrat, ou dans un milieu calcaire humide (Meisterfeld, 2000a). Comme *S. hirculus* se trouve dans les bas-marais alcalins, la présence de *P. irregularis* fournit de précieux renseignements quant aux conditions écologiques du milieu, et sa présence indique un milieu potentiellement favorable à la saxifrage dorée. Parmi les espèces thécamoebienne qui caractérise le marais des Amburnex, *P. irregularis* est sans doute LE bioindicateur thécamoebien le plus utile, le plus facile à reconnaître et le plus précis quant à la recherche de sites potentiellement favorables à la réintroduction de *S. hirculus*. Cependant d'autres espèces reflètent également la « favorabilité » ou non d'un site.

Nebela collaris est une de ces espèces qui révèle également des conditions minérotrophiques humides. Toutefois, la bioindication de *N. collaris* est problématique puisque certains auteurs ont mis en évidence la corrélation entre cette espèce et des conditions acides (Mitchell *et al.*, 1999). Il semble que cette espèce soit, selon les résultats obtenus au cours de cette étude, indicatrice de conditions minérotrophiques.

Centropyxis aculeata est une espèce possédant des cornes (correspondant à des épines) sur sa thèque. Il s'agit d'une espèce indicatrice de milieux (très) humides (Meisterfeld, 2000a; Bobrov *et al.*, 2002). La présence de cette espèce dans les relevés fournit de précieuses informations quant au taux d'humidité du milieu, paramètre fondamental à l'écologie de *S. hirculus*. La présence de cette espèce dans un échantillon prouve que le marais est du point de vue de l'humidité (corrélé à la nappe d'eau) favorable au développement de *S. hirculus*.

Espèces thécamoebiennes corrélées négativement aux microsynusies favorables à S. hirculus

Les espèces caractérisant les microsynusies n'abritant pas *S. hirculus* sont : *Hyalosphenia papilio*, *H. elegans*, *Assulina muscorum*, *Euglypha rotunda* et *Trinema lineare*. Il est intéressant de noter que celles-ci se trouvent orientées pratiquement à plus de 150° (anti-corrélées) des espèces caractérisant

les groupes favorables à la saxifrage œil-de-bouc. Certaines de ces espèces, de part leur présence et de leur abondance, indiquent des conditions acides telles que *Hyalosphenia papilio* et *H. elegans*, et d'autres indiquent des conditions écologiques plus sèches telles que *Euglypha rotunda* et *Trinema lineare*. Ces espèces sont donc indicatrices de conditions défavorables du point de vue du pH et de l'humidité au développement de la saxifrage dorée.

4.5 Synthèse des conditions écologiques

La plupart des analyses réalisées au cours de cette étude (figures 3.1, 3.3, 3.4, 3.6, 3.10) illustrent le même type de schéma. En effet, celles-ci mettent à chaque fois en évidence des objets caractérisés par des variables acides humides, basiques humides et sèches, ou, plutôt, légèrement plus sèches que les autres. Les analyses de la végétation, de la communauté thécamoebienne, et des conditions environnementales mettent à chaque fois en évidence un triangle représentant trois pôles différents (figure 4.2). L'angle rouge représente les variables acides, l'angle bleu représente les variables alcalines, et l'angle jaune correspond aux variables sèches. Suivant le type de données analysées, un même objet (correspondant à un relevé) ne se situe pas forcément dans le même pôle.

Le pôle bleu (figure 4.2) reflète les conditions écologiques favorables au développement de *S. hirculus*. Les relevés présents dans cette zone proviennent du marais ; de la Trélasse (n°1) des Amburnex (n°16, 17, 18), de Frasne (n°21), et de Bannans (n°22). Ces relevés sont caractérisés par des conditions écologiques humides et alcalines. Selon l'interprétation des résultats, il semble que plus un relevé se trouve éloigné de cette zone, et moins il est favorable à *S. hirculus*.

La zone rouge du triangle (figure 4.2) n'est pas favorable à *S. hirculus* puisque les conditions écologiques sont certes humides mais acides, et laissent supposer que la strate muscinale est dominée par les sphaignes, espèces concurrentes à *S. hirculus*.

L'angle jaune correspond à des conditions écologiques plus sèches et donc défavorables au développement de *S. hirculus*.

Opravilova and Hajek (2006) obtiennent également, lors de leur étude, un schéma selon la communauté thécamoebienne uniquement, sous forme de triangle, similaire à celui obtenu dans cette étude. Le schéma est cependant divisé différemment, puisque les pôles formés par cet auteur correspondent aux pôles acides secs, acides humides et basiques. Pour cette étude, il est tout à fait possible que l'angle jaune (figure 4.2) représente comme dans l'étude d'Opravilova and Hajek (2006) un pôle sec acide. Toutefois, je n'ai pas jugé utile de le nommer ainsi, étant donné que le caractère sec de ce pôle est suffisamment dominant.

La zone blanche située au centre de la figure 4.2, représente les conditions neutres. Celle-ci comporte le marais des Verrières (n°11), de la Vraconnaz (n°13) et de la Chaux-d'Abel (n°20). Les conditions écologiques des différents relevés présents dans cette zone sont caractérisées par une nappe d'eau proche de la surface et un pH neutre ou légèrement acide. Même si les conditions écologiques de ces relevés ne semblent pas optimales au développement de la saxifrage dorée, il est possible qu'elle puisse s'y développer.

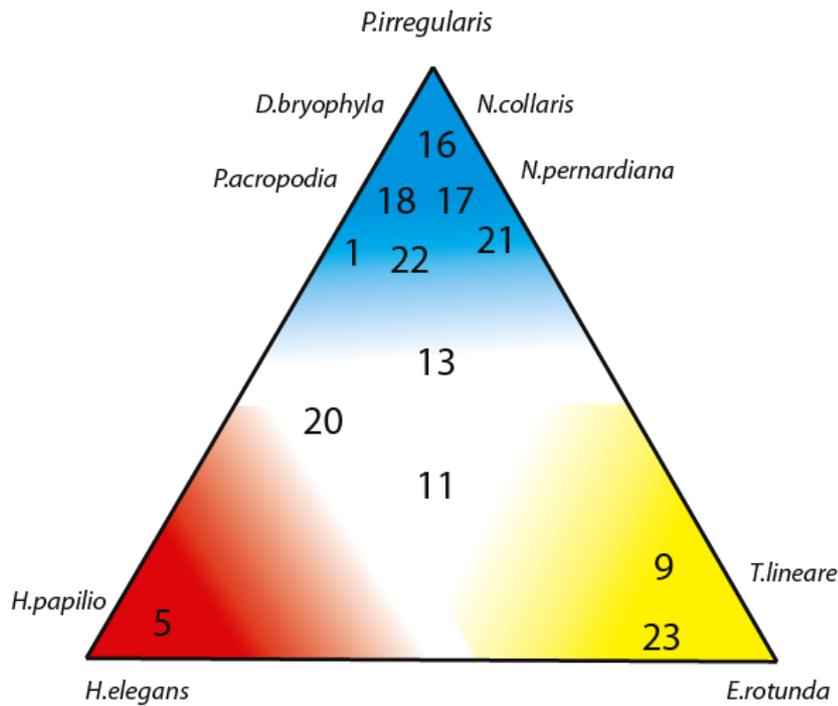


Figure 4.2 : Schéma illustrant les différentes conditions écologiques, ainsi que les différentes espèces de thécamibes, seules variables espèces significatives des différentes analyses, caractérisant les marais rencontrés au cours de ce travail. Les chiffres arabes correspondent aux numéros des relevés. Les espèces inscrites hors du triangle représentent les espèces caractéristiques des différents milieux.

4.6 Tentative(s) de réintroduction

Selon les résultats obtenus, seuls les marais de la Trélasse (n°1) et de l'Écouland (n°21) qui n'abritent actuellement pas (ou plus) la saxifrage dorée, présentent des conditions écologiques, de par leur similarité avec le marais des Amburnex, favorables à son développement (figure 3.10, 4.2). Si une tentative de réintroduction devait avoir lieu, c'est prioritairement dans, à proximité de ces deux relevés, ou dans d'autres relevés se trouvant également dans le pôle bleu, qu'elle devrait avoir lieu. Entre le marais de la Trélasse et celui de l'Écouland, seul le premier présente actuellement des conditions écologiques propices au développement de la saxifrage dorée. En effet, bien que le marais de l'Écouland se trouve dans la zone considérée comme favorable, il ne présente pas des conditions optimales au développement de cette espèce. L'importante densité de végétation dans ce relevé, suite au déversement d'eaux usées, empêcherait la saxifrage dorée de percevoir de la lumière, et de se développer de manière optimale.

Si une tentative de réintroduction devait avoir lieu, celle-ci devrait être réalisée dans le marais de la Trélasse.

Les relevés présents dans la zone neutre (figure 4.2) semblent potentiellement favorables à accueillir une population de saxifrage dorée bien qu'ils ne représentent pas, selon les résultats de la MFA, des conditions optimales à la croissance de cette espèce rare. Toutefois, si une tentative de réintroduction devait avoir lieu dans les relevés situés au centre, il n'est pas impossible qu'elle soit positive. Néanmoins, il est également possible que la présence de ces relevés dans la partie centrale signifie que la zone est en évolution, et que ces relevés ne se situent actuellement pas à leur place définitive. Une tentative de réintroduction dans ces trois marais n'est sans doute pas inutile, bien

qu'il soit impossible de prédire si ces marais deviendront à moyen terme favorables ou non au développement de la saxifrage œil-de-bouc.

Cependant, étant donné que les résultats obtenus (figure 3.12) mettent en évidence que les espèces thécamoebiennes reflètent de façon plus précise les conditions écologiques que ne le fait la végétation, il est possible de définir les sites favorables à la réintroduction de *S. hirculus* uniquement en fonction de l'ACP effectuée sur les données thécamoebienne (figure 3.4). Cette analyse (figure 3.4) place justement la majorité des microsynusies prélevées dans les marais situés dans la zone centrale de la figure 4.2 dans le groupement favorable à la réintroduction de *S. hirculus*. Selon ce cheminement, l'analyse en composantes principales de la matrice thécamoebienne (figure 3.4) permet de définir 5 sites présentant actuellement des conditions similaires au marais des Amburnex et donc favorables au développement de la saxifrage dorée. Ces 5 marais sont : le marais, de la Trélasse (n°1), des Verrières (n°11), de la Vraconnaz (n°13), de la Chaux-d'Abel (n°20) et de l'Écouland (n°21), bien que pour l'instant ce dernier à une production primaire trop importante pour permettre à *S. hirculus* de se développer.

La tentative avortée

Le relevé n°23 a été effectué à l'endroit même où une tentative de réintroduction a eu lieu en 1998. Ce relevé se situe dans l'angle jaune de la figure 4.2 et se trouve, dans toutes les analyses effectuées au cours de cette étude, que ce soit celle de la végétation, de la communauté thécamoebienne, ou des variables environnementales, dans le pôle représentant des conditions sèches. Ce relevé présente donc des conditions écologiques défavorables au développement de la saxifrage dorée.

En sachant que les connaissances actuelles sont bien plus importantes qu'il y a 15 ans, il est aujourd'hui possible d'affirmer que la zone choisie pour cette tentative de réintroduction ne présente et ne présentait pas les conditions nécessaires à la survie de *S. hirculus*. La survie de quelques individus de cette espèce durant 4 années suivant la réintroduction est probablement due aux conditions climatiques humides et froides qui règnent dans cette région.

Toutefois, le choix de cet endroit pour une réintroduction est difficile à comprendre étant donné que *S. hirculus* y a disparu depuis plus d'une centaine d'années (Käsermann, 1995), alors qu'elle a été observée dans le marais de la Trélasse pour la dernière fois en 1957 (marais qui présente encore, selon mes résultats des conditions favorables à cette espèce).

4.7 Paléoécologie

4.7.1 Caractéristiques des différentes communautés paléoécologiques

Les échantillons illustrés par des carrés noirs (figure 3.15) font partie du groupe considéré comme favorable à *S. hirculus* étant donné que les échantillons de surface des carottes n°16 et n°17 s'y trouvent. En postulant que ce groupe ainsi celui qui s'y rattache (groupe illustré par des triangles bleus) sont favorables au développement de *S. hirculus*, tous les échantillons de profondeur présents dans ces groupes ont une communauté thécamoebienne semblable à celle présente actuellement au marais des Amburnex. Cela signifie que la saxifrage dorée aurait à un moment donné pu se développer au marais des Saignolies (n°9), tout comme dans celui de la Chatâgne (n°23), deux marais qui sont aujourd'hui beaucoup trop secs et donc défavorables au développement de cette espèce. Le résultat de la carotte pédologique du relevé n°23 me laisse cependant perplexe, puisque l'extrême compacité des horizons ressemble plus à une tourbe de haut marais (annexe 12). Cependant, les échantillons de profondeur ne sont pas caractérisés par des espèces thécamoebienne typiques de

haut-marais (illustré par des cercles rouge sur la figure 3.15) comme le laisse sous entendre l'importante compacité des horizons inférieurs (annexe 12). La forte dégradation des horizons pédologiques, ainsi que la position géographique du relevé (juste à côté d'un champ), a peut-être eu un effet sur le type de communauté thécamoebienne identifié. En effet, il est possible qu'à un moment ou à un autre dans le passé cette zone tampon ait été labouré, ou fortement perturbée par l'Homme. Les échantillons de profondeur prélevés sur les carottes n°16 et 17 se trouvent tous dans les deux groupes considérés comme propices au développement de la saxifrage dorée. Cette figure met également en évidence la stabilité de ces deux relevés abritant la saxifrage dorée. Toutefois, aucun échantillon issu du monolithe n°18 ne se trouve dans ces groupes favorables, ni dans le groupe caractérisé par des variables espèces indicatrices de conditions oligotrophiques. Mes postulats évoqués au paragraphe (§4.3.3) prédisant la possible évolution de cette zone en un haut-marais ne se vérifient donc pas selon cette analyse paléoécologique. En effet, pour valider cette théorie d'évolution, il aurait fallut retrouver un (ou plusieurs) échantillon de profondeur du monolithe n°18 dans un des deux groupes considérés comme favorables. Or ce n'est pas le cas. Cela ne signifie cependant pas que l'hypothèse quant à l'évolution de cette zone émise dans le paragraphe 4.3.3 est fausse, mais qu'elle ne se vérifie pas selon cette analyse.

4.7.2 Causes de disparition de *S. hirculus* selon la bioindication des amibes

4.7.2.1 Problème rencontré au cours de l'analyse paléoécologique

Le but de cette étude paléoécologique était de déterminer, si la disparition de cette espèce est liée à une modification du milieu, ou à un facteur externe (non mesurable), comme une cueillette excessive par exemple. Pour que les analyses paléoécologiques nous fournissent des informations quant aux variations des conditions écologiques des 200 dernières années (la présence de la saxifrage dorée est signalée dans les marais depuis cette période), l'étude paléoécologique aurait dû être effectuée dans les 10-15 premiers centimètres du sol. Néanmoins, comme les communautés d'amibes à thèque étaient similaires dans les 10 premiers centimètres, il a été jugé préférable, même si l'étude s'éloigne de son objectif, d'identifier et de déterminer la communauté thécamoebienne des différents horizons de chaque monolithe de tourbe. Cela, d'une part afin de savoir si les échantillons de profondeur étaient favorables au développement de *S. hirculus*, et d'autre part, afin de connaître la dynamique générale du marais. Cependant, il est difficile de prédire à l'aide des déterminations thécamoebiennes si la disparition de *S. hirculus* est liée à des changements de conditions environnementales, puisque les communautés de profondeur sont bien plus anciennes que les dernières informations obtenues sur la présence de *S. hirculus* dans les marais.

Un autre problème réside dans le fait que l'emplacement exact de *S. hirculus* dans les marais est inconnu. Ainsi, si la carotte pédologique est prélevée au mauvais endroit, les informations fournies par les données thécamoebiennes ne sont pas exploitables. En effet, étant donné que les conditions écologiques varient énormément d'un endroit à l'autre dans une zone humide (bas-marais, haut-marais, gouilles, buttes, etc.), l'information paléoécologique fournie par les communautés thécamoebiennes anciennes d'un monolithe prélevé à une centaine de mètres de l'emplacement réel de *S. hirculus* ne fournira pas d'informations sur les conditions écologiques qui se trouvaient proche de la plante. C'est pourquoi, l'emplacement exact de la saxifrage dorée est nécessaire afin de retracer les conditions écologiques du bon endroit géographique.

L'emplacement quasi exact de *S. hirculus* est uniquement connu pour trois marais : le marais de la Trélasse (n°1), où son emplacement est supposé (avec de grande chance de fiabilité) selon la position

géographique du bas-marais (§ 2.2.2.1), le marais de l'Écouland (n°21) (position exacte connue) et le marais situé autour du lac du Trouillot (n°25) (position exacte connue). Les autres relevés ont été réalisés dans les endroits qui paraissent actuellement favorables à *S. hirculus*, ce qui ne correspond donc pas forcément à l'emplacement qu'avait autrefois *S. hirculus*. De plus, comme la majorité des relevés ont été réalisés à l'intérieur ou en périphérie de tourbières secondaires (relevés n°5, 11, 13, 20), il est plus que probable que l'échantillonnage n'ait pas été réalisé dans la zone où se trouvait jadis *S. hirculus*, étant donné qu'il s'agit d'une espèce se trouvant dans la majorité des cas dans les bas-marais alcalins, ou de transition.

En plus de toutes les raisons énumérées ci-dessus, il semble que la paléoécologie dans les bas-marais a été beaucoup moins étudiée que celle des hauts-marais. Les connaissances sur la paléoécologie dans les bas-marais sont actuellement faibles, et nécessiteraient de plus amples études afin de devenir plus fiables (Mitchell *et al.*, 2008b). De plus, dû à la part importante d'espèces ayant une thèque faite d'idiosomes, un pourcentage non négligeable (et inconnue) des thèques utiles pour la bioindication se dégrade en profondeur et ne se retrouve donc pas dans l'analyse paléoécologique. C'est malheureusement le cas pour *Paraquadrula irregularis*, espèce qui indique par sa seule présence le côté minérotrophe d'un marais. Cette espèce aurait pu, si elle ne se dégradait pas, permettre de définir avec plus de précisions les sites favorables à la saxifrage œil-de-bouc.

4.7.2.2 Evolution des marais dont l'emplacement de *S. hirculus* est connue

Le marais de la Trélasse (n°1)

Il s'agit du dernier marais qui ait vu disparaître la saxifrage dorée en Suisse (Käsermann, 1995). Selon l'analyse paléoécologique (figure 3.14), il semble que la zone de ce marais ait été par le passé plus humide qu'actuellement. Les échantillons plus récents sont quant à eux caractérisés par des espèces indicatrices de conditions minérotrophiques. Ce changement de communauté pourrait être le résultat d'un atterrissement de la zone étudiée suite à la pose d'une clôture autour du marais, empêchant le bétail d'y accéder (Clot, 2010). Davis & Wilkinson (2004) ont mis en évidence un assèchement des zones humides après le petit âge glaciaire, selon les espèces thécamoebiennes. Il serait donc possible que l'évolution des communautés thécamoebiennes issues de profondeur vers une communauté caractérisée par des espèces plus sèches, soit due à une évolution similaire à celle de l'étude de Davis.

Contrairement à l'ACP de la figure 3.3 (§4.2.3) qui place le marais de la Trélasse, selon les variables environnementales dans le groupe acide, la communauté thécamoebienne est essentiellement caractérisée par des espèces telles que *Paraquadrula irregularis*, *Nebela collaris* et *N. penardiana*, indicatrices de conditions basiques à neutres (figure 3.4). C'est pour ce genre de cas de figure, lorsque les variables environnementales varient à court terme en fonction des précipitations par exemple, que les bioindicateurs sont utiles. En effet, sans l'identification des amibes à thèque, ce marais aurait été classé, selon les variables environnementales, dans le groupe neutre, ou acide.

Le marais de l'Écouland (n°21)

S. hirculus a disparu du marais de l'Écouland en 2007 suite à un déversement des eaux usées dans cette zone humide (Guyonneau, 2011). Selon l'analyse de la communauté thécamoebienne de surface et paléoécologique, il s'avère que ce changement trophique ne se remarque pas (ou très peu) sur le graphique. En effet, la communauté thécamoebienne actuelle est similaire à celle présente par le passé. De plus, selon plusieurs auteurs, il semble que se soit le régime hydrique et le pH

(Lamentowicz & Mitchell, 2005; Opravilova & Hajek, 2006; Lamentowicz *et al.*, 2011) qui conditionnent le type de communauté thécamoebienne.

La Tourbière du Trouillot (n°25)

La tourbière du Trouillot possède historiquement trois stations à l'intérieur même du marais qui abritaient *S. hirculus*. Celle-ci a été observée dans la station la plus à l'est (cf. matériel et méthode) pour la dernière fois en 2004. Selon les analyses thécamoebiennes de surface (figure 3.4), les conditions écologiques ne semblent actuellement plus favorables au développement de la saxifrage dorée puisque celles-ci sont indicatrices de conditions oligotrophes. Selon l'analyse paléoécologique, les échantillons passés sont également caractérisés par des espèces oligotrophes mais indicatrices de conditions un peu plus sèches telle qu'*Assulina muscorum*. Cette évolution vers un milieu plus humide peut être liée à une meilleure gestion (actuelle) de la station de pompage. La présence de *S. hirculus* dans cette station par le passé peut paraître étonnant, puisque les espèces caractérisant les échantillons de profondeur ne se trouvent pas dans le groupe considéré comme favorable (figure 3.15). Pourtant, une similarité existe entre les échantillons prélevés en profondeur et ceux issus du monolithes prélevé dans le marais des Amburnex (n°18). La ressemblance entre les échantillons 18-(10-12)-pal et les échantillons issus de la carotte du marais des Pontets (n°25) est peut-être due à l'association végétale qui caractérise ces deux sites, à savoir : le *Sphagno-Caricetum dioicae*. Pour rappel, ce groupement est, dans son stade juvénile, favorable à la saxifrage dorée.

4.7.3 Evolution des différents marais

Les communautés thécamoebiennes des différentes carottes se répartissent sur la figure 3.14 en deux types de groupe : les carottes pédologiques qui contiennent des communautés thécamoebiennes très différentes entre les échantillons de surfaces et ceux de profondeurs, et celles qui possèdent une communauté thécamoebienne actuelle proche de celle vivant par le passé. Les carottes pédologiques ne présentant qu'une faible variation de communauté à travers le temps sont celles prélevées dans les relevés n°1, 5, 11, 16, 17, 18, 21, 22, et 25. Les monolithes qui ont une communauté de surface actuelle totalement différente de celle qui était présente par le passé sont : n° 9, 13, 20, 23. Une brève explication, ou supposition, quant à l'important changement de la communauté thécamoebienne entre les relevés issus du passé et ceux du présent est mentionnée ci-dessous pour chaque monolithe.

Le marais des Saignolies (n°9)

Le long trait correspondant à la carotte pédologique n°9 sur la figure 3.14 représente les communautés identifiées le long du monolithe. La communauté autrefois présente était caractérisée par des espèces minérotrophiques 9-(12-14), 9-(4-6) telles que *Centropyxis platystoma* et *Phryganella acropodia*. Actuellement, les échantillons de surface sont caractérisés par des espèces indicatrices de conditions plus sèches que par le passé, comme *Assulina muscorum*. Les raisons exactes de ce changement de communauté ne sont pas connues, mais une supposition peut être faite. En effet, le captage et son abreuvoir au bas du champ (cf. 2.2.2.12) laissent supposer qu'une résurgence est piégée ou captée au bas de la pente. Il est possible que le drainage de cette zone soit une des raisons de l'assèchement de cet endroit. Le changement de communauté thécamoebienne pourrait donc refléter ce changement de régime hydrique.

Le marais de la Vraconnaz (n°13)

Discussion

Les communautés thécamoebiennes du relevé n°13 ont fortement évolué depuis le passé jusqu'à aujourd'hui. En effet, la communauté passée était caractérisée par des espèces telles que *Hyalosphenia papilio*, *H. elegans* et *Nebela militaris*, indicatrices de conditions acides et oligotrophiques, caractéristiques de haut-marais. Cependant, la communauté actuelle reflète des conditions écologiques antagonistes à celles caractérisant le milieu par le passé, puisque les espèces actuelles sont indicatrices de conditions minérotrophiques. Cela semble signifier, que le glissement de terrain a probablement changé le lieu de résurgence d'une source, ce qui explique ce changement brutal de condition écologique selon la bioindication des amibes thèque. Si, cette hypothèse s'avère possible du point de vue de la communauté thécamoebienne, cela est nettement moins clair au niveau des variables environnementales. En effet, selon les analyses chimiques effectuées sur le terrain, la conductivité tout comme le pH, ont des valeurs neutres. Celles-ci sont nettement inférieures à celles mesurées au marais des Amburnex (n°16) qui est situé à proximité d'une véritable source calcaire. Cependant, il est possible que le relevé ait été réalisé à proximité d'une source alimentée par le réseau karstique et que la résurgence soit influencée par les précipitations. Cela corroborerait les résultats obtenus lors des analyses de terrain (pH, et conductivité) et signifierait que la météorologie a un impact sur les mesures chimiques de la nappe d'eau. La bioindication des amibes à thèque est dans ce cas très utile pour discriminer les sites favorables.

Bien que les conditions écologiques du relevé n°13 semblent aujourd'hui favorables à *S. hirculus*, ce qui n'était pas le cas pour les conditions écologiques passées, les zones similaires à celles-ci dans le marais sont peu nombreuses et constituent un frein à la dispersion de la saxifrage dorée à travers le marais. Néanmoins, une tentative de réintroduction n'est pas utopique puisqu'actuellement les conditions écologiques paraissent favorables, et que nous ne savons pas exactement comment la zone (ainsi que le marais) évoluera.

Le marais de la Chaux-d'Abel (n°20)

L'analyse paléoécologique du monolithe de tourbe prélevé à la Chaux-d'Abel illustre un important changement des conditions écologiques depuis le passé à aujourd'hui. En effet, les conditions écologiques actuelles sont devenues plus alcalines et un peu moins humides. Ce changement de communauté semble illustrer un phénomène d'atterrissement. En effet, les deux échantillons paléoécologiques du marais de la Chaux-d'Abel se trouvent très proches de ceux issus des monolithes prélevés dans les marais n°11 et 17. Ceux-ci semblent, selon la communauté thécamoebienne (indicatrice de milieu très humide) et d'après les observations de terrain, caractériser les radeaux flottants. Il est donc possible que le changement de communautés thécamoebiennes du relevé n°20 résulte d'un atterrissement du milieu. Cette évolution se déroule peut-être naturellement suite à l'exploitation d'une creuse, ou suite à un léger, mais constant changement climatique (§4.7.2.2) (Davis & Wilkinson, 2004). Actuellement, il s'avère que les conditions écologiques de ce marais semblent favorables au développement de la saxifrage dorée.

Le marais de la Châtagne (n°23)

Selon l'analyse de la figure 3.14, les échantillons paléoécologiques du monolithe extraits dans le relevé n°23 sont caractérisés par des espèces thécamoebiennes indicatrices de conditions alcalines. Néanmoins, la communauté actuelle reflète des conditions légèrement acides. Selon le positionnement des échantillons paléoécologiques issus du relevé n°23 dans le groupe représenté par des carrés noirs, il semble que les conditions passées auraient été favorables à la croissance de *S. hirculus*. Il est toutefois difficile de tirer des conclusions sur cette zone, étant donné qu'il s'agit d'une

zone tampon et qu'il est possible que cette zone ait pu être fortement perturbée, voir remaniée par le passé. Si tel était le cas, l'analyse paléoécologique n'aurait plus de sens, puisqu'il serait possible que les horizons supérieurs se retrouvent en profondeur et vice versa. En plus des possibles perturbations anthropiques, le monolithe extrait dans ce relevé était très fortement dégradé (annexe 12) : des vers de terre ont été observés dans le premier horizon, ce qui est très rare dans la tourbe. Cette dégradation (minéralisation et humification) a vraisemblablement été causée par un important drainage, et a probablement altéré des thèques qui auraient été utiles pour la description du lieu.

4.7.4 Raisons de l'assèchement des relevés

Au cours des paragraphes précédents (§4.7.3), le terme d'atterrissement a souvent été évoqué, et ce notamment pour les échantillons des monolithes n°9 et 20, et dans une moindre mesure pour la carotte pédologique prélevée au marais de la Trélasse n°1 (§4.7.2.2). Une étude paléoécologique à l'aide d'amibes à thèque (Davis & Wilkinson, 2004) a mis en évidence le fait que les conditions environnementales sont devenues de plus en plus sèches depuis la fin du petit âge glaciaire. Le changement de communauté, c'est-à-dire le passage d'une communauté humide à une communauté plus sèche, de ces différentes carottes pédologiques pourrait révéler un changement climatique. Il est donc possible, si on admet que les conditions deviendront de plus en plus sèches, que *S. hirculus* soit amenée à disparaître de la chaîne du Jura, étant donné que cette espèce a besoin d'une nappe d'eau stable et proche de la surface (Vittoz *et al.*, 2006). La raréfaction des zones humides notamment suite aux actions insensées de l'Homme, et la disparition naturelle ou artificielle des tourbières, des marais de transition ou des bas-marais suite au changement climatique seraient équivalents à tuer cette espèce sous nos latitudes.

5. Conclusion et perspectives

5.1 Conclusion

Les différents objectifs de ce travail ont été atteints avec plus ou moins de succès. La recherche de marais favorables à la réintroduction de *S.hirculus*, et la découverte de bioindicateurs reflétant de manière précise les conditions écologiques favorables au développement de la saxifrage œil de bouc ont abouti à des résultats probants. En revanche, l'étude paléoécologique n'a pas donné entière satisfaction.

Les marais favorables

Les marais favorables au développement de la saxifrage dorée ont été identifiés. Le nombre de sites potentiellement favorables à la saxifrage œil de bouc varie suivant le type de bioindicateur utilisé. Néanmoins, l'analyse simultanée de tous les bioindicateurs illustre que seuls deux marais, le marais de la Trélasse (n°1) et le marais de l'Ecoulant (n°21) sont caractérisés par un ensemble de conditions écologiques favorables à la saxifrage œil de bouc. Parmi ces deux marais, seul celui de la Trélasse est actuellement propice au développement de cette espèce rare.

Selon les espèces thécamoebiennes, qui correspondent aux indicateurs biologiques reflétant le mieux les conditions environnementales, le marais de la Trélasse (n°1), des Verrières (n°11), de la Vraconnaz (n°13) et de la Chaux-d'Abel (n°20) sont caractérisés par des conditions écologiques proches de celui des Amburnex et représentent donc des sites potentiellement favorables à la réintroduction de *S. hirculus*.

La recherche de bioindicateurs

Les amibes à thèque se sont révélées être d'excellents indicateurs biologiques pour ce type de milieu. En effet, bien que la place qu'elles occupent (à l'intérieur de la strate bryophytique dans laquelle *S. hirculus* s'enracine) leur confère une place prépondérante dans la bioindication des conditions favorables à la saxifrage œil de bouc, il n'était pas acquis d'avance que ces organismes allaient refléter de manière si précise les conditions environnementales de ces milieux. Cette précision et cette sensibilité écologique font des amibes à thèque de précieux indicateurs biologiques permettant de définir de façon rapide et précise les conditions écologiques du milieu et par la même occasion de définir la capacité d'une zone à abriter ou non une population de saxifrage dorée.

Néanmoins, la bioindication des espèces vasculaires n'est pas à négliger. En effet, bien qu'elles ne soient pas autant sensibles que les amibes à thèques aux changements des conditions de l'habitat, les espèces vasculaires apportent leur lot d'informations, puisque c'est grâce à leur présence qu'ont été « grossièrement » prédéfinis les sites qui allaient être étudiés par la suite.

L'information biologique apportée par la communauté bryophytique constitue la principale surprise, en l'occurrence négative, de ce travail. En effet, comme supposé dans l'introduction, ce type de bioindicateur aurait dû fournir au moins autant d'informations écologiques que les amibes à thèque, or cela n'a pas été le cas. Cet échec provient vraisemblablement d'un échantillonnage peu ciblé, qui, s'il avait été réalisé à une échelle plus fine (par microsynusie, par exemple), aurait pu fournir d'importantes informations.

La paléoécologie

L'étude paléoécologique entreprise afin de déterminer si les causes de disparition de *S. hirculus* étaient liées à un changement écologique ou à une autre raison, n'a pas apporté le résultat escompté. En effet, certaines difficultés sont survenues lors de cette étude, ce qui a empêché de définir plus précisément les raisons de la disparition de cette espèce. Les problèmes survenus sont principalement liés aux types d'espèces caractérisant les marais. En effet, un grand nombre d'amibes à thèque présentes dans ce type d'écosystème sécrètent elles-mêmes les constituants de leurs thèques (silice, ou carbonate de calcium). Ce type de thèque se préserve mal, et ne fournit donc pas d'information sur les conditions écologiques passées. Cependant, grâce aux thèques qui se préservent correctement, il a été possible de reconstituer, du moins partiellement, la dynamique et l'écologie passée des marais étudiés.

5.2 Perspectives

La recherche de marais favorables

Suite à un travail descriptif comme celui effectué ici, un grand nombre de perspectives peuvent être émis tant au niveau de la plante, qu'au niveau des amibes à thèque, de la taxonomie, ou même des modes d'échantillonnage. Cependant, étant donné que *S. hirculus* est le cœur de cette étude, les perspectives proposées ci-dessous seront en lien direct avec cette espèce.

Les résultats de la présente étude sont maintenant connus, et les marais favorables à la saxifrage dorée ont été mis en évidence. L'étape suivante consisterait à vérifier ces résultats en introduisant cette espèce dans les marais signalés comme favorables, et de suivre son développement. Même si la transplantation d'un pied de saxifrage dorée mature, depuis une zone de culture contrôlée vers un marais « sauvage » n'est pas facile à réaliser de par l'enracinement particulier de cette espèce, je pense que le dépôt de tourbe fraîche (nue), ou le rafraîchissement d'un, ou de quelques décimètres carrés de tourbe à l'intérieur d'un marais considéré comme favorable, suivi d'un semis de graines serait une bonne idée pour tenter une réintroduction de cette espèce à moindre coût. En effet, la tourbe nue faciliterait la germination des graines, et la proximité de la strate bryophytique permettrait facilement à la jeune plantule de s'y installer.

Si une tentative de réintroduction s'avérait positive, cela signifierait que la recherche de sites favorables selon le procédé effectué au cours de cette étude est fiable et qu'une nouvelle campagne de prospection et d'analyses de marais pourrait débuter dans les Préalpes Suisse ainsi que dans le Jura français, afin d'identifier ceux qui semblent les plus propices au développement et à la survie de *S. hirculus*.

Si des études prochaines devaient être envisagées, il serait également intéressant et important de prélever les espèces bryophytiques en fonction des (micro-) synusies. En effet, étant donné que la microtopographie, et par la même occasion, la distance par rapport à la nappe d'eau, influence grandement la répartition des espèces bryophytiques, un échantillonnage synusial devrait fournir de plus amples informations sur l'écologie des lieux. De plus, il serait nécessaire de quantifier les espèces bryophytiques en fonction de leur abondance-dominance et non pas en fonction de leur présence/absence.

Puisque la saxifrage dorée se trouve la plupart du temps sur des buttes surélevées à une dizaine de centimètres de la nappe d'eau, il serait utile, en plus de mesurer la hauteur d'élévation, de quantifier le nombre de buttes favorables à *S. hirculus*, car un relevé ne sera pas considéré de la même manière

Conclusion et perspectives

pour une tentative de réintroduction s'il y a deux ou trente buttes favorables. Je verrais cette mesure en trois dimensions, similaire à celle utilisée pour les fonds marins, ou pour la cartographie.

Les études futures

Puisque d'excellents résultats ont été obtenus à l'aide de la communauté thécamoebienne, il serait intéressant de poursuivre l'étude sur l'indication biologique des communautés thécamoebiennes à l'intérieur même du marais des Amburnex. En effet, il aurait été sans doute plus judicieux de débiter ce travail de master par une pré-étude des relations entre les amibes à thèques et *S. hirculus* à l'intérieur même du marais des Amburnex avant d'aller prospecter dans d'autres marais qui n'abritent pas, et qui n'ont probablement jamais abrité cette espèce.

Pour cette raison, je pense qu'il aurait été utile, et qu'il serait encore utile, de cartographier le marais des Amburnex en fonction des communautés thécamoebiennes de surface et de comparer le résultat avec une carte de la végétation. En effet, étant donné que la saxifrage dorée n'est pas répartie de manière homogène à l'intérieur de ce marais, et qu'il existe des hot-spots de cette espèce au sein du marais, certaines espèces d'amibes à thèques sont probablement corrélées ou anti-corrélées à la présence de *S. hirculus*. Cela permettrait de confirmer la relation qu'il existe entre des espèces thécamoebiennes et cette espèce. L'avantage d'une telle étude est liée au fait que ce marais abrite encore la saxifrage dorée, et que si cette dernière est absente d'une zone, ce n'est pas parce qu'elle n'y a jamais été, mais bien car les conditions écologiques ne lui permettent pas de s'y développer.

L'importance des marais de transition et plus particulièrement de l'association du *Sphagno-Caricetum dioicae* pour la présence, même temporelle, de la saxifrage dorée, m'amène à proposer une seconde étude, qui se trouve dans la continuité de la précédente. En effet, de par l'importance de cette association végétale pour cette espèce rare, il serait intéressant de connaître de façon plus précise sa dynamique et son évolution. Cela permettrait également de mettre en relation les sous-associations végétales de ce groupement avec les différentes communautés thécamoebiennes. Cette étude pourrait également prouver que la zone clôturée du marais des Amburnex deviendra à moyen terme défavorable à la saxifrage dorée. Pour ces raisons, une étude détaillée de cette association végétale du point de vue thécamoebien et floristique, permettrait de prendre une série de mesures adéquates afin d'éviter l'extinction de cette espèce.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier les Professeurs E. Mitchell, J M. Gobat et P. Vittoz de m'avoir permis de travailler sur cet incroyable sujet et de m'avoir aidé et soutenu tout au long de ce travail.

Ensuite j'aimerais remercier les personnes sans qui ce travail n'aurait peut-être pas vu le jour, ou du moins de manière différente. Je remercie Enrique Lara de m'avoir aidé durant de longues et laborieuses heures à déterminer ces espèces thécamoebiennes si particulières, Bertrand Fournier qui, à travers sa connaissance sans faille des analyses statistiques et du programme R, m'a permis de ne pas (ou presque pas) sombrer dans ce grand flou que sont les analyses multivariées, Julien Guyonneau, qui m'a accompagné sur le terrain et m'a fait découvrir certains marais du Jura français.

Je suis également très reconnaissant envers les personnes qui ont participé à la relecture (parfois pas évidente) de mon manuscrit, ainsi qu'à de nombreux débats philosophiques au sujet de ma problématique, Christophe Wildi, Claire Le Bayon, Nathalie Moreira, Vanessa Rion, René Amstutz et Tina Wunderlin.

Par ailleurs, je remercie également et à juste titre mes compagnons de Ping-pong, Christophe Wildi, François Schindelholz et Christophe Paul qui, j'espère, se souviendront encore longtemps des « pétées éducatives » que je leurs distribuais pratiquement tous les jours ;-). Un grand merci à TOUTES les personnes travaillant, étudiant dans les laboratoires Biologie du Sol, Microbiologie et Sol et Végétation pour la formidable ambiance qui règne dans ces couloirs ainsi qu'aux personnes qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail et que j'ai probablement aussi oublié de citer.

Enfin j'aimerais remercier tout particulièrement ma famille pour m'avoir supporté (ce qui n'est parfois pas évident) et de m'avoir soutenu financièrement durant ces dures années de labeur ; et mes ami(e)s du Haut qui m'ont soutenu et parfois (rarement) aidé au niveau scolaire, mais qui m'ont toujours permis de me changer les idées et de rigoler un bon coup.

6. Bibliographie

- Aeschimann, D., Burdet, H.M., Arnoux, A., Palese, R., Binz, A. & Perret, P. (2005) *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes: le nouveau Binz*. Éditions Haupt.
- Baize, D., Girard, M.C. & Sol, A.F.p.l.E.d. (2009) *Référentiel pédologique 2008*. Quae.
- Bartolomé, B. (1990) Etude pédologique et phytosociologique de la tourbière des Saignolies (NE) *Laboratoire d'Ecologie végétale et de Phytosociologie*. Université de Neuchâtel, pp. 154.
- Bichet, V. & Campy, M. (2009) *Montagnes du Jura: Quelques clés pour comprendre la géologie du Jura. 2, Les matériaux géologiques jurassiens. 3, Les paysages jurassiens expliqués par la géologie. 4, De l'océan aux montagnes du Jura*. Néo-éditions.
- Blant, M. & Blant, D. (2001) *Le Jura: les paysages, la vie sauvage, les terroirs*. Delachaux et Niestlé.
- Bobrov, A.A., Charman, D.J. & Warner, B.G. (2002) Ecology of testate amoebae from oligotrophic peatlands: Specific features of polytypic and polymorphic species. *Biology Bulletin*, **29**, 605-617.
- Buttler, A., Warner, B.G., Grosvernier, P. & Matthey, Y. (1996) Vertical patterns of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) and peat-forming vegetation on cutover bogs in the Jura, Switzerland. *New Phytol*, **134**, 371-382.
- Clot, F. (2010) Bilan de l'impact sur la végétation des mesures de gestion prises dans les hauts-marais d'importance nationale de la Trélasse et Rière de la Givrine (commune de St-Cergue). Etat de Vaud, Service des Forêts, de la Faune et de la Nature, Conservation de la Nature.
- Coûteaux, M.M. (1979) Le genre *Euglypha* : essai de taxonomie numérique. *Protistologica*, **15**, 565-579.
- Davis, S.R. & Wilkinson, D.M. (2004) The conservation management value of testate amoebae as 'restoration' indicators: speculations based on two damaged raised mires in northwest England. *Holocene*, **14**, 135-143.
- Decloître, L. (1979) Le genre *Centropyxis* II. *Arch. Protistenkd.*, **121**, 162-192.
- Deflandre, G. (1928) Le genre *Arcella* Ehrenberg. Morphologie-Biologie. Essai phylogénétique et systématique. *Arch. Protistenkd.*, **64**, 152-287.
- Deflandre, G. (1929) Le genre *Centropyxis* Stein. *Arch. Protistenkd.*, **67**, 322-375.
- Deflandre, G. (1936) Etude monographique sur le genre *Nebela* Leidy. *Ann. Protistol.*, **5**, 201-286.
- Dehondt, F. & Ferrez, Y. (2004) Connaissance de la flore rare ou menacée de Franche-Comté, *Saxifraga hirculus* L. *Conservatoire Botanique de Franche-Comté*, pp. 12.
- Delarze, R., Gonseth, Y. & Galland, P. (2008) *Guide des milieux naturels de Suisse: Ecologie, menaces, espèces caractéristiques*. Rossolis.

- Derungs, N. (2007) Étude sur l'écologie des thécamoebiens des sols le long d'un gradient altitudinal Influence des facteurs environnementaux sur la distribution des espèces *Laboratoire Sol & Végétation*. Université de Neuchâtel, pp. 135.
- Eggenberg, S., Möhl, A. & Wettstein, S. (2008) *Flora Vegetativa: Un guide pour déterminer les plantes de Suisse à l'état végétatif*. Rossolis.
- Feldmeyer-Christe, E. (1995) La Vraconnaz, une tourbière en mouvement : dynamique de la végétation dans une tourbière soumise à un glissement de terrain. *Bot. Helv.*, **105**.
- Feldmeyer-Christe, E., Graf, U., Kuchler, M., Ecker, K., Kuchler, H. & Bedolla, A. (2009a) Le futur des marais suisses : quelle place pour la forêt.
- Feldmeyer-Christe, E., Kuchler, M. & Graf, U. (2009b) Secondary succession in a Swiss mire after a bog burst. *Bot. Helv.*, **119**, 77-86.
- Foissner, W. & Korganova, G.A. (2000) The *Centropyxis aerophila* complex (Protozoa : Testacea). *Acta Protozool.*, **39**, 257-273.
- Gallandat, J.D. (1982) *Prairies marécageuses du Haut-Jura: Molinietales, Scheuchzerio-Caricetea fusca et Phragmitetea*. Komm. F. Flück-Wirth.
- Gillet, F. (1982) *L'alliance du Sphagno-Tomenthypnion dans le Jura*, Documents phytosociologiques.
- Gobat, J.M. (2008-2009) Biome et Biosphère. In Université de Neuchâtel, I.S.e.V. (ed).
- Gobat, J.M., Aragno, M. & Matthey, W. (2010) *Le sol vivant: Bases de pédologie, Biologie des sols*. Presses Polytechniques et Universitaires Romandes.
- Grossenbacher, E. (2009) *Catalogue raisonné des plantes vasculaires du Jura bernois, du Canton du Jura et du Laufonnais*.
- Guyonneau, J. (2011) Plan national d'action en faveur de la Saxifrage oeil-de-bouc *S.hirculus* L. 2011-2016. *Ministère de l'Écologie, du Développement durable, des Transports et du Logement*.
- Käsermann, C. (1995) Aktuelle Verbreitung von *Dianthus gratianopolitanus* VILL., *Typha minima* FUNK EX. HOPPE, *Saxifraga hirculus* L. und *Spiranthes aestivalis* (POIR.) Rich.
- Käsermann, C. & Moser, D.M. (1999) fiche pratique pour la conservation des plantes à fleurs et fougères. *L'environnement pratique OFEFP, Berne*.
- Laine, J. & Iaitos, H.y.M. (2009) *The Intricate Beauty of Sphagnum Mosses: A Finnish Guide for Identification*. Department of Forest Ecology, University of Helsinki.
- Lamentowicz, L., Gabka, M., Rusinska, A., Sobczynski, T., Owsiany, P.M. & Lamentowicz, M. (2011) Testate Amoeba (Arcellinida, Euglyphida) Ecology along a Poor-Rich Gradient in Fens of Western Poland. *International Review of Hydrobiology*, **96**, 356-380.
- Lamentowicz, M. & Mitchell, E.A.D. (2005) The ecology of testate amoebae (protists) in Sphagnum in North-Western Poland in relation to peatland ecology. *Microb Ecol*, **50**, 48-63.

- Landolt, E. & Bäumler, B. (2010) *Flora indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. Haupt.
- Lauber, K., Wagner, G. & Gfeller, E. (2001) *Flora Helvetica: Flore illustrée de Suisse*. P. Haupt.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271-280.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*. Elsevier.
- LSV (2007a) 5-Teneur en eau et humidité résiduelle *Manuel de laboratoire Laboratoire sol et végétation*, Laboratoire Sol et Végétation.
- LSV (2007b) 6-La perte au feu *Manuel de laboratoire*. Université de Neuchâtel, Laboratoire Sol et Végétation.
- LSVc (2007) 7-Le pH *Manuel de laboratoire*. Université de Neuchâtel, Laboratoire Sol et Végétation.
- LSVd (2007) 11-L'azote *Manuel de laboratoire*. Université de Neuchâtel, Laboratoire Sol et Végétation.
- LSVe (2007) 13-Le phosphore *Manuel de laboratoire*. Université de Neuchâtel, Laboratoire Sol et Végétation.
- LSVf (2007) 17b-La granulométrie organique. *Manuel de laboratoire*, **Laboratoire Sol et Végétation**.
- LSVg (2007) 27-L'indice au pyrophosphate de sodium *Manuel de laboratoire*. Université de Neuchâtel, Laboratoire Sol et Végétation.
- LSVh (2007) 12-L'indice C/N *Manuel de laboratoire*. Université de Neuchâtel, Laboratoire Sol et Végétation.
- Mazei, Y.A. & Tsyganov, A.N. (2006) *Freshwater testate amoebae*. KMK Publisher, Moscow.
- Meisterfeld, R. (2000a) Order Arcellinida Kent, 1880. In Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (eds) *The illustrated guide to the protozoa*. Society of protozoologists, Lawrence, Kansas, USA, pp. 827-860.
- Meisterfeld, R. (2000b) Testate amoebae with filopodia. In Lee, J.J., Leedale, G.F., Bradbury, P. (eds) *The illustrated guide to the protozoa*. Society of protozoologists, Lawrence, Kansas, USA, pp. 1054-1084.
- Meškauskaitė, E. & Naujalis, J.R. (2006) Structure and dynamics of *Saxifraga hirculus* L. populations. *Ekologija*, 53-60.
- Meusel, H., Jäger, E. & Weinert, E. (1965) Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Karten. *Gustav Fischer Verlag, Jena*, 258.
- Mitchell, E.A.D., Buttler, A.J., Warner, B.G. & Gobat, J.M. (1999) Ecology of testate amoebae (Protozoa : Rhizopoda) in Sphagnum peatlands in the Jura mountains, Switzerland and France. *Ecoscience*, **6**, 565-576.

- Mitchell, E.A.D., Charman, D.J. & Warner, B.G. (2008a) Testate amoebae analysis in ecological and paleoecological studies of wetlands: past, present and future. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2115-2137.
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J. & Lamentowicz, M. (2008) Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J. Paleolimn.*, **40**, 603-618.
- Mitchell, E.A.D., Payne, R.J. & Lamentowicz, M. (2008b) Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J. Paleolimnol*, **40**, 603-618.
- Moret, J.M. (1995) Localisation de anciennes stations connues pour avoir abritées *S.hirculus.L.* In published, n. (ed), Herbarium Lausanne.
- Muhlethaler, C. (1932) Etude géologique de la région des Verrières (canton de Neuchâtel) *institut de géologie*. Neuchâtel, Neuchâtel, imprimerie centrale s.a 1932, pp. 300.
- Ogden, C.G. & Hedley, R.H. (1980) *An atlas of freshwater testate amoebae*. British Museum (Natural History) and Oxford University Press (London and Oxford).
- Opravilova, V. & Hajek, M. (2006) The variation of testacean assemblages (Rhizopoda) along the complete base-richness gradient in fens: A case study from the Western Carpathians. *Acta Protozool.*, **45**, 191-204.
- Pariat, I. (1988) Etude Phytosociologique et Pédologique des Tourbières de Bellelay *Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie*. Université de Neuchâtel, pp. 70.
- Payne, R.J., Kishaba, K., Blackford, J.J. & Mitchell, E.A.D. (2006) Ecology of testate amoebae (Protista) in south-central Alaska peatlands: building transfer-function models for palaeoenvironmental studies. *Holocene*, **16**, 403-414.
- Payne, R.J., Lamentowicz, M., der Knaap, W.O.v., van Leeuwen, J.F.N., Mitchell, E.A.D. & Mazei, Y. (2012) Testate amoebae in pollen slides. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **173**, 68-79.
- Payne, R.J. & Mitchell, E.A.D. (2007) Ecology of testate amoebae from mires in the central Rhodope Mountains, Greece and development of a transfer function for palaeohydrological reconstruction. *Protist*, **158**, 159-171.
- Payne, R.J. & Mitchell, E.A.D. (2009) How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoecological studies of testate amoebae. *J. Paleolimnol*, **42**, 483-495.
- Qin, Y.M. & Xie, S.C. (2011) Moss-dwelling testate amoebae and their community in Dajihu peatland of Shennongjia Mountains, China. *J. Freshw. Ecol.*, **26**, 3-9.
- R, D.C.T. (2010) R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Smith, A.J.E. & Smith, R. (2004) *The Moss Flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press.
- Stockmarr, J. (1971) Tablets with spores in absolute pollen analysis. *Pollen Spores*, **13**, 615-621.

- Vernier, R. (1990) Contribution à l'étude de la dynamique de la végétation sur la lande Pochon (tourbière du Cachot, Jura neuchâtelois) *Laboratoire d'Ecologie végétale et de Phytosociologie*. Université de Neuchâtel, pp. 100.
- Vittoz, P. (1997) Sèche de Gimel *Bas-marais d'importance nationale n°1486 (Commune du Chenit)*. Conservation de la Nature, Etat de Vaud, St-Sulpice, Switzerland, Plan de protection et de gestion.
- Vittoz, P. (1998) Bryophytes et sols liés à *Saxifraga hirculus*, Dorigny, 1998.
- Vittoz, P., Wyss, T. & Gobat, J.M. (2006) Ecological conditions for *Saxifraga hirculus* in Central Europe: A better understanding for a good protection. *Biol. Conserv.*, **131**, 594-608.
- Wall, A. (2005) Structure des communautés de thécamoebiens (Protista, Rhizopoda) benthiques en milieu lacustre : comparaison pour deux lacs actuels de niveau trophique différent et utilisation potentielle en paléoécologie *laboratoire de Chrono-Ecologie, UMR CNRS 656, and laboratoire de Biologie Environnementale, USC INRA-EA 3184*. Master Sciences, Santé, Technologies Spécialité Environnement, Santé, Société Besançon, France, pp. 32.
- Warncke, E., Terndrup, U., Michelsen, V. & Erhardt, A. (1993) FLOWER VISITORS TO SAXIFRAGA-HIRCULUS IN SWITZERLAND AND DENMARK, A COMPARATIVE-STUDY. *Bot. Helv.*, **103**, 141-147.
- Warner, B.G. (1990) Testate Amoebae (Protozoa). In Warner, B.G. (ed) *Methods in Quaternary Ecology*. Geoscience Canada, St. John's, Newfoundland, pp. 65-74.
- Wildi, O. (2010) *Data Analysis in Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons.